

УДК 630*181;574.4

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАЗНЫХ ВИДОВ ДУБА И ФИЛЛОФАГОВ КАК ОБЪЕКТ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2021 г. И. А. Уткина¹, *, В. В. Рубцов¹¹Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.05.2021 г.

После доработки 25.05.2021 г.

Принята к публикации 03.06.2021 г.

Проведен анализ литературы, посвященной взаимодействиям в системе “кормовое дерево – насекомые” на примере различных видов дуба, растущих в разных частях северного полушария, и насекомых, питающихся их листвой. Показано, что характер реакции деревьев разных видов на отчуждение части листовой поверхности во многом схож: прорастание запасных и спящих почек, отрастание вторичной листвы, способствующее постепенной нормализации физиологических процессов в кронах. Отмечается, что уже накоплено довольно много данных, показывающих влияние современного климата (увеличение или уменьшение количества осадков, неравномерность их распределения, рост температуры воздуха) на изменение роли насекомых разных групп (листогрызущие, минёры, галлообразователи). Это может повлиять на состояние дубовых насаждений и их лесоводственные характеристики.

Ключевые слова: дуб, *Quercus*, дубравы, филлофаги, листогрызущие насекомые, минёры, галлообразователи.

DOI: 10.31857/S0024114821050090

Род Дуб (*Quercus* L., сем. Fagaceae) объединяет более 600 видов, произрастающих в районах северного полушария Земли, преимущественно в зоне с умеренным климатом.

На территории бывшего СССР это в первую очередь дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), произрастающий в умеренной зоне Европейской России, а в более южных регионах, в Крыму, на Кавказе, в Молдове, Украине, к нему присоединяется дуб скальный (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.).

В России принято выделять две фенологические разновидности, или фенотипы, дуба черешчатого – раннюю и позднюю, часто произрастающие вместе и по-разному реагирующие на внешние абиотические и биотические факторы, в том числе повреждения насекомыми. Более подробно различия между фенотипами изложены нами ранее (Рубцов, Уткина, 2008; Уткина, Рубцов, 2016, 2017).

Эти же два листопадных вида, дуб черешчатый и дуб скальный, распространены также в Центральной и Западной Европе, а по мере продвижения на юг к ним добавляются листопадный вид дуб австрийский (*Q. cerris* L.) и два вечнозеленых вида: дуб каменный (*Q. ilex* L.) и дуб пробковый (*Q. suber* L.).

Много видов дуба произрастает на территории США и на юге Канады, причем часто в одном и

том же насаждении могут расти сразу несколько видов, от четырех и более (Campbell, Valentine, 1972; Wargo, 1978; Valentine et al., 1983; Valentine, Houston, 1984). Наиболее распространены здесь листопадные виды: дуб белый (*Q. alba* L.), дуб красный (*Q. rubra* L.), дуб черный (*Q. velutina* L.), дуб каштановый (*Q. prinus* L.), дуб шарлаховый (*Q. coccinea* Munch.), дуб падуболистный (*Q. ilicifolia* Wangenh.) и другие.

Довольно большое разнообразие видов дуба отмечено на востоке Азии, включая Приморский край России, Китай, Японию: дуб монгольский (*Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb.), дуб зубчатый (*Q. dentata* Thunb.), дуб курчавый (*Q. crispula* Blume), дуб острейший (*Q. acutissima* Carruth.) и другие (Kudo, 1996; Hattory et al., 2004; Sato, 2008; и др.).

Повсюду представители рода *Quercus* относятся к предпочитаемым кормовым породам для большого числа растительноядных насекомых, включая филлофагов – разнообразных листогрызов, минеров, галлообразователей. Цель данной работы – обобщить результаты исследователей взаимодействий основных групп насекомых-филлофагов и их кормовых пород на примере разных видов дуба, произрастающих в разных природных зонах.

Британский исследователь T.R.E. Southwood (1961) провел сравнение числа видов насекомых, обитающих на нескольких древесных и кустарни-

ковых породах в Великобритании и СССР. И там, и там больше всего видов указано для дуба (в первом случае – дуба черешчатого и дуба скального вместе), соответственно 284 и 150. Данные для СССР автор взял из справочника В.И. Гусева и М.Н. Корсакова (1940; цит. MacLean, Clark, 2021 по Southwood, 1961). Однако согласно Д.П. Довнар-Запольскому (1954), изучавшему энтомофауну дуба черешчатого в Черноземной зоне, это число гораздо больше, около 700.

Неудивительно, что именно дуб и питающиеся его лиственной насекомые часто становились объектами при изучении разнообразных взаимоотношений в системе “дерево – насекомые”: круговорота органических веществ в очаге массового размножения зеленой дубовой листовёртки (Carlisle et al., 1966), изменения химических свойств листвы дуба, оставшейся после питания зимней пяденицы (Feeny, 1970; и др.). Примерно в это же время была опубликована одна из наиболее “биогеоценотических” работ этого направления на русском языке, показавшая, какие изменения происходят в других ярусах насаждения, подлеске и напочвенном покрове после сильного повреждения листвы первого яруса непарным шелкопрядом (Воронцов и др., 1967).

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), один из опаснейших вредителей лиственных пород, способен питаться лиственной многими видами деревьев и кустарников. Однако различные виды дуба, произрастающие в Европе, включая дуб черешчатый, – наиболее предпочитаемые им кормовые породы. В средиземноморских регионах он повреждает не только листопадные виды, но и вечнозеленые – дуб каменный и дуб пробковый (Picolo, Terradas, 1989). Сравнение их реакции на дефолиацию непарным шелкопрядом показало, что характеристики их листвы – площадь поверхности листьев, их размеры, удельная листовая масса, число почек – примерно одинаковы, но у дуба пробкового влияние дефолиации было сильнее выражено в верхней части крон, а у дуба каменного – в нижней.

В России изучением динамики численности непарного шелкопряда на протяжении многих лет занимаются Н.И. Лямцев в европейской части (Лямцев, Исаев, 2005; Лямцев, 2019; и др.) и В.И. Пономарев – в азиатской (Пономарев и др., 2012, 2016; и др.). Н.И. Лямцев (2019) справедливо пишет, что до сих пор многие вопросы экологии непарного шелкопряда изучены недостаточно, для их решения необходим системный подход и длительные комплексные наблюдения на стационарных участках для выявления закономерностей его массовых размножений.

После того, как непарный шелкопряд случайно был завезен в 1860-х годах на североамериканский континент, он успешно распространился по

большой части территории США и питается лиственной практически всех местных видов дуба (Campbell, Valentine, 1972; Schultz, Baldwin, 1982; Valentine et al., 1983; Heichel, Turner, 1983, 1984; Valentine, Houston, 1984; May, Killingbeck, 1995; Muzika, Liebhold, 1999; MacLean, Clark, 2021; и др.).

В последнее время вследствие происходящих изменений климата увеличилось повреждение листвы местных видов дуба в Ливане и сопредельных странах разными группами филофагов, среди которых наиболее опасный – непарный шелкопряд (Moussa et al., 2021).

Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.) – еще один филофаг, распространенный в Европе, питается лиственной многих древесных и кустарниковых пород, но также предпочитает дуб многим из них. Взаимодействия разных видов дуба и зимней пяденицы изучались в самых разных аспектах. В Великобритании помимо упоминавшегося выше исследования химизма листвы дуба черешчатого после ее повреждения зимней пяденицей (Feeny, 1970) изучали также взаимодействия дуба черешчатого и зимней пяденицы как начальных звеньев пищевой цепи (Buse et al., 1998; Visser, Holleman, 2000; и др.), а в Финляндии изучали адаптацию зимней пяденицы к фенологии различных кормовых пород, среди которых был и дуб черешчатый (Tikkanen, Luutikainen, 2002; и др.). Более подробно особенности взаимоотношений зимней пяденицы с кормовыми породами обсуждались нами ранее (Уткина, Рубцов, 2015).

Как и непарный шелкопряд, зимняя пяденица случайно была завезена в США, где постепенно стала повреждать листву местных древесных пород, в том числе дуба красного (Embree, 1967; Simmons et al., 2014; и др.).

Зеленая дубовая листовёртка (*Tortrix viridana* L.) – еще один распространенный филофаг, питающийся лиственной дуба. По нашим данным для востока Воронежской области, в последние годы он практически исчез (Рубцов, Уткина, 2008, 2019). В Румынии этот вид распространен в настоящее время (Tomescu et al., 2014). В Иране зафиксировано повреждение им листвы трех аборигенных видов дуба: дуба ливанского (*Q. lebani* Oliv.), дуба инфекторного (*Q. infectoria* Oliv.) и дуба Бранта (*Q. brantii* Lindl.) (Yazdanfar et al., 2015).

Результаты этих и других исследований в разных регионах показывают, что последствия дефолиации многих видов дуба теми или иными листогрызущими насекомыми зависят в первую очередь от ее интенсивности, кратности и сроков, а также от фенологии в течение вегетации у листопадных видов и возраста листвы у вечнозеленых видов. Большое значение имеют и внешние условия – погода, плодородие почвы, рельеф местности, высота над уровнем моря, расстояние до источников промышленного загрязнения и др.

Важны также состав насаждения и индивидуальные особенности деревьев – возраст, положение в древостое. Взаимодействие всей совокупности одновременно действующих факторов приводит к большой вариации адаптационных реакций растений, отчего затруднительны точные оценки текущего состояния поврежденных насаждений и деревьев.

Данные о распространении и увеличении численности *минёров*, другой группы филлофагов, на листьях дуба и его спутников появляются все чаще в разных европейских странах: Беларуси (Евдошенко, 2013; Гляковская, Рыжая, 2018; и др.), Украины (Никитенко и др., 2005; Григорюк и др., 2014; и др.), Хорватии (Matosevic et al., 2008), Польше (Wrzesinska, 2017).

Среди минёров наиболее заметным и вредоносным является дубовая широкоминирующая моль (*Acrocercops brongniardella* F.) (Lepidoptera, Gracillariidae) – филлофаг, давно присутствующий в дубравах европейской части России, странах Центральной и Южной Европы. Все исследователи отмечают возросшую вредоносность этого вида для дуба черешчатого, но иногда делают противоположные выводы о его способности минировать листья дуба красного, интродуцированного из Северной Америки. По мнению одних, листья дуба красного не заселяются дубовой широкоминирующей молью (Евдошенко, 2013), а другие видели мины на его листьях (Гляковская, Рыжая, 2018).

В России сообщается о повреждении дубовой широкоминирующей молью листьев дуба черешчатого на северо-востоке Воронежской области (Голуб и др., 2011; и др.). Согласно нашим многолетним наблюдениям в той же Воронежской области, дубовая широкоминирующая моль на протяжении двух десятилетий массово размножается во всех типах дубрав на листьях ранней, поздней и промежуточных феноформ дуба, повреждая до 70–80% площади листовой поверхности (Уткина, Рубцов, 2019).

Есть свидетельство расширения ареала дубовой широкоминирующей моли на северо-восток: в 2014 г. она впервые была обнаружена на территории Омской области (Чурсина и др., 2016).

В Японии сравнивали видовой состав минёров и листогрызов. Было установлено, что на дубе зубчатом (*Quercus dentata*) разные виды минёров предпочитают разные части крон, листья разных размеров (Sato, 2008), а также подвергаются нападению разных видов паразитов (Nakamura, Kimura, 2009).

Искусственную дефолиацию для имитации естественного потребления листьев листогрызущими насекомыми часто осуществляли для разных видов: дуба черешчатого в Великобритании (Hilton et al., 1987), дуба скального во Франции

(Chaar et al., 1997), дуба пробкового в Италии (Magnoler, Cambini, 1970), дуба красного в США (Heichel, Turner, 1976; и др.), дуба монгольского (Kudo, 1996), дуба курчавого и дуба зубчатого (Hattory et al., 2004) в Японии.

Такие опыты показали, что у всех видов дуба реакции на дефолиацию были схожими: чем больше листья отчуждалось, тем интенсивнее проходило ее восстановление и образование новых побегов, однако постепенно, при повторной дефолиации, эти процессы ослабевали. Эти изменения сопровождались схожими изменениями размеров годовичных колец (Heichel, Turner, 1976; Hilton et al., 1987; Kudo, 1996; Hattory et al., 2004).

Сравнение результатов экспериментальной и естественной дефолиации насекомыми показало, что регенеративное побего- и листообразование у всех видов дуба происходит по похожему сценарию, в соответствии с законом коррелятивного роста и торможения. Удаление почек и листьев в начале вегетации провоцирует прорастание других почек, запасных и спящих, с последующим образованием новых побегов и листьев. Это показано на примере дуба красного (Heichel, Turner, 1976; и др.) и других видов. Зафиксировано также, что после частичной дефолиации возрастает интенсивность фотосинтеза оставшейся листвы (Heichel, Turner, 1976; Wargo, 1978, 1996; и др.).

Фенологические сдвиги вследствие климатических изменений и нарушение синхронности наступления фенофаз кормовых растений и филлофагов – еще один аспект исследований с участием разных видов дуба. В частности, A. Buse et al. (1999) на примере дуба черешчатого, зимней пяденицы и синиц показали, что нарушение синхронности между отрастанием листвы дуба и отрождением гусениц из яиц способствует сокращению кормовой базы птиц, чье потомство питается этими гусеницами. А это, в свою очередь, приводит к изменениям их численности и следующих звеньев пищевой цепи (Both et al., 2009). В другой работе A. Buse et al. (1998) на примере пары “дуб черешчатый – зимняя пяденица” обсуждается влияние повышения температуры воздуха и концентрации атмосферного CO₂ на взаимодействия филлофагов с кормовыми деревьями. Показано, что реакции деревьев и питающихся их листвой насекомых на изменение этих параметров могут происходить с разной скоростью, отчего может произойти нарушение синхронности наступления фенологических фаз на этом и более высоких трофических уровнях. Схожие результаты получены и другой группой исследователей (Dury et al., 1998).

Изменение роли различных функциональных групп фитофагов (включая филлофагов) – еще одно следствие изменения климата. Взаимоотношения между насекомыми-фитофагами разных

функциональных групп и их кормовыми растениями и раньше были недостаточно изученными. В настоящее время их сложный характер усугубляется происходящими изменениями климата, по-разному влияющими как на растения с разными видовыми стратегиями роста и адаптацией к стрессовым факторам, так и на фитофагов с различной пищевой специализацией и разными жизненными циклами. Например, авторы обзорной работы (Jaworski, Hilszczański, 2013) утверждают, что в результате этих изменений виды, развивающиеся в древесине, положительно реагируют на незначительный водный дефицит, в то время как галлообразователи и питающиеся заболонью насекомые, наоборот, реагируют отрицательно. Более противоречивы данные о листогрызущих и минёрах.

Похожие выводы получены и при изучении взаимоотношений четырех калифорнийских видов дуба, листопадных и вечнозеленых, и потребителей их листвы: листогрызущих моно- и полифагов (внешний тип питания), галлообразователей и минёров (внутренний тип питания) в разных условиях местообитания – вдоль градиентов влажности и температуры воздуха. Вопреки ожиданиям авторов, тип листьев (оппадающие и не опадающие на зиму) не повлиял на степень изъятия листовой площади, но они обнаружили, что меняются соотношения между представителями разных функциональных групп. Минеры и галлообразователи более чутко, чем листогрызущие, реагировали на увеличение количества осадков: в более засушливых условиях на листьях всех типов галлов и мин было больше, в более влажных – меньше (Leskey et al., 2014).

Выводы, обобщающие реакции разных видов дуба на внешние факторы, содержатся в работе I.S. Pearse и A.L. Hipp (2012). Авторы с помощью метода филогенетической регрессии проанализировали различные характеристики 56 видов дуба, произрастающих в Европе, Азии и Северной Америке. По их мнению, 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. Установленная связь между признаками листьев дуба и абиотической средой согласуется с набором климатических параметров, которые оказывают влияние на фитофагов, и не противоречит гипотезе о доступности ресурсов, согласно которой чем более кормовые растения ограничены в ресурсах, тем сильнее воздей-

ствуют на них фитофаги, осуществляя естественный отбор (Bryant et al., 1983; Coley et al., 1985; и др.).

Заключение. Анализ относительно небольшой части исследований взаимодействия разных видов дуба и филофагов, потребляющих их листву, подтверждает сложность процессов, происходящих в лесных экосистемах. Ситуация усложняется еще и тем, что происходящие изменения климата нарушают синхронность фенологических событий, важных для всех участников взаимодействий. В результате интенсивность одних процессов усиливается, других – ослабевает. Меняются роли разных функциональных групп насекомых, что может иметь серьезные, в том числе негативные, последствия для дубовых насаждений и для лесохозяйственной деятельности в целом. Необходимо продолжение исследований с привлечением как можно большего числа регионов, чтобы получить более четкое представление о функционировании лесных экосистем и состоянии дубрав.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журн. общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 172–187.
- Гляковская Е.И., Рыжская А.В. Инвазивные виды фитофагов в комплексах интродуцированных растений зеленых насаждений Гродненского Полеманья, Беларусь // Евразийский энтомолог. журн. 2018. Т. 17(2). С. 87–91.
- Голуб В.Б., Простаков Н.И., Хицова Л.Н. Динамика поврежденности кроны дуба широколинейной молю (Acrocercops brongniardella F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Усманском бору (Воронежская область) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТА, 2011. Вып. 196. С. 29–36.
- Григорюк И.А., Яворовский П.П., Стефановская Т.Р. Моніторинг і регуляція чисельності дубової широколинійної моли (Coriscium (=Acrocercops) brongniardella F.) в лесопарковій зоні Києва // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2014. № 4(61). С. 101–105.
- Довнар-Запольский Д.П. Очерк энтомофауны черешчатого дуба (Quercus robur) в европейской части СССР // Зоологический журн. 1954. Т. 33. Вып. 4. С. 794–806.
- Евдошенко С.И. Дендрофильные минеры-филлобионты – вредители зеленых насаждений Брестского Полесья: весенняя и весенне-летняя фенологические группы // Вестник БГУ. Сер. 2. 2013. № 2. С. 29–33.
- Лямцев Н.И. Динамика популяции непарного шелкопряда в лесостепных дубравах европейской России // Лесоведение. 2019. № 5. С. 366–374.
- 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.
- Нікітенко Г.М., Фурсов В.Н., Свиридов С.В., Гумовський А.В., Котенко Ф.П., Нарольський Т.Б., Толканич В.И. Дубова широколинійюча міль та інші мінуючі лускокрилі на дубі. Повідомлення 3. Природні вороги мінуючих

