

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*453

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕЛЕННОЙ
ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

© 2011 г. Н. И. Лямцев

*ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства
141200 Пушкино, Московская обл.,
Институтская ул., 15*

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997 Москва, Профсоюзная ул., 84/32*

E-mail: nilyamcev@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.04.2011 г.

На основе данных стационарных наблюