

УДК 630\*181;574.4

## СОВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ РОЛИ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

© 2023 г. И. А. Уткина<sup>а</sup>, \*, В. В. Рубцов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

\*E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.08.2022 г.

После доработки 27.09.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Представлен обзор публикаций, посвященных взаимоотношениям насекомых-филлофагов и лесных сообществ в современной экологической обстановке, когда происходящие изменения климата, проявляющиеся прежде всего в повышении температуры воздуха и изменении количества и распределения осадков, действуют на все процессы в природных сообществах. Наблюдаются изменения ареалов многих видов растений и животных – в северном направлении и вверх по высоте над уровнем моря. Весенние фенофазы наступают раньше, осенние – позже, удлиняется вегетационный период и увеличивается биомасса наземных растений. Подобные явления, вместе с изменениями климатических параметров, влияют на растительных животных, к которым относятся и насекомые с разной пищевой специализацией и различными жизненными циклами. По-прежнему, несмотря на возрастающее число наблюдений в разных частях Земли, остается много неясного в том, как функционируют отдельные виды растений и насекомых, их функциональные группы в меняющихся внешних условиях. Подчеркивается, что необходимо продолжить долгосрочные исследования в конкретных природных условиях для того, чтобы более точно определить реакцию участников взаимодействий на локальные изменения климата и понять, какова должна быть стратегия лесного хозяйства в современной и предполагаемой в будущем ситуации.

*Ключевые слова:* насекомые-филлофаги, лесные сообщества, изменения климата.

DOI: 10.31857/S0024114823020110, EDN: ARXWUD

Общепризнано, что насекомые как естественные компоненты лесных биогеоценозов способны существенно влиять на протекающие в них процессы, а их массовые размножения давно определены как одна из форм реакции лесного биогеоценоза на снижение или нарушение его устойчивости.

Сильные повреждения деревьев и древостоев насекомыми-фитофагами способны привести к значительным биогеоценозическим последствиям: функциональному расстройству насаждений оттого, что биологические процессы, происходящие в них, станут происходить в неблагоприятном направлении, ухудшится качество насаждений, снизится их биологическая устойчивость, произойдет преждевременное старение, уменьшится выход деловой древесины, сопровождаемый обесцениванием ее части, снижением срока ее службы, ухудшением технических качеств. При сочетании таких повреждений с другими неблагоприятными факторами возможно усыхание деревьев и насаждений в целом.

Цель настоящей работы – обзор основных направлений и результатов исследований взаимо-

действия насекомых и лесных растений, особенно на фоне происходящих изменений климата.

**Общая биоценозическая роль насекомых-филлофагов в лесных насаждениях.** Представления о важной роли лесных насекомых, включая филлофагов (потребителей листвы и хвои), в лесных сообществах формировались на протяжении многих десятилетий, по мере развития лесных наук. В нашей стране это связано с основными положениями лесной биогеоценологии, содержащимися в трудах ее основателя академика В.Н. Сукачева и разработанной им в конце 1950-х–начале 1960-х годов программе комплексных долгосрочных стационарных исследований леса, по-прежнему актуальной. Применительно к роли насекомых в лесу эти идеи отражены в работах А.И. Воронцова (1960) и П.М. Рафеса (1964).

По мере развития комплексного, биогеоценозического подхода к оценке происходящих процессов в лесных биогеоценозах становилось понятно, что происходящие изменения гораздо сложнее – и в процессе вспышек массового размножения насекомых, и после их затухания. Например, в очагах насекомых-монофагов у живых

деревьев повреждавшейся кормовой породы выявлена способность через некоторое время компенсировать потери прироста, а у неповреждавшихся деревьев сопутствующих видов древесных растений — резкое увеличение прироста древесины в год наибольшего повреждения основной кормовой породы из-за ослабления конкурентных отношений с ней за свет и площадь питания. Отмечены и такие последствия дефолиации, как увеличение зеленой массы напочвенного покрова, скорости накопления и разложения органического вещества в подстилке и почве и др. побочные эффекты. Первые оценки такого рода появились в публикациях российских и зарубежных исследователей практически независимо друг от друга в 1960–1970 гг. (Рафес, 1964; Carlisle et al., 1966; Воронцов и др., 1967; Злотин, Ходашева, 1974; Mattson, Addy, 1975; и др.).

Традиционно влияние насекомых-филлофагов оценивалось как потеря текущего прироста и снижение выхода деловой древесины, а также, в тяжелых случаях — как площадь гибели насаждений кормовых пород.

Повреждения, наносимые насекомыми, разнообразны и классифицируются по повреждаемым органам и частям растений, по типам повреждений, связанным с характером питания, строением ротовых органов и образом жизни насекомых (Воронцов, 1960). Наиболее подробно и всесторонне исследована роль хвое- и листогрызущих насекомых, отличающихся способностью к резким подъемам численности — вспышкам массового размножения. В 1980-х годах появились обзорные работы, обобщающие результаты исследований, выполненных в разных регионах Земли, показавшие, что обычно насекомые-филлофаги потребляют не более 5–15% от продуцируемой листовой поверхности в кронах деревьев, и это не оказывает заметного влияния на продукционный процесс (Schowalter et al., 1986; и мн. др.). Но некоторые виды этой группы, чьи вспышки массового размножения способны охватить сотни тысяч и миллионы гектаров лесной площади, обладают большой биотической и экономической значимостью. Поэтому сведения о площади очагов наиболее вредоносных видов этой группы в лесах России включены отдельными строками в формы обязательной ежегодной отчетности Госкомстата РФ (подробнее см. Мозолевская и др., 2004).

В Европейской части России наиболее обширные исследования о хозяйственном значении разных видов хвое- и листогрызущих вредителей связаны с работами А.И. Ильинского (Ильинский, Тропин, 1965, и др.) и А.И. Воронцова (Воронцов, 1960, 1978; Воронцов и др., 1991; и др.). Они позволили разработать “Наставление по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих

насекомых в Европейской части РСФСР” (1988). Более детально о проведенных исследованиях и их результатах сообщается в работе Е.Г. Мозолевской и др. (2004).

В это же время в азиатской части России также велись длительные исследования взаимоотношений насекомых-вредителей в лесах Сибири с основными кормовыми породами и их влияния на состояние насаждений. Благодаря им, в частности, появилась возможность оценить разнообразие и тяжесть последствий повреждений деревьев разных видов сибирским шелкопрядом (*Dendrolimus superans sibiricus* Tsch., доказана и прослежена их взаимосвязь с последующим развитием очагов большого черного хвойного (пихтового) усача *Monochamus urussovi* Fisch., сделаны теоретические обобщения о закономерностях динамики численности лесных насекомых и возможности ее прогнозирования (Коломиец, 1957; Кондаков, 1974; Баранчиков и др., 2001, и др.).

Было установлено, что насекомые, питающиеся листвой деревьев, могут влиять на качество лесных почв путем сбрасывания экскрементов и огрызков листвы на подстилку. Они могут также модифицировать химический состав дождевых осадков, проходящих через полог, изменить плодородие почвы и скорость разложения листьев, которые падают на почву (Raich, Nagelhoffer, 1989; Rinker et al., 2001, и др.). Известно, что оставшаяся первичная и новая восстановившаяся листва на поврежденных деревьях в очагах листогрызущих насекомых имеет больше фенольных веществ в сравнении с неповрежденными. Подобная защитная реакция (индуцированная защита) может снизить скорость разложения опада и уменьшить степень последующего воздействия насекомых.

Подобные выводы содержатся и в исследованиях в очагах массового размножения сибирского шелкопряда, упомянутых выше (Гродницкая, Богородская, 2001; Гродницкий, и др., 2001; Кириченко и др., 2002; Кириченко, Баранчиков, 2008, и др.). Их авторы констатируют, что сильно поврежденные насаждения пихты сибирской усыхают через год после пика численности гусениц шелкопряда, и на месте таежных насаждений образуются листовенные редины. Происходит осветление подпологовой среды, вызывающее бурное размножение травянистых растений: в полностью усохших шелкопрядниках запас зеленой массы в 2–2.5 раза больше, чем в сильно- и слабо поврежденных. Такое увеличение происходит на фоне практически полной деградации мохово-лишайникового яруса при общем обеднении флоры. С экскрементами насекомых в опад может поступить значительно меньше элементов, чем с листвой такой же массы, но экскременты усваиваются почвенными микроорганизмами

значительно легче, чем листья, отчего скорость их разложения намного выше. Элементы, поступившие с телами насекомых, также намного биологически активнее, чем элементы опада листьев. Питательные вещества, поступившие в процессе пищеварения из листьев в ткани насекомых, особенно гусениц, концентрируются в больших количествах и способны стимулировать и увеличивать скорость разложения опада в период вспышки массового размножения насекомых-дефолиаторов. По данным Н.И. Кириченко и Ю.Н. Баранчикова (2008), оценивавших суммарные уровни поступления углерода в атмосферу и зоогенного опада в подстилку в период дефолиации пихтарников сибирским шелкопрядом, за 1.5 месяца интенсивного питания гусениц выделялось: в атмосферу — до 170, в подстилку — до 605 кг С га<sup>-1</sup> мес.<sup>-1</sup>, зольных элементов до 30 кг га<sup>-1</sup>мес.<sup>-1</sup>. В результате непосредственно двухлетней дефолиации крон в атмосферу поступило дополнительно 0.64 млн. т С.

Очевидно, что роль обмена элементами питания между древесным пологом и опадом, контролируемого насекомыми-дефолиаторами, зависит от различных факторов. При этом краткосрочные и долгосрочные реакции древесных пород на дефолиацию могут быть очень разными, вплоть до прямо противоположных по своему направлению.

Уровень отпада деревьев часто зависит от плотности популяции фитофагов в течение ряда лет, что объясняется кумулятивным эффектом воздействия уничтожения зеленой массы кроны на состояние деревьев. Гибель деревьев происходит тогда, когда запас пластических веществ недостаточен для распускания хвои или листьев, либо когда повторяющееся восстановление хвои или листьев приводит к полному истощению дерева и нарушению его жизнедеятельности.

**Дефолиация и рефолиация крон, их взаимосвязь с ростом поглощающих корней.** Как уже написано выше, уничтожение листьев — наиболее очевидное прямое воздействие насекомых-филлофагов на деревья, чаще всего происходящее в очагах массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых.

Накопленные в разных регионах земного шара данные о взаимодействии насекомых и их кормовых пород, оценивавшие также тяжелые последствия для древостоев сплошных и сильных многократных дефолиаций показывают, что именно сроки и характер дефолиации — основная исходная характеристика для оценивания внешних и скрытых последствий для биогеоценоза массовых размножений насекомых. Сложнее определить уровень влияния филлофагов при многократных повреждениях листьев средней и слабой степени, когда возникает необходимость анализировать

совокупность существенно значимых факторов, в первую очередь условий произрастания, типа и возраста насаждений.

Обобщение результатов исследований показало, что разные виды древесных растений по-разному устойчивы к дефолиации. 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 однократного сплошного объедания хвои, при этом наименее устойчивыми среди них являются темнохвойные породы, а наиболее устойчивой — лиственница. Имеется относительно много сообщений о последствиях дефолиации, регенеративных процессах и сопряженных с ними физиологических изменениях у хвойных пород (Рожков и др., 1991; и др.). По сравнению с ними лиственные породы обычно легко выдерживают однократное сильное объедание. Очень подробно и обстоятельно влияние дефолиаций на лесное сообщество рассмотрено в работе Е.Н. Иерусалимова (2004). Похожие обзоры подобных исследований сделаны нами ранее (Рубцов, Уткина, 2008; Уткина, Рубцов, 2017; и др.).

На примере разных древесных пород доказано, что значение дефолиации для продукции деревьев и их выживания зависит не только от степени изъятия листьев, но и видовой жизненной стратегии и условий мест произрастания деревьев. Так, молодые листья, особенно быстро растущих древесных пород, имеют большую эффективность фотосинтеза и поэтому большее значение для дерева, чем листья более старшего возраста. Световые листья имеют также более высокую интенсивность фотосинтеза, чем затененные, независимо от возраста. Поэтому насекомые, питающиеся теневыми листьями, оказывают меньшее воздействие на растение. Хотя во всех случаях дефолиация ведет к сокращению роста дерева в высоту пропорционально ее интенсивности и частоте, виды с детерминированным ростом сильнее страдают от нее, чем виды с недетерминированным ростом.

Изложенные выше обстоятельства обусловили противоречивые мнения о влиянии рефолиации (восстановительного побего- и листообразования в кронах) на состояние дерева. С одной стороны, рефолиация, требующая дополнительных затрат энергии и пластических веществ, ослабляет дерево. В то же время именно благодаря рефолиации происходит восстановление фотосинтетической деятельности, нарушенной дефолиацией, позволяя дереву к осени хотя бы частично пополнить запасы пластических веществ. Это говорит о сложной связи регенеративного побегообразова-

ния с дефолиацией и другими биотическими и абиотическими факторами.

Разнообразие рефолиационных процессов в кронах подвергшихся дефолиации деревьев также зависит от взаимодействия нескольких факторов. Принято выделять следующие типы компенсации у древесных пород: 1) уменьшенная конкуренция с другими растениями (ослаблена зависимость от плотности размещения); 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, его запасов углеводов и аминокислот, его водного статуса и абиотических факторов (Crawley, 1983).

Представители рода Дуб (*Quercus* L.), как листопадные, так и вечнозеленые, относятся к листовым древесным породам, часто повреждающимся разными видами фитофагов. Поэтому многие аспекты взаимодействия насекомых-филлофагов и их кормовых пород исследованы именно на примере разных видов дуба и насекомых, питающихся их листвой. На территории России это в первую очередь дуб черешчатый *Quercus robur* L. Обзор публикаций по этой теме выполнен нами ранее (Уткина, Рубцов, 2021).

Исследования в дубовых лесах в разных регионах показали, что повреждение листвы насекомыми носит, как правило, очаговый характер из-за разнообразия фенологических форм дуба, физиологического состояния деревьев и особенностям размножения филлофагов. Внутри многолетнего очага происходит обычно ежегодное чередование деревьев, подвергающихся сплошной дефолиации, способствующее уменьшению отпада деревьев и сохранению древостоя. При этом прирост хорошо развитых и угнетенных деревьев по-разному реагирует на дефолиацию. С увеличением степени дефолиации у дуба наблюдается закономерное снижение доли позднего прироста в годичном, что ухудшает физико-механические свойства древесины (подробнее см. Рубцов, Уткина, 2008; и др.).

Интенсивность рефолиации в кронах деревьев дуба определяется в первую очередь интенсив-

ностью, сроками и кратностью дефолиации, а также определенным сочетанием фенологических фаз деревьев и насекомых: при повреждении филлофагами ранневесеннего комплекса (листовертки, пяденицы) набухающих почек, растущих побегов и листьев в первый год повреждения происходит интенсивное образование регенеративных побегов и листьев благодаря прорастанию многочисленных запасных и спящих почек на ветвях дуба. В связи с этим к середине вегетационного периода происходит полное восстановление листовой поверхности. Текущий радиальный прирост при этом снижается незначительно. При повреждении на второй и следующие годы число запасных и спящих почек уменьшается, интенсивность рефолиации постепенно снижается, полной компенсации утраченной листовой поверхности не происходит, что сопровождается существенным снижением величины радиального прироста. Деревья с изначально большим числом запасных и спящих почек имеют и большее число регенеративных побегов, что говорит об индивидуальных особенностях деревьев (Рубцов, Уткина, 2008; и др.).

Дефолиация и последующая рефолиация крон, происходящие в надземных частях деревьев, оказывают большое влияние на их подземные части – корневые системы, которые, как и листва, играют ключевую роль в поддержании энергетического баланса растения в периоды стресса. Снижение функциональной активности корней вследствие неблагоприятных факторов способно привести к падению устойчивости деревьев и даже вызвать их гибель. Было установлено, что в глобальном масштабе интенсивность почвенного дыхания и продукция надземного отпада тесно и положительно коррелируют, свидетельствуя о том, что надземная и подземная продукция контролируется одними и теми же факторами. Однако деятельность фитофагов в пологе и ростовые процессы в почве лесных экосистем до сих пор не связаны единым исследованием (Rinker et al., 2001). Отсутствие обобщающих представлений о взаимосвязи роста между подземными частями у древесных растений объясняется, прежде всего, небольшим числом исследований подземных частей, точность которых к тому же невысока. Работы, нацеленные на изучение указанной взаимосвязи в условиях повреждений крон филлофагами, до сих пор малочисленны, а для большинства древесных пород отсутствуют вообще.

Выполненные нами исследования в дубравах лесостепи показали, что дефолиированные деревья дуба черешчатого имеют свой индивидуальный ритм формирования поглощающих корней, рост которых тесно связан с состоянием листвы и чутко реагирует на ее потерю кронами. Однако эта

реакция неодинакова при однократных и повторных дефолиациях. Так, если в первый год сильного повреждения листовой системы дуба реагировали быстрым и интенсивным новообразованием микоризных поглощающих корней, то при повторных дефолиациях повышения ростовой активности корней не наблюдалось. В то же время появилось много микоризы дуба с хорошо разветвленным в почве мицелием, вследствие чего возникла значительная дополнительная поглощающая поверхность корневых систем. Такое изменение ростовой активности корней у дефолированных деревьев можно считать одним из важных механизмов обеспечения устойчивости дубрав к действию неблагоприятных факторов (Мамаев и др., 2001, 2002).

#### **Изменение климата и его возможные последствия для взаимоотношений филлофагов и их кормовых пород.**

Климатические факторы оказывают на экосистемы прямое и косвенное воздействие. Прямое действие выражается прежде всего в изменении скорости и интенсивности развития растений и животных, протекания химических процессов и т.п. Косвенное влияние происходит через сложные цепи взаимодействий в системе и обычно более инерционно. Поскольку изменение климата неодинаково в пространстве и времени, то и его влияние на экосистемы различно. Поэтому следует изучать происходящие процессы в географическом аспекте, охватывать возможно больший спектр экосистем.

Растения чутко реагируют на сезонность внешней среды, в которой они находятся, и сдвиги в сроках деятельности растений (т.е. фенологии) дают наиболее очевидные свидетельства того, что виды и экосистемы испытывают влияние глобальных внешних изменений. Сдвиги фенологии наблюдаются в разных масштабах: от более раннего цветения отдельных видов до более раннего позеленения земной поверхности, наблюдаемого из космоса.

В работе G.-W. Walther et al. (2002), являющейся обзором 97 источников, констатируется, что в XX в. климат Земли стал теплее на  $0.6^{\circ}$ , с двумя отчетливыми периодами потепления: в 1910–1945 гг. и с 1976 г. до момента написания статьи, т.е. к началу следующего столетия. Скорость повышения температуры во втором периоде потепления примерно в два раза выше, чем в первом. Более того, это самое интенсивное за последние 1000 лет потепление. Но, как справедливо пишут авторы обзора, организмы, популяции и экологические сообщества реагируют не на осредненные в масштабах планеты показатели. Более уместно говорить, по их мнению, об экологических реакциях на региональные климатические изменения, неодно-

родные в пространственном отношении. Во многих регионах имеется асимметрия потепления, что, несомненно, уже внесло и еще внесет свой вклад в гетерогенность динамики экосистем.

Эти же авторы пишут также о том, что суточные амплитуды температур уменьшились, так как минимальные температуры выросли в два раза больше, чем максимальные. Вследствие этого в большинстве регионов северной и умеренной зоны удлинился безморозный период, а площадь снежного покрова и ледников, согласно спутниковым данным, с конца 1960-х г. уменьшилась на 10%. По их данным, примерно с 1960-х г. весенние фенофазы и у растений, и у животных наступают все раньше, а осенние — все позже (хотя во втором случае не столь отчетливо), продолжительность вегетационного периода в некоторых регионах с 70-х гг. XX в. увеличивалась со скоростью 3.6 суток за десятилетие (Walther et al., 2002).

По мнению F.-W. Vadeck et al. (2004), именно температура — основной движитель многих процессов роста и развития растений, и в большинстве случаев более высокая температура ускоряет развитие растений и приводит к более раннему переходу их к следующей стадии онтогенеза. Как считают E.E. Cleland et al. (2007), необходимо объединить наземные и дистанционные методы фенологических исследований, подключив к ним математическое моделирование, чтобы лучше понять механизм происходящих изменений и обеспечить более точное прогнозирование будущих.

Однако, по мнению E.S. Post et al. (2008)], хотя потепление обычно ассоциируется с более ранним началом размножения (цветения растений, спаривания животных), реакция на потепление — более сложный процесс, чем просто сдвиг в сроках наступления тех или иных событий в жизни организмов, так как разные компоненты репродуктивной фенологии организмов реагируют с неодинаковой скоростью на потепление климата.

По данным D. Lin et al. (2010), согласно выполненному мета-анализу данных из 127 источников, на прирост растительной биомассы повлияли в первую очередь географическая широта и повышение температуры, а не прочие факторы (повышение концентрации  $\text{CO}_2$ , добавление азота, длительность вегетационного периода, изменение режима поступления осадков и др.). Реакция биомассы на климатические изменения варьируется в зависимости от географических параметров, видовых характеристик растений и их принадлежности к той или иной функциональной группе (семенные или споровые, деревья или кустарники, вечнозеленые или листопадные и т.д.).

Проблема реакции насекомых и их кормовых растений на изменение климата привлекает особое внимание лесных экологов. К настоящему

времени на эту тему написано довольно много работ, в том числе обзорных. Краткий анализ некоторых из них есть в наших предыдущих публикациях (Уткина, Рубцов, 2009, 2017; Рубцов, Уткина, 2010, 2019), а также в обзоре Д.Л. Мусолина и А.Х. Саулич (2012). Из известных нам зарубежных обзоров наиболее информативны работы М.Р. Ayres и М.Л. Lombardero (2000), Bale et al. (2002), С. Parmesan (2006), А. Ekholm (2017), А.Д. Solomou et al. (2017); D.C. Pureswaran et al. (2018), А.Р. Tai и А.Л. Carroll (2022) и др.

Влияние климата на лесные биоценозы и на насекомых в частности неоднократно обсуждалось в работах А.С. Исаева (Исаев и др., 1984, 1999, 2001; Лямцев и др., 2000; Лямцев, Исаев, 2005; и др.). Еще в 1999 г. А.С. Исаев указывал на возможность пространственного “перераспределения” зон вспышек массового размножения лесных насекомых. По мнению авторов, в ответ на климатические изменения может произойти как значительное увеличение поврежденности лесов насекомыми, так и уменьшение их воздействия. Для более точной оценки возможных последствий необходима детальная информация о параметрах взаимодействия “дерево-насекомые” для конкретных видов вредителей и их кормовых пород. (Исаев и др., 1999).

Обычно в основе прогнозов о влиянии изменений климата лежит предположение, что в обозримом будущем произойдет увеличение среднегодовой температуры воздуха на 3°C и увеличение концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере в два раза.

J. Landsberg и M. Smith (1992) подчеркивали, что изменения глобальной атмосферы могут повлиять на потенциал вспышек растительноядных насекомых многими способами. Выполненный ими анализ показывает, что повышенное содержание CO<sub>2</sub> скорее всего не окажет большого влияния на вероятность возникновения вспышек насекомых, за исключением систем, в которых защитные соединения на основе азота продуцируются растениями в ответ на нападение фитофагов.

L. Hudges (2000) подразделил подобные предположения о влиянии потепления на взаимоотношения фитофагов с кормовыми растениями на четыре группы: 1) влияние на физиологию насекомых и растений путем изменения интенсивности их метаболизма и развития; 2) влияние на ареалы распространения видов: им придется двигаться в направлении вверх или к полюсам в ответ на сдвиг климатических зон; 3) влияние на фенологию видов, что приведет к нарушению взаимосвязей между ними; 4) влияние на адаптационные способности видов: виды с короткими оборотами поколений и высокой интенсивностью роста численности могут подвергнуться микроэволюционным изменениям *in situ*. В свою оче-

редь, перечисленные изменения в физиологии, фенологии и распространении отдельных видов неизбежно изменят конкурентные и прочие взаимодействия между ними с последующими обратными связями на локальное обилие и географические ареалы.

М. Ayres и М. Lombardero (2000) в обзоре 311 литературных источников показывают, что изменения климата могут привести к нарушению схемы воздействия фитофагов и патогенов на леса через: 1) прямое влияние на развитие и выживаемость фитофагов и патогенов; 2) физиологические изменения защиты деревьев; 3) косвенный эффект от изменений обилия естественных врагов и конкурентов. Даже умеренные изменения климата окажут быстрое влияние на распределение и обилие многих фитофагов и патогенов из-за их короткого жизненного цикла, мобильности, репродуктивного потенциала и физиологической чувствительности к температуре. Кроме того, изменение вызываемых насекомыми и возбудителями болезней нарушений в лесу может вызвать обратную связь с климатом через воздействие на воду и поток углерода в лесных экосистемах.

В обзорной работе Т. Cornelissen (2011) говорится, что насекомые-фитофаги подвергаются не только прямому действию климатических изменений, но и косвенному — в виде изменений, происходящих с их кормовыми растениями.

В обзорной работе А. Marciniak (2012) обобщены исследования воздействия климата на разные группы насекомых. Так, ксилофаги положительно отреагировали на повышение температуры и уменьшение количества осадков, судя по их расширившимся ареалам и увеличению интенсивности вспышек. Данные о дефолиаторах не столь однозначны, так как некоторые виды отреагировали негативно на увеличение температуры вследствие увеличения асинхронности между отрождением их личинок и раскрытием почек кормовых пород.

Целый ряд работ посвящен особенностям развития конкретных популяций фитофагов в изменившихся и экспериментально изменяемых условиях. По данным А. Buse и J.E.G. Good (1996) и А. Buse et al. (1998), вследствие увеличения температуры воздуха и концентрации углекислоты нарушаются взаимоотношения зимней яденицы *Operophtera brumata* L. с дубом черешчатым *Q. robur* L.; при этом прогнозируемые увеличения к 2100 г. температуры воздуха на 2°C и CO<sub>2</sub> с 358 до 500 ppmv вряд ли окажут существенное влияние на синхронность между отрождением гусениц из яиц и раскрытием почек дуба, поскольку воздействие будет одинаковым на оба компонента. Но при повышенной CO<sub>2</sub> рост растений обычно стимулируется, что приводит к пониженному содер-

жанию азота и повышенному – фенолов. В таких условиях насекомые-фитофаги будут расти более медленно, потреблять больше корма, дольше развиваться и страдать от повышенной смертности. Повышенные температуры также снижают концентрацию листового азота и увеличивают содержание таннинов, что ухудшает качество листовой для развития гусениц.

M. Visser и L. Holleman (2001) акцентируют внимание на том, что глобальное потепление может нарушить экосистемные взаимосвязи, разделяя их, и микроэволюция, как реакция на эти изменения, может быть медленной. На примере зимней пяденицы и дуба авторы показывают, что на экосистемные взаимодействия более существенное влияние оказывает изменение температурных графиков, чем изменение средней температуры. В связи с этим необходимы метеорологические модели глобального потепления, позволяющие прогнозировать изменение температурных графиков.

E.L. Kruger et al. (1998) изучали влияние дефолиации на рост и физиологию клена сахарного (*Acer saccharum* Marsh.) и тополя осиновидного (*Populus tremuloides* Michx.) на примере саженцев, выращиваемых в лабораторных условиях при естественном и повышенном уровне атмосферного CO<sub>2</sub>. По их данным, у клена дефолиация уменьшила относительную скорость роста при естественном уровне CO<sub>2</sub>, а при повышенном уровне CO<sub>2</sub> была обратная ситуация. У тополя при обоих уровнях CO<sub>2</sub> относительная скорость роста после дефолиации увеличилась, обеспечив в результате почти полную компенсацию. Авторы пришли к выводу, что увеличение CO<sub>2</sub> может существенно увеличить способность некоторых древесных пород восстанавливаться после повреждения филофагами. Более того, реакции на увеличение CO<sub>2</sub> могут быть максимальными в присутствии стрессов, уменьшающих соотношение “источник С : резервуар С” у растений, к которым относится и воздействие фитофагов.

P. Stiling et al. (1999) в естественных условиях определяли влияние повышенного содержания углекислоты на плотность нескольких видов минёров на двух склерофильных видах дуба, скорость потребления ими корма и уровень нападений естественных врагов. По их данным, повышенная концентрация углекислоты снизила уровень листового азота в кормовых растениях и обилие листовых минёров, увеличила потребление ими листовой в пересчете на особь и их смертность.

Анализ имеющихся данных о влиянии изменения климата на пространственное распределение очагов дефолиации при повреждениях непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* L. и листоверткой-почкоедом *Choristoneura fumiferana* Clem., выполненный R. Harrington et al. (1999), показал, что с

увеличением только температуры прогнозируемое распределение дефолиации слегка увеличится для непарного шелкопряда и уменьшится для листовертки. При одновременном увеличении температуры и осадков прогнозируемая площадь дефолиации увеличится для обоих видов, а при увеличении температуры и уменьшении осадков – уменьшится. Эти результаты связаны с изменениями распределения насекомых по территории и чувствительностью лесов.

Взаимодействию этих же видов, американской еловой листовертки и пихты бальзамической в нескольких местообитаниях на западе Канады, посвящена и недавняя публикация (Portalier et al., 2022). По данным авторов, повышение температуры воздуха ускоряет завершение периода покоя насекомых, но влияние теплого или холодного периода во время периода покоя сильно варьирует в зависимости от времени и продолжительности этого периода. В зависимости от того, как потребитель (филофаг) и его ресурс (кормовое дерево) реагируют на один и тот же температурный сдвиг, несоответствие между ними может увеличиваться или уменьшаться. Моделирование этих взаимосвязей прогнозирует, что повышение температуры может увеличить несогласованность фенофаз насекомых и деревьев в южных районах, но, напротив, может увеличить их синхронность в северных районах.

E.G. Schwartzberg et al. (2014) сообщают о влиянии экспериментального повышения температуры воздуха на синхронность наступления фенофаз у североамериканского кольчатого шелкопряда (*Malacosoma disstria* Hbn.) и его кормовых пород, тополя осиновидного (*Populus tremuloides* Michx.) и березы бумажной (*Betula papyrifera* Marshall). По их данным, фенофазы деревьев сменялись быстрее, чем у насекомых, и это привело к изменению фенологической синхронности: уменьшению временного интервала между выходом гусениц из яиц и распусканием почек у тополя в оба года эксперимента, у березы – только в один год. Более того, потепление сократило время развития личинок от выхода из яиц до окукливания, но не повлияло на массу куколок независимо от кормовой породы. На тополе личинки развивались быстрее, чем на березе, но масса куколок не зависела от вида хозяина.

Ряд исследователей обращают внимание, что использование данных дендрохронологических исследований при изучении связи между климатом и воздействием фитофагов имеет некоторые трудности. Так, исследования R.T. Trotter et al. (2002) посвящены анализу годовых колец для реконструкции климата и динамики численности фитофагов в прошлом. По мнению авторов, дендрохронология, такой широко распространенный

метод, страдает отсутствием экспериментов, которые разделяют влияние смешивающихся воздействий – фитофагов и других факторов – на годовые кольца. Собственные долгосрочные эксперименты авторов, выполненные на устойчивых и чувствительных деревьях сосны, продемонстрировали три основных пункта, которые необходимо учитывать: 1) воздействие фитофагов уменьшает величину годового кольца на 25–35%; 2) подобное воздействие на годовое кольцо искажает реконструкцию климата, что приводит к завышению более чем в 2 раза уровней влажности в прошлом; данные авторов свидетельствуют, что если нарушение вследствие фитофагов было проблемой при предыдущих реконструкциях, то оценки размеров современных изменений, по видимому, будут более взвешенными; 3) выполненные исследования подтверждают различное взаимодействие “устойчивость растений  $\times$  фитофаг  $\times$  климат” в отметках годовых колец. Поэтому необходимо полнее использовать результаты генетических исследований в сфере дендрохронологии, так как устойчивость и чувствительность к фитофагам считаются генетически заданными во многих системах.

О том, как реагируют разные виды дуба на внешние факторы, включая филлофагов, говорится в работе I.S. Pearse и A.L. Hipp (2012). С помощью метода филогенетической регрессии был выполнен анализ различных параметров 56 видов дуба, произрастающих в Европе, Азии и Северной Америке. По мнению авторов, климат оказывает решающее влияние как на химические, так и на физические защитные реакции. Защитные реакции листьев в ответ на нападение листогрызущих насекомых и минеров у одного и того же вида дуба были выше в более низких широтах, что можно объяснить влиянием климата. При сравнении разных видов было установлено, что защитные свойства выше у тех видов дуба, которые произрастают в регионах с низкой температурой, умеренной зимой и низким минимальным количеством осадков.

Сравнение взаимоотношений четырех калифорнийских видов дуба, листопадных и вечнозеленых, и потребителей их листьев: листогрызущих моно- и полифагов (внешний тип питания), галлообразователей и минёров (внутренний тип питания) вдоль градиентов влажности и температуры воздуха показало, что тип листьев (оппадающие и не опадающие на зиму) не повлиял на степень изъятия листовой площади. При этом меняются соотношения между представительством разных функциональных групп: минёры и галлообразователи более чутко, чем листогрызущие, реагировали на увеличение количества осадков: в более засушливых условиях на листьях всех типов гал-

лов и мин было больше, в более влажных – меньше (Leckey et al., 2014).

T.E. Kolb et al. (2016) в обзоре 237 источников показывают, что прогнозируемые изменения климата вследствие антропогенной деятельности подразумевают повышение температуры и изменение количества и распределения осадков, что приведет к частоте и интенсивности засух. Однако данных о том, как это повлияет на лесных насекомых и возбудителей болезней, пока недостаточно. В частности, не обнаружена устойчивая реакция на засуху листогрызущих насекомых. С помощью теоретических выкладок и пока что небольшого числа наблюдений выявлена нелинейная связь между интенсивностью засухи и вспышками размножения наиболее вредоносных ксилофагов: умеренные засухи уменьшают численность ксилофагов и отпад деревьев вследствие их деятельности, тогда как сильные засухи, наоборот, увеличивают. Виды, питающиеся заболонью, реагируют на умеренные засухи в тех случаях, когда они резко сменяются более влажными периодами. До сих пор, по мнению авторов, плохо понято влияние засух на возбудителей болезней лесных пород, однако имеются свидетельства о пониженной численности первичных патогенов и тех патогенов, у которых жизненный цикл зависит от влажности. В этих случаях скорость размножения, распространения и инфицирования будет больше в более влажных условиях. Напротив, вторичные патогены (поселяющиеся на деревьях в стрессовом состоянии), как ожидается, в условиях засухи будут многочисленнее и окажут более сильное воздействие на дерево-хозяина. Авторы пришли к заключению, что необходимы более развернутые и продолжительные исследования того, как повлияют прогнозируемые засухи на лесных насекомых и возбудителей заболеваний, а также того, какова роль лесохозяйственных мероприятий для ослабления негативных воздействий всех этих биотических и абиотических факторов на лес.

Еще одна обобщающая работа, T.D. Ramsfield et al. (2016), затрагивает другой важный аспект – увеличение угрозы экосистемам инвазивных видов насекомых и патогенов вследствие происходящих и будущих изменений климата. Данных по этой проблеме, по мнению авторов, до сих пор недостаточно.

Подтверждение этого утверждения мы видим и в совсем недавних работах. Так, R. Metz и P.C. Tobin (2022) изучали распространение инвазивного вида непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. в нескольких штатах США в течение 16 лет. По их данным, повсеместно температура воздуха была наиболее значимым для темпов роста популяции филлофагов фактором. Но столь же заметное влияние оказала и густота кормовых деревьев на



площади (фрагментация). По мере уменьшения фрагментации распространение насекомых замедлялось, за исключением тех районов, где кормовых растений обычно мало. Полученные результаты подчеркивают географические различия того, как температура и фрагментация растений-хозяев влияют на темпы роста *L. dispar*, и подчеркивают ту роль, которую могут играть в создании популяций филлофага вторичные растения-хозяева (т.е. менее предпочитаемые данным видом). По мнению авторов, их результаты позволяют разработать усовершенствованные модели риска инвазии *L. dispar* и, возможно, других видов-инвайдеров.

Авторы другой недавно вышедшей работы (Williamson et al., 2022) на основании анализа 73 литературных источников утверждают, что изменение температуры является часто предполагаемым, но редко проверяемым механизмом, с помощью которого виды, особенно сильно зависящие от температуры, могут сокращаться в лесных ландшафтах после деградации, фрагментации и уничтожения мест обитания. По их мнению, физиологические, морфологические и поведенческие признаки играют ключевую роль в определении реакции вида на температуру, и более детальное знание этих признаков позволит выявить потенциальные механизмы снижения численности лесных видов-специалистов в измененных человеком ландшафтах, что приводит к изменениям в структуре и процессах природных сообществ.

Этот краткий обзор показывает разную направленность проводимых исследований проблемы и постепенное их углубление. Выводы разных авторов неоднозначны, нередко противоречивы. Продолжают накапливаться свидетельства того, что происходящее изменение климата может существенно повлиять на взаимодействия между растениями и фитофагами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появившиеся в последнее время сильнодействующие внешние факторы, прежде всего это изменение климата и увеличения антропогенных нагрузок, начинают существенно влиять на биосферу. Современный климат оказывает большое влияние на растения и филлофагов в лесных экосистемах и их биоценоотические взаимодействия. Исследования, выполненные во многих странах мира, это однозначно подтверждают и определяют основные направления исследований в данной области. Поскольку многие процессы в лесных биогеоценозах весьма инерционны, а эволюционно сформировавшиеся взаимосвязи между их компонентами прочны, требуются длительные наблюдения на постоянных объектах, чтобы выявить и оценить тенденцию и уровень происходя-

щих изменений под действием меняющихся внешних факторов. Поэтому наиболее ценные и достоверные выводы получены там, где ведутся комплексные наблюдения продолжительное время на одних и тех же объектах (стационарах), что позволяет проследить динамику многих биотических и абиотических факторов, получить и проанализировать достаточно длинные временные ряды полевых данных.

Уже сейчас установлено, что вспышки численности одних видов филлофагов становятся продолжительнее и интенсивнее, у других наблюдается нарушение цикличности и ослабление активности, причем в разных регионах это имеет свои особенности.

Результатов наших исследований и литературные данные показывают, что до сих пор недостаточно изучены некоторые процессы, протекающие в лесных биогеоценозах при вспышках массового размножения филлофагов. Особенно это касается взаимодействия надземных и подземных органов деревьев при разной степени и кратности повреждения крон; непонятны в деталях механизмы компенсационных реакций деревьев, зависящие от одновременного действия комплекса внешних и внутренних факторов; неизвестна будущая роль инвазивных видов насекомых и некоторые другие аспекты. Необходимо более детальное исследование этих сложных взаимосвязанных процессов, чтобы более точно оценивать текущее состояние лесных биогеоценозов и прогнозировать их развитие.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю.Н., Кондаков Ю.П., Петренко Е.С. Катастрофические вспышки массового размножения сибирского шелкопряда // Безопасность России. Региональные проблемы безопасности. Красноярский край. М.: МГФ "Знание", 2001. С. 146–167.
- Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. М.: Высшая школа, 1960. 342 с.
- Воронцов А.И. Патология леса. М.: Лесная промышленность, 1978. 267 с.
- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 172–187.
- Воронцов А.И., Мозолевская Е.Г., Соколова Э.С. Технология защиты леса. М.: Экология, 1991. 304 с.
- Гродницкая И.Д., Богородская А.В. Биологическая активность почв в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Матер. совещ. Москва, 18–20 сентября 2001 г. Тула, 2001. С. 299–302.
- Гродницкий Д.Л., Разнобарский В.Г., Шабалина О.М. Мониторинг состояния шелкопрядников // Лесные стационарные исследования: методы, результаты,

- перспективы. Матер. совещ. Москва, 18–20 сентября 2001 г. Тула, 2001. С. 268–270.
- Злотин Р.И., Ходашева К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.
- Иерусалимов Е.Н.* Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М., 2004. Товарищество научных изданий КМК. 263 с.
- Ильинский А.И., Тропин И.В.* Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная пром-сть, 1965. 525 с.
- Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В.* Оценка характера взаимодействий “лес-насекомые” в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений // Лесоведение. 1999. № 6. С. 39–44.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В.* Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 223 с.
- 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.
- Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н.* Кормовые нормы гусениц сибирского шелкопряда на хвойных породах Сибири // Сибирский экологический журн. 2008. Т. 15. № 5. С. 709–716.
- Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н., Краснощеков Ю.Н., Акулов Е.Н.* Дополнительные поступления углерода и зольных элементов в очагах массового размножения сибирского шелкопряда // Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем. Тез. докл. Междунар. научн. конф. М.: МГУЛ, 2002. С. 83–85.
- Коломиец Н.Г.* Сибирский шелкопряд – вредитель равнинной тайги // Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. отд. ВНИТО-ЛЕС, 1957б. Вып. 3. С. С. 61–76.
- Кондаков Ю.П.* Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206–265.
- Лямцев Н.И., Исаев А.С.* Модификация типов вспышек массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от эколого-климатической ситуации // Лесоведение. 2005. № 5. С. 3–9.
- 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.
- Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А.* Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней в южной лесостепи // Лесоведение. 2001. № 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.
- Мозолевская Е.Г., Рубцов В.В., Уткина И.А.* Оценка роли дендрофильных насекомых в лесных биогеоценозах // Ю.И. Чернов (отв. ред.) Насекомые в лесных биоценозах. XX чтения памяти академика В.Н. Сукачева, 22 ноября 2002 г. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2004. С. 5–31.
- Мусолин Д.Л., Саулич А.Х.* Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 41. № 1. С. 3–35.
- Наставление по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих насекомых в Европейской части РСФСР. Минлесхоз РСФСР. 1988. 84 с.
- Рафес П.Ф.* Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука, 1964. С. 3–57.
- Рожков А.С., Хлиманкова Е.С., Степанчук Е.С.* Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. Новосибирск: Наука, 1991. 88 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А.* Реакция насекомых-филлофагов на современные изменения климата // Лесоведение. 2019. № 5. С. 375–384.
- Уткина И.А., Рубцов В.В.* Современные представления о влиянии изменений климата на взаимодействие лесных деревьев и насекомых-фитофагов // Лесной вестник / Forestry Bulletin. 2017. Т. 21. № 6. С. 5–12.
- Уткина И.А., Рубцов В.В.* Взаимоотношения разных видов дуба и филлофагов как объект биогеоценологических исследований // Лесоведение. 2021. № 5. С. 547–554.
- Ayres M.P., Lombardero M.J.* Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens // The Science of the Total Environment. 2000. V. 262. № 3. P. 263–286.
- Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S.* Responses of spring phenology to climate change // New Phytologist. 2004. V. 162. P. 295–309.
- Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown V.K., Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.G., Harrington R., Hartley S., Jones T.H., Lindroth R.L., Press M.C., Symrnioudis I., Watt A.D., Whittaker J.B.* Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores // Global Change Biology. 2002. V. 8. № 1. P. 1–16.
- Both C., van Asch M., Bijlsma R.-G., van den Burg A.-B., Visser M.-E.* Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? // J. Anim. Ecol. 2009. V. 78. P. 73–83.
- Buse A., Good J.E.G.* Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and bud burst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change // Ecol. Entomology. 1996. V. 21. № 4. P. 335–343.
- Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M.* Effects of elevated temperature and carbonyl dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.) // Funct. Ecology. 1998. V. 12. № 5. P. 742–749.

- Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J.* Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland // *J. Ecol.* 1966. V. 54. № 1. P. 65–85.
- Cleland E.E., Chuine I., Menzel A., Mooney H.A., Schwartz M.D.* Shifting plant phenology in response to global change // *Trends in Ecology & Evolution.* 2007. V. 22. No. 7. P. 357–365.
- Cornelissen T.* Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns // *Neotropical Entomology.* 2011. V. 40. № 2. P. 155–163.
- Crawley M.J.* Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions // *Stud. Ecol.* 1983. V. 10. 437 p.
- Ekholm A.* Temporal asynchrony due to climate change and its impact on host–herbivore–predator interactions. Introductory Research Essay. Department of Ecology. Uppsala, 2017. 19 p.
- Harrington R., Woiwod I., Sparks T.* Climate change and trophic interactions // *TREE.* 1999. V. 14. № 4. P. 146–150.
- Hudges L.* Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? // *TREE.* 2000. V. 15. № 2. P. 56–61.
- Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S.* Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States // *Forest Ecology and Management.* 2016. V. 380. P. 321–334.
- Kruger E.L., Volin J.C., Lindroth R.L.* Influences of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the responses of sugar maple and trembling aspen to defoliation // *New Phytol.* 1998. V. 140. № 1. P. 85–94.
- Landsberg J., Smith M.S.* A functional scheme for predicting the outbreak potential of herbivorous insects under global atmospheric change // *Aust. J. Bot.* 1992. V. 40. № 4–5. P. 565–577.
- Leckey E.H., Smith D.M., Nufio C.R., Fornash K.F.* Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient // *Acta Oecologica.* 2014. V. 61. P. 1–8.
- Lin D., Xia J., Wan S.* Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis // *New Phytologist.* 2010. V. 188. № 1. P. 187–198.
- Marciniak A.* Climate change effects on eruptive forest insects: a review and synthesis of empirical evidence. 2012. <https://doi.org/10.14288/1.0075624>
- Mattson W.J., Addy N.D.* Phytophagous insects as regulators of forest primary production // *Science.* 1975. V. 190. P. 515–522.
- Metz R., Tobin P.C.* Effects of temperature and host plant fragmentation on *Lymantria dispar* population growth along its expanding population front // *Biological Invasions.* 2022. V. 24. P. 2679–2691.
- Parmesan C.* Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann Rev Ecol Evol Syst.* 2006. V. 37. P. 637–669.
- Pearse I.S., Hipp A.L.* Global patterns of leaf defenses in oak species // *Evolution.* 2012. V. 66. № 7. P. 2272–2286.
- Portalier S., Candau J.-N., Lutscher F.* A temperature-driven model of phenological mismatch provides insights into the potential impacts of climate change on consumer–resource interactions // *Ecography.* 2022. V. 8. 13 p. Paper No. e06259
- Post E.S., Pedersen C., Wilmers C.C., Forchhammer M.C.* Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming // *Ecology.* 2008. V. 89. № 2. P. 363–370.
- Pureswaran D.S., Roques A., Battisti A.* Forest insects and climate change // *Current Forestry Reports.* 2018. V. 4. № 2. P. 35–50.
- Raich J.W., Nadelhoffer K.J.* Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends // *Ecology.* 1989. V. 70. № 5. P. 1346–1354.
- Ramsfield T.D., Bentz B.J., Faccoli M., Jactel H., Brockerhoff E.G.* Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts // *Forestry.* 2016. V. 89. № 3. P. 245–252.
- Rinker H.B., Lowman M.D., Hunter M.D., Schowalter T.D., Fonte S.J.* Literature review: canopy herbivory and soil ecology, the top-down impact of forest processes // *Selbyana.* 2001. V. 22. № 2. P. 225–231.
- Schwartzberg E.G., Jamieson M.A., Raffa K.F., Reich P.B., Montgomery R.A., Lindroth R.L.* Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees // *Oecologia.* 2014. V. 175. № 3. P. 1041–1049.
- Solomou A.D., Proutsos N.D., Karetsos G., Tsagari K.* Effects of climate change on vegetation in Mediterranean forests: A review // *International J. Environment, Agriculture and Biotechnology.* 2017. V. 1–2. № 1. 8 p.
- Stiling P., Rossi A.V., Hungate B., Dijkstra P., Hinkle C.R., Knott W.M. III, Drake B.* Decreased leaf-miner abundance in elevated CO<sub>2</sub>: reduced leaf quality and increased parasitoid attack // *Ecological Applications.* 1999. V. 9. № 1. P. 240–244.
- Tai A.R., Carroll A.L.* In the pursuit of synchrony: northward shifts in western spruce budworm outbreaks in a warming environment // *Frontiers in Forests and Global Change.* 2022. 11 p. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.895579>
- Trotter R.T., Cobb N.S., Whitham T.G.* Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions // *PNAS.* 2002. V. 99. № 15. P. 10197–10202.
- Visser M.E., Holleman L.J.M.* Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology // *Proc. Royal Soc. London.* 2001. V. 268. № 1464. P. 289–294.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F.* Ecological responses to recent climate change // *Nature.* 2002. V. 416. P. 389–395.
- Williamson J., The E., Jucker T., Brindle M., Bush E., Chung A.Y.C., Parrett J., Lewis O.T., Rossiter S.J., Slade E.M.* Local-scale temperature gradients driven by human disturbance shape the physiological and morphological traits of dung beetle communities in a Bornean oil palm–forest mosaic // *Functional Ecology.* 2022. V. 36. P. 1655–1667.

## Modern Aspects of Studying The Phyllophagous Insects Role in Forest Communities

I. A. Utkina<sup>1,\*</sup> and V. V. Rubtsov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of the Forest Science of the RAS,  
Sovetskaya st., 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia

\*E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

This paper presents a review of publications on the relationship between the phyllophagous insects and the forest communities in the current ecological situation, when ongoing climate changes, manifested primarily in an increase in the air temperature and a change in the precipitation amount and distribution, affect all processes in natural communities. Changes in the ranges of many plants and animals species are observed – moving up northwards and up in altitude. The spring phenophases come earlier, the autumn ones come later, the vegetation period lengthens and the terrestrial plants biomass increases. Such phenomena, together with changes in climatic parameters, affect herbivorous animals, which include insects with various food specialisations and different life cycles. As before, despite the growing number of observations in different parts of the Earth, there remains a lot of uncertainty about how individual plant and insect species and their functional groups function under the changing external conditions. It is emphasized that it is necessary to continue long-term studies in specific natural conditions in order to more accurately determine the reaction of the interactions' participants to local climate changes and understand what the forestry strategy should be in the current and the predicted future situation.

*Keywords: phyllophagous insects, forest communities, climate changes.*

### REFERENCES

- Ayres M.P., Lombardero M.J., Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens, *The Science of the Total Environment*, 2000, Vol. 262, No. 3, pp. 263–286.
- Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S., Responses of spring phenology to climate change, *New Phytologist*, 2004, Vol. 162, pp. 295–309.
- Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown V.K., Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.G., Harrington R., Hartley S., Jones T.H., Lindroth R.L., Press M.C., Symrnioudis I., Watt A.D., Whittaker J.B., Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores, *Global Change Biology*, 2002, Vol. 8, No. 1, pp. 1–16.
- Baranchikov Y.N., Kondakov Y.P., Petrenko E.S., Katastroficheskie vspyshki massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopyrada (Catastrophic outbreaks of mass reproduction of the Siberian silkworm), In: *Bezopasnost' Rossii. Regional'nye problemy bezopasnosti. Krasnoyarskii kraj* (Security of Russia. Regional security issues. Krasnoyarsk region), Moscow: MGF "Znanie", 2001, pp. 146–167.
- Both C., van Asch M., Bijlsma R.-G., van den Burg A.-B., Visser M.-E., Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations?, *J. Anim. Ecol.*, 2009, Vol. 78, pp. 73–83.
- Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M., Effects of elevated temperature and carbone dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.), *Funct. Ecology*, 1998, Vol. 12, No. 5, pp. 742–749.
- Buse A., Good J.E.G., Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and bud burst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change, *Ecol. Entomology*, 1996, Vol. 21, No. 4, pp. 335–343.
- Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J., Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland, *J. Ecol.*, 1966, Vol. 54, No. 1, pp. 65–85.
- Cleland E.E., Chuine I., Menzel A., Mooney H.A., Schwartz M.D., Shifting plant phenology in response to global change, *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, Vol. 22, No. 7, pp. 357–365.
- Cornelissen T., Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns, *Neotropical Entomology*, 2011, Vol. 40, No. 2, pp. 155–163.
- Crawley M.J., *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*, Stud. Ecol., 1983, Vol. 10, 437 p.
- Ekholm A., *Temporal asynchrony due to climate change and its impact on host-herbivore-predator interactions*, Introductory Research Essay, Uppsala: Department of Ecology, 2017. 19 p.
- Grodnitskaya I.D., Bogorodskaya A.V., Biologicheskaya aktivnost' pochv v nasazhdeniyakh, povrezhdennykh sibirskim shelkopyradom (Biological activity of soils in plantations damaged by the Siberian silkworm), *Lesnye stacionarnye issledovaniya: metody, rezul'taty, perspektivy* (Forest Stationary Research: Methods, Results, Prospects), Moscow, Meeting Proc., September 18–20, 2001, Tula, pp. 299–302.
- Grodnitskii D.L., Raznobarskii V.G., Shabalina O.M., Monitoring sostoyaniya shelkopyradnikov (Monitoring the condition of silkworms), *Lesnye stacionarnye issledovaniya: metody, rezul'taty, perspektivy* (Forest Stationary Research: Methods, Results, Prospects), Moscow, Meeting Proc., September 18–20, 2001, Tula, pp. 268–270.
- Harrington R., Woiwod I., Sparks T., Climate change and trophic interactions, *TREE*, 1999, Vol. 14, No. 4, pp. 146–150.

- Hudges L., Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?, *TREE*, 2000, Vol. 15, No. 2, pp. 56–61.
- Ierusalimov E.N., *Zoogennaya defoliatsiya i lesnoe soobshchestvo (Zoogenic defoliation and the forest community)*, Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004, 263 p.
- Il'inskii A.I., Tropin I.V., *Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozhenii khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v lesakh SSSR (Monitoring, estimation and forecast of the needle- and leaf-eating insects outbreaks in forests of the USSR)*, Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1965, 528 p.
- Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Sukhovol'skii V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh (Population dynamics of the forest insects)*, Moscow: Nauka, 2001, 373 p.
- Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Y.P., Kiselev V.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh (Population dynamics of forest insects)*, Novosibirsk: Nauka, 1984, 223 p.
- Isaev A.S., Ovchinnikova T.M., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., Otsenka kharaktera vzaimodeistvii "les – nasekomye" v lesakh boreal'noi zony v khode vozmozhnykh klimaticheskikh izmenenii (Assessment of "forest – insect" relations in forests of boreal zone under probable climatic changes), *Lesovedenie*, 1999, No. 6, pp. 39–44.
- Kirichenko N.I., Baranchikov Y.N., Kormovye normy gusenits sibirskogo shelkopryada na khvoinykh porodakh Sibiri (Withdrawn food rate for the larvae of Siberian moth on the conifers of Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2008., Vol. 15, No. 5, pp. 709–716.
- Kirichenko N.I., Baranchikov Y.N., Krasnoshchekov Y.N., Akulov E.N., *Dopolnitel'nye postupleniya ugleroda i zol'nykh elementov v ochagakh massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopryada (Additional inputs of carbon and ash elements in the centers of mass reproduction of the Siberian silkworm)*, *Monitoring sostoyaniya lesnykh i urboekosistem (Monitoring of the state of forest and urban ecosystems)*, Moscow, Abstracts of Reports of Intl. Sci. Conf., Moscow: MGUL, pp. 83–85
- Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S., Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 380, pp. 321–334.
- Kolomiets N.G., Sibirskii shelkopryad – vreditel' ravninnoi taigi (Siberian silkworm – a pest of the lowland taiga), In: *Trudy po lesnomu khozyaistvu Zapadnoi Sibiri (Proceedings on forestry in Western Siberia)*, Novosibirsk: Zap.-Sib. otd. VNITOLE, 1957, Vol. 3, pp. 61–76.
- Kondakov Y.P., Zakonomernosti massovykh razmnozhenii sibirskogo shelkopryada (Regularities of the outbreaks of Siberian silk moth), In: *Ekologiya populyatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri (Population ecology of the forest animals in Siberia)*, Novosibirsk: Nauka, 1974, pp. 206–265.
- Kruger E.L., Volin J.C., Lindroth R.L., Influences of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the responses of sugar maple and trembling aspen to defoliation, *New Phytol.*, 1998, Vol. 140, No. 1, pp. 85–94.
- Landsberg J., Smith M.S., A functional scheme for predicting the outbreak potential of herbivorous insects under global atmospheric change, *Aust. J. Bot.*, 1992, Vol. 40, No. 4–5, pp. 565–577.
- Leckey E.H., Smith D.M., Nufio C.R., Fornash K.F., Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient, *Acta Oecologica*, 2014, Vol. 61, pp. 1–8.
- Lin D., Xia J., Wan S., Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis, *New Phytologist*, 2010, Vol. 188, No. 1, pp. 187–198.
- Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo razmnozheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoi situatsii (Modification of gypsy moth outbreaks related to ecological-climatic situation), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 3–9.
- Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Zukert N.V., Vliyanie klimata i pogody na dinamiku chislennosti neparnogo shelkopryada v evropeiskoi Rossii (Effects of climate and weather on population dynamics of gypsy moth in European part of Russia), *Lesovedenie*, 2000, No. 1, pp. 62–67.
- Mamaev V.V., Rubtsov V.V., I.A. U., Vliyanie defoliatsii kron duba na rostovuyu aktivnost' pogloshchayushchikh kornei v yuzhnoi lesostepi (Effects of oak crown defoliation on growth activity of absorptive roots), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 43–49.
- Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Sezonnaya dinamika rostovoi aktivnosti pogloshchayushchikh kornei pri povtoryayushchikh defoliatsiyakh poimennykh dubrav (Seasonal dynamics of growth activity in absorbing roots of trees in floodplain oak forests under repeated defoliation), *Lesovedenie*, 2002, No. 5, pp. 39–43.
- Marciniak A., available at: <http://dx.doi.org/10.14288/1.0075624> (June 01, 2022)
- Mattson W.J., Addy N.D., Phytophagous insects as regulators of forest primary production, *Science*, 1975, Vol. 190, pp. 515–522.
- Metz R., Tobin P.C., Effects of temperature and host plant fragmentation on *Lymantria dispar* population growth along its expanding population front, *Biological Invasions*, 2022, Vol. 24, pp. 2679–2691.
- Mozolevskaya E.G., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Otsenka roli dendrofil'nykh nasekomykh v lesnykh biogeotsenozakh (Evaluation of the role of dendrophilous insects in forest biogeocenoses), *Nasekomye v lesnykh biotsenozakh (Insects in forest biocenoses)*, Moscow, XX Sukachev V.N. readings, November 22, 2002, Moscow: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, pp. 5–31.
- Musolin D.L., Saulich A.K., Responses of insects to the current climate changes: from physiology and behavior to range shifts, *Entomological Review*, 2012, Vol. 92, No. 7, pp. 715–740.
- Nastavlenie po nadzoru, uchetu i prognozu khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v Evropeiskoi chasti RSFSR (Manual on the supervision, accounting and forecast of needle- and leaf-eating insects in the European part of the RSFSR)*, Minleskhoz RSFSR, 1988, 84 p.
- Parmesan C., Ecological and evolutionary responses to recent climate change, *Ann Rev Ecol Evol Syst.*, 2006, Vol. 37, pp. 637–669.
- Pearse I.S., Hipp A.L., Global patterns of leaf defenses in oak species, *Evolution*, 2012, Vol. 66, No. 7, pp. 2272–2286.
- Portalier S., Candau J.-N., Lutscher F., A temperature-driven model of phenological mismatch provides insights