- шкідників дуба в Україні на суміжних територіях // Вестник зоології. 2005. Т. 39. № 4. С. 35–47.
- Пономарев В.И., Гниненко Ю.И., Ильиных А.В., Соколов Г.И., Андреева Е.М. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 321 с.
- Пономарев В.И., Соколов Г.И., Клобуков Г.И. Динамика плотности зауральской популяции непарного шелкопряда в 2003–2013 гг. // Лесоведение. 2016. № 3. С. 223–235.
- 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. Исследования фенологических форм дуба черешчатого // Лесоведение. 2016. № 6. С. 466–475.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Устойчивость фенологических форм дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) к неблагоприятным внешним факторам // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2017. Вып. 220. С. 200–211.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Зимняя пяденица (*Operophtera brumata*) как объект отечественных и зарубежных исследований // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии: Вып. 211. СПб.: СПб ГЛТУ, 2015. С. 119–134.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль – давно известный, но до сих пор мало изученный вид // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2019. Вып. 228. С. 42–57.
- Чурсина В.А., Вохтанцева К.В., Гайвас А.А. Основной вредитель дуба черешчатого на территории города Омска – дубовая широкоминирующая моль // Инновационные технологии в сельском хозяйстве: Матер. II Междунар. науч. конф. (г. Санкт-Петербург, июль 2016 г.). СПб.: Свое издательство, 2016. С. 21–26.
- 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.
- Bryant J.P., Chapin F.S. III, Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // Oikos. 1983. V. 40. № 3. P. 357–368.
- Buse A., Dury S.J., Woodburn R.J.W., Perrins C.M., Good J.E.G. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of pedunculate oak, winter moth and tits // Functional Ecology. 1999. V. 13. № S1. P. 74–82.
- Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.) // Functional Ecology. 1998. V. 12. № 5. P. 742–749.
- Campbell R.W., Valentine H.T. Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth. USDA Forest Service Research Note NE-236. 1972. 331 p.
- 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 (*Quercus petraea*) woodland // J. Ecol. 1966. V. 54. P. 65–85.
- Chaar H., Colin F., Leborgne G. Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on sub-sequent growth // Canadian J. Forest Research. 1997. V. 27. № 10. P. 1614–1621.
- Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S. Resource availability and plant antiherbivore defense // Science. 1985. V. 230. № 4728. P. 895–899.
- Dury S.J., Good J.E.G., Perrins C.M., Buse A., Kaye T. The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects // Global Change Ecology. 1998. V. 4. № 1. P. 55–61.
- Embree D.G. Effects of the winter moth on growth and mortality of red oak in Nova Scotia // Forest Science. 1967. V. 13. № 3. P. 295–299.
- Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. 1970. V. 51. № 4. P. 565–581.
- Hattory K., Ishida T.A., Miki K., Suzuki M., Kimura M.T. Differences in response to simulated herbivory between *Quercus crispula* and *Quercus dentata* // Ecol. Research. 2004. V. 19. № 3. P. 323–329.
- Heichel G.H., Turner N.C. Phenology and leaf growth of defoliated hardwood trees // Perspectives in Forest Entomology. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 31–40.
- Heichel G.H., Turner N.C. CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation // Oecologia. 1983. V. 57. № 1. P. 14–19.
- Heichel G.H., Turner N.C. Branch growth and leaf numbers of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation // Oecologia. 1984. V. 62. № 1. P. 1–6.
- Hilton G.M., Packham J.R., Willis A.J. Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) // New Phytologist. 1987. V. 107. № 3. P. 603–612.
- Jaworski T., Hilszczański J. The effect of temperature and humidity changes on insects development and their impact // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2013. V. 74. № 4. P. 345–355.
- Kudo G. Herbivory pattern and induced responses to simulated herbivory in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* // Ecol. Research. 1996. V. 11. № 3. P. 283–289.
- 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.
- MacLean D.A., Clark K.L. Mixedwood management positively affects forest health during insect infestations in Eastern North America // Canadian J. Forest Research. 2021. V. 51. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0462>
- Magnoler A., Cambini A. Effects of artificial defoliation on the growth of cork oak // Forest Science. 1970. V. 16. № 3. P. 354–366.
- Matošević D., Pernek M., Županić M. Leafminers as pests on oaks (*Quercus* spp.) in Croatia // Sumarski List. 2008. V. 132. № 11. P. 517–527.
- May J.D., Killingbeck K.T. Effects of herbivore-induced nutrient stress on correlates of fitness and on nutrient resorption in scrub oak (*Quercus ilicifolia*) // Canadian J. Forest Research. 1995. V. 25. № 11. P. 1858–1864.

- Moussa Z., Choueiri E., Hanna A. New invasive insects associated with oak forests in Lebanon // Arab Journal of Plant Protection. 2021. V. 39. № 2. P. 164–172.
- Muzika R.M., Liebhold A.M. Changes in radial increment of host and nonhost tree species with gypsy moth defoliation // Canadian J. Forest Research. 1999. V. 9. № 9. P. 1365–1373.
- Nakamura T., Kimura M.T. Weak parasitoid-mediated apparent competition between two *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) leaf miner species on a deciduous oak *Quercus dentata* // Entomological Science. 2009. V. 12. № 3. P. 219–226.
- Pearse I.S., Hipp A.L. Global patterns of leaf defenses in oak species // Evolution. 2012. V. 66. № 7. P. 2272–2286.
- Picolo R., Terradas J. Aspects of crown reconstruction and leaf morphology in *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. after defoliation by *Lymantria dispar* L. // Acta oecologica (Oecologia plantarum). 1989. V. 10. № 1. P. 69–78.
- Sato H. Differential resource utilisation and co-occurrence of leafminers in oak (*Quercus dentata*) // Ecological Entomology. 2008. V. 16. № 1. P. 105–113.
- Schultz J.C., Baldwin I.T. Oak quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae // Science. 1982. V. 217. P. 149–150.
- Simmons M.J., Lee T.D., Ducey M.J., Dodds K.J. Invasion of winter moth in New England: effects of defoliation and site quality on tree mortality // Forests. 2014. V. 5. P. 2440–2463.
- Southwood T.R.E. The number of species associated with various trees // J. Anim. Ecol. 1961. V. 30. № 1. P. 1–8.
- Tikkanen O.-P., Lyytikäinen P.M.E. Adaptation of a generalist moth, *Operophtera brumata*, to variable budburst phenology of host plants // Entomologia Experimentalis et Applicata. 2002. V. 103. P. 123–133.
- Tomescu R., Taut I., Covrig I., Simonca V. Study concerning *Tortrix viridana* attack on oak forests from Transylvanian private forest districts // ProEnvironment. 2014. V. 7. P. 21–25.
- Valentine H.T., Houston D.R. Identifying mixed-oak stand susceptibility to Gypsy moth defoliation: an update [*Lymantria dispar*, *Quercus* species] // Forest Science. 1984. V. 30. № 1. P. 270–271.
- Valentine H.T., Wallner W.E., Wargo P.M. Nutritional changes in host foliage during and after defoliation and their relation to the weight of gypsy moth pupae // Oecologia (Berlin). 1983. V. 57. P. 298–302.
- Visser M.E., Holleman L.J.M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology // Proc. R. Soc. Lond. 2000. V. 268. № 1464. P. 289–294.
- Wargo P.M. Insects have defoliated my tree – now what's going to happen? // J. Arboriculture. 1978. V. 4. № 8. P. 169–175.
- Wargo P.M. Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens // Annales des sciences forestières, INRA/EDP Sciences. 1996. V. 53. № 2–3. P. 359–368.
- Wrzesińska D. Insects mining leaves of English oak *Quercus robur* L. in Bydgoszcz and its vicinity // Leśne Prace Badawcze / Forest Research Papers Grudzień. 2017. V. 78. № 4. P. 337–345.
- Yazdanfar H., Daryaei M.G., Sendi J.J., Ghobari H. Effects of three *Quercus* species on feeding performance of the green oak leaf roller, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera: Tortricidae) // J. Crop Protection. 2015. V. 4 (Supplementary). P. 711–718.