- into the potential impacts of climate change on consumer–resource interactions, *Ecography*, 2022, Vol. 8, 13 p. Paper No. e06259
- Post E.S., Pedersen C., Wilmers C.C., Forchhammer M.C., Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming, *Ecology*, 2008, Vol. 89, No. 2, pp. 363–370.
- Pureswaran D.S., Roques A., Battisti A., Forest insects and climate change, *Current Forestry Reports*, 2018, Vol. 4, No. 2, pp. 35–50.
- Rafes P.F., Massovye razmnozheniya vrednykh nasekomykh kak osobye sluchai krugovorota veshchestv i energii v lesnom biogeotsenoze (Mass reproductions of harmful insects as special cases of matter and energy cycle in the forest biogeocenosis), In: *Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh* (Protection of the forest from insect pests), Moscow: Nauka, 1964, pp. 3–57.
- Raich J.W., Nadelhoffer K.J., Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends, *Ecology*, 1989, Vol. 70, No. 5, pp. 1346–1354.
- Ramsfield T.D., Bentz B.J., Faccoli M., Jactel H., Brocknerhoff E.G., Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts, *Forestry*, 2016, Vol. 89, No. 3, pp. 245–252.
- Rinker H.B., Lowman M.D., Hunter M.D., Schowalter T.D., Fonte S.J., Literature review: canopy herbivory and soil ecology, the top–down impact of forest processes, *Selbyana*, 2001, Vol. 22, No. 2, pp. 225–231.
- Rozhkov A.S., Khlimankova E.S., Stepanchuk E.S., *Vostanovitel'nye protsessy u khvoinykh pri defoliatsii* (Recovery processes in conifers during defoliation), Novosibirsk: Nauka, 1991, 88 p.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaktsii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Reaktsiya lesnykh nasekomykh-fillofagov na sovremennoe izmenenie klimata (Response of forest phyllophagous insects to climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.
- Schwartzberg E.G., Jamieson M.A., Raffa K.F., Reich P.B., Montgomery R.A., Lindroth R.L., Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees, *Oecologia*, 2014, Vol. 175, No. 3, pp. 1041–1049.
- Solomou A.D., Proutsos N.D., Karetos G., Tzagari K., Effects of climate change on vegetation in Mediterranean forests: A review, *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 2017, Vol. 1–2, No. 1, 8 p.
- Stiling P., Rossi A.V., Hungate B., Dijkstra P., Hinkle C.R., Knott W.M. III, Drake B., Decreased leaf-miner abundance in elevated CO<sub>2</sub>: reduced leaf quality and increased parasitoid attack, *Ecological Applications*, 1999, Vol. 9, No. 1, pp. 240–244.
- Tai A.R., Carroll A.L., In the pursuit of synchrony: northward shifts in western spruce budworm outbreaks in a warming environment, *Frontiers in Forests and Global Change*, 2022, 11 p.  
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.895579>
- Trotter R.T., Cobb N.S., Whitham T.G., Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions, *PNAS*, 2002, Vol. 99, No. 15, pp. 10197–10202.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Sovremennye predstavleniya o vliyaniy izmenenii klimata na vzaimodeistvie lesnykh derev'ev i nasekomykh-fitofagov (Modern ideas about the impact of climate change on interactions of forest trees and phytophagous insects), *Lesnoi vestnik. Forestry bulletin*, 2017, Vol. 21, No. 6, pp. 5–12.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Vzaimootnosheniya raznykh vidov duba i fillofagov kak ob'ekt biogeotsenoticheskikh issledovaniy (Relationship of different species of oak and phyllophages as an object of biogeocenotic research), *Lesovedenie*, 2021, No. 5, pp. 547–554.
- Visser M.E., Holleman L.J.M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology, *Proc. Royal Soc. London*, 2001, Vol. 268, No. 1464, pp. 289–294.
- Vorontsov A.I., *Biologicheskie osnovy zashchity lesa* (Biological basis of forest protection), Moscow: Vysshaya shkola, 1960, 342 p.
- Vorontsov A.I., Ierusalimov E.N., Mozolevskaya E.G., Rol' listogryzushchikh nasekomykh v lesnom biogeotsenoze (The role of leaf-eating insects in forest biogeocenosis), *Zhurnal obshchei biologii*, 1967, Vol. 28, No. 2, pp. 172–187.
- Vorontsov A.I., Mozolevskaya E.G., Sokolova E.S., *Tekhnologiya zashchity lesa* (Forest protection technology), Moscow: Ekologiya, 1991, 303 p.
- Vorontsov A.I., *Patologiya lesa* (Forest pathology), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1978, 267 p.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., Ecological responses to recent climate change, *Nature*, 2002, Vol. 416, pp. 389–395.
- Williamson J., The E., Jucker T., Brindle M., Bush E., Chung A.Y.C., Parrett J., Lewis O.T., Rossiter S.J., Slade E.M., Local-scale temperature gradients driven by human disturbance shape the physiological and morphological traits of dung beetle communities in a Bornean oil palm–forest mosaic, *Functional Ecology*, 2022, Vol. 36, pp. 1655–1667.
- Zlotin R.I., Khodasheva K.S., *Rol' zhyvotnykh v biologicheskoy krugovorote lesostepnykh ekosistem* (The role of animals in the biological cycle of forest-steppe ecosystems), Moscow: Nauka, 1974, 200 p.