Relationship of Different Species of Oak and Phyllophages as an Object of Biogeocenotic Research

I. A. Utkina^{1,*} and V. V. Rubtsov¹

¹Institute of Forest Science RAS, Sovetskaya str., 21, Uspenskoe, Moscow region, 143030 Russia

*E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

The analysis of the literature concerning interactions in the “home tree – insects” system is carried out using the example of various oak species growing in different parts of the northern hemisphere and insects feeding on their foliage. It is shown that the nature of the responses of trees of different species to the loss of a part of the leaf surface is in many respects similar: the germination of reserved and dormant buds, the regrowth of new foliage, which contributes to the gradual normalization of physiological processes in the crowns. It is noted that quite a lot of data has already been accumulated showing the influence of the modern climate (an increase or decrease in precipitation, uneven distribution, an increase in air temperature) on the change in the role of insects of different groups (leaf-eating, miners, gall producers). This can affect the condition of oak plantations and their silvicultural characteristics.

Keywords: oak, *Quercus*, oak stands, phyllophages, leaf-eating insects, leafminers, gall-producers.

REFERENCES

- 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. Animal Ecology*, 2009, Vol. 78, pp. 73–83.
- Bryant J.P., Chapin F.S. III, Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory, *Oikos*, 1983, Vol. 40, No. 3, pp. 357–368.
- Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M., Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the

- winter moth (*Operophtera brumata* L.), *Functional Ecology*, 1998, Vol. 12, No. 5, pp. 742–749.
- Campbell R.W., Valentine H.T., Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth, *USDA Forest Service Research Note NE-236*, 1972, 331 p.
- 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 (*Quercus petraea*) woodland, *J. Ecology*, 1966, Vol. 54, pp. 65–85.
- Chaar H., Colin F., Leborgne G., Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on sub-sequent growth, *Canadian J. Forest Research*, 1997, Vol. 27, No. 10, pp. 1614–1621.
- Chursina V.A., Vokhtantseva K.V., Gayvas A.A., Osnovnoy vreditel' duba chereshchatogo na territorii goroda Omska – dubovaya shirokominiruyushchaya mol' (The main pest of pedunculate oak on the territory of the city of Omsk is the brown oak slender), *Innovatsionnyye tekhnologii v sel'skom khozyaystve: Mater. II Mezhdunar. nauch. konf. (g. Sankt-Peterburg, iyul' 2016 g.)*. SPb.: Svoye izdatel'stvo, 2016, pp. 21–26.
- Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S., Resource availability and plant antiherbivore defense, *Science*, 1985, Vol. 230, No. 4728, pp. 895–899.
- Dovnar-Zapol'skiy D.P., Ocherk entomofauny chereshchatogo duba (*Quercus robur*) v yevropeyskoy chasti SSSR (An outline of the entomofauna of the pedunculate oak (*Quercus robur*) in the European part of the USSR), *Zoologicheskiy zhurnal*, 1954, Vol. 33, No. 4, pp. 794–806.
- Dury S.J., Good J.E.G., Perrins C.M., Buse A., Kaye T., The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects, *Global Change Ecology*, 1998, Vol. 4, No. 1, pp. 55–61.
- Embree D.G., Effects of the winter moth on growth and mortality of red oak in Nova Scotia, *Forest Science*, 1967, Vol. 13, No. 3, pp. 295–299.
- Evdoshenko S.I., Dendrofil'nyye minery-fillobionty – vrediteli zelenykh nasazhdeniy Brestskogo Poles'ya: vesennaya i vesenno-letnyaya fenologicheskiye gruppy (Dendrophilic phyllobiont miners – pests of green plantations in Brest Polesie: spring and spring-summer phenological groups), *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta*, Ser. 2, 2013, No. 2, pp. 29–33.
- Feeny P., Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars, *Ecology*, 1970, Vol. 51, No. 4, pp. 565–581.
- Glyakovskaya Ye.I., Ryzhaya A.V., Invazivnyye vidy fitofagov v kompleksakh introdutsirovannykh rasteniy zelenykh nasazhdeniy Grodnenskogo Poneman'ya, Belarus' (Invasive phytophagous species in complexes of introduced plants of green spaces of Grodno Ponemanye, Belarus), *Evraziatskiy entomologicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 17(2), pp. 87–91.
- Golub V.B., Prostakov N.I., Khitsova L.N. Dinamika povrezhdennosti krony duba shirokominiruyushchey mol'yu (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) v Usmanskom boru (Voronezhskaya oblast') (Dynamics of damage to the oak crown by broad-minded moth (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) in Usmansky pine forest (Voronezh region)), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPbGLTA, 2011, Vol. 196, pp. 29–36.
- Hattory K., Ishida T.A., Miki K., Suzuki M., Kimura M.T., Differences in response to simulated herbivory between *Quercus crispula* and *Quercus dentata*, *Ecological Research*, 2004, Vol. 19, No. 3, pp. 323–329.
- Heichel G.H., Turner N.C., Phenology and leaf growth of defoliated hardwood trees, In: *Perspectives in Forest Entomology*, N.Y.: Acad. Press, 1976, pp. 31–40.
- Heichel G.H., Turner N.C., CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation, *Oecologia*, 1983, Vol. 57, No. 1, pp. 14–19.
- Heichel G.H., Turner N.C., Branch growth and leaf numbers of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation, *Oecologia*, 1984, Vol. 62, No. 1, pp. 1–6.
- Hilton G.M., Packham J.R., Willis A.J., Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.), *New Phytologist*, 1987, Vol. 107, No. 3, pp. 603–612.
- Hryhoryuk Y.A., Yavorovskyy P.P., Stefanovskaya T.R., Monitorynh i rehulyatsiya chysel-nosti dubovoï shirokomynuyuchoï moly (*Coriscium*(=*Acrocercops*) *brongniardella* F.) v lesoparkovoy zone Kyeva (Monitoring and regulation of the number of brown oak slender (*Coriscium*(=*Acrocercops*) *brongniardella* F.) in the forest park zone of Kyiv), *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. Ser. Biol.*, 2014, No. 4(61), pp. 101–105.
- Jaworski T., Hilszczański J., The effect of temperature and humidity changes on insects development and their impact, *Leśne Prace Badawcze* (Forest Research Papers), 2013, Vol. 74, No. 4, pp. 345–355.
- Kudo G., Herbivory pattern and induced responses to simulated herbivory in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, *Ecological Research*, 1996, Vol. 11, No. 3, pp. 283–289.
- 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.
- Lyamtsev N.I., Dinamika populyatsii neparnogo shelkopryada v lesostepnykh dubravakh yevropeyskoy Rossii (Population dynamics of the gypsy moth in the forest-steppe oak forests of European Russia), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 366–374.
- Lyamtsev N.I., Isayev A.S., Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo razmnzheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoy situatsii (Modification of the types of outbreaks of mass reproduction of the gypsy moth depending on the ecological and climatic situation), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 3–9.
- MacLean D.A., Clark K.L., Mixedwood management positively affects forest health during insect infestations in Eastern North America, *Canadian J. Forest Research*, 2021, Vol. 51, <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0462>
- Magnoler A., Cambini A., Effects of artificial defoliation on the growth of cork oak, *Forest Science*, 1970, Vol. 16, No. 3, pp. 354–366.
- Matošević D., Pernek M., Županić M., Leafminers as pests on oaks (*Quercus* spp.) in Croatia, *Sumarski List*, 2008, Vol. 132, No. 11, pp. 517–527.

- May J.D., Killingbeck K.T., Effects of herbivore-induced nutrient stress on correlates of fitness and on nutrient re- sorption in scrub oak (*Quercus ilicifolia*), *Canadian J. Forest Research*, 1995, Vol. 25, No. 11, pp. 1858–1864.
- Moussa Z., Choueiri E., Hanna A., New invasive insects associated with oak forests in Lebanon, *Arab Journal of Plant Protection*, 2021, Vol. 39, No. 2, pp. 164–172.
- Muzika R.M., Liebhold A.M. Changes in radial increment of host and nonhost tree species with gypsy moth defoliation, *Canadian J. Forest Research*, 1999, Vol. 9, No. 9, pp. 1365–1373.
- Nakamura T., Kimura M.T., Weak parasitoid-mediated apparent competition between two *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) leaf miner species on a deciduous oak *Quercus dentata*, *Entomological Science*, 2009, Vol. 12, No. 3, pp. 219–226.
- Nikitenko H.M., Fursov V.N., Svyrydov S.V., Humovskyy A.V., Kotenko F.P., Narol'skyy T.B., Tolkanyts V.Y., Dubova shyrokominuyucha mil- ta inshi minuyuchi luskokryli na dubi. Povidomlennya 3. Pryrodni vorohy minuyuchykh shkidnykiv duba v Ukraini na sumizhnykh terytoriyakh (Brown oak slender and other miners on oak. Message 3. Natural enemies of miners pests of oak in Ukraine in adjacent territories), *Vestnyk zoologiyi*, 2005, Vol. 39, No. 4, pp. 35–47.
- Pearse I.S., Hipp A.L., Global patterns of leaf defenses in oak species, *Evolution*, 2012, Vol. 66, No. 7, pp. 2272–2286.
- Piccolo R., Terradas J., Aspects of crown reconstruction and leaf morphology in *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. after defoliation by *Lymantria dispar* L., *Acta oecologica (Oecologia plantarum)*, 1989, Vol. 10, No. 1, pp. 69–78.
- Ponomarev V.I., Gninenko Yu.I., Il'nykh A.V., Sokolov G.I., Andreyeva Ye.M. *Neparnyy shelkopryad v Zaural'ye i Zapadnoy Sibiri* (Gypsy moth in the Trans-Urals and Western Siberia), Yekaterinburg: UrO RAN, 2012 321 p.
- Ponomarev V.I., Sokolov G.I., Klobukov G.I., Dinamika plotnosti zaural'skoy populyatsii neparnogo shelkopryada v 2003–2013 gg. (Dynamics of the density of the Trans-Ural population of the gypsy moth in 2003–2013), *Lesovedenie*, 2016, No. 3, pp. 223–235.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnyye reaktsii duba na defoliatsiyu* (Adaptive reactions of oak to defoliation), M.: Grif, 2008. 302 p.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Reaktsiya nasekomykh-fillofagov na sovremennyye izmeneniya klimata (Response of forest phyllophagous insects to climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.
- Sato H., Differential resource utilisation and co-occurrence of leafminers in oak (*Quercus dentata*), *Ecological Entomology*, 2008, Vol. 16, No. 1, pp. 105–113.
- Schultz J.C., Baldwin I.T., Oak quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae, *Science*, 1982, Vol. 217, pp. 149–150.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Reaktsiya nasekomykh-fillofagov na sovremennyye izmeneniya klimata (Response of forest phyllophagous insects to climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.
- Simmons M.J., Lee T.D., Ducey M.J., Dodds K.J., Invasion of winter moth in New England: effects of defoliation and site quality on tree mortality, *Forests*, 2014, Vol. 5, pp. 2440–2463.
- Southwood T.R.E., The number of species associated with various trees, *J. Animal Ecology*, 1961, Vol. 30, No. 1, pp. 1–8.
- Tikkanen O.-P., Lyytikäinen P.M.E., Adaptation of a generalist moth, *Operophtera brumata*, to variable budburst phenology of host plants, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, Vol. 103, pp. 123–133.
- Tomescu R., Taut I., Covrig I., Simonca V., Study concerning *Tortrix viridana* attack on oak forests from Transylvanian private forest districts, *ProEnvironment*, 2014, Vol. 7, pp. 21–25.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Zimnyaya pyadenitsa (*Operophtera brumata*) kak ob'ekt otechestvennykh i zarubezhnykh issledovaniy (Winter moth (*Operophtera brumata*) as an object of domestic and foreign research), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPb GLTU, 2015, Vol. 211, pp. 119–134.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Issledovaniya fenologicheskikh form duba chershchatogo (Research of phenological forms of pedunculate oak), *Lesovedenie*, 2016, No. 6, pp. 466–475.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Ustoychivost' fenologicheskikh form duba chershchatogo (*Quercus robur* L.) k neblagopriyatnym vneshnim faktoram (Resistance of phenological forms of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) to unfavorable external factors), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPbGLTU, 2017, Vol. 220, pp. 200–211.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' – davno izvestnyy, no do sikh por malo izuchennyy vid (Brown oak slender is a long-known, but still poorly studied species), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPbGLTU, 2019, Vol. 228, pp. 42–57.
- Valentine H.T., Houston D.R., Identifying mixed-oak stand susceptibility to Gypsy moth defoliation: an update [*Lymantria dispar*, *Quercus* species], *Forest Science*, 1984, Vol. 30(1), pp. 270–271.
- Valentine H.T., Wallner W.E., Wargo P.M., Nutritional changes in host foliage during and after defoliation and their relation to the weight of gypsy moth pupae, *Oecologia* (Berlin), 1983, Vol. 57, pp. 298–302.
- Visser M.E., Holleman L.J.M., Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology, *Proceedings of the Royal Society of London*, 2000, Vol. 268(1464), pp. 289–294.
- Vorontsov A.I., Iyerusalimov Ye.N., Mozolevskaya Ye.G., Rol' listogryzushchikh nasekomykh v lesnom biogeotsenoze (Role of leaf-eating insects in a forest biogeocoenosis), *Zhurnal obshchey biologii*, 1967, Vol. 28, No. 2, pp. 172–178.
- Wargo P.M., Insects have defoliated my tree – now what's going to happen? *J. Arboriculture*, 1978, Vol. 4(80), pp. 169–175.
- Wargo P.M., Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens, *Annales des sciences forestières*, INRA/EDP Sciences, 1996, Vol. 5(2–3), pp. 359–368.
- Wrzesińska D., Insects mining leaves of English oak *Quercus robur* L. in Bydgoszcz and its vicinity, *Leśne Prace Badawcze* (Forest Research Papers), 2017, Vol. 78(4), pp. 337–345.
- Yazdanfar H., Daryaei M.G., Sendi J.J., Ghobari H., Effects of three *Quercus* species on feeding performance of the green oak leaf roller, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera: Tortricidae), *J. Crop Protection*, 2015, Vol. 4 (Supplementary), pp. 711–718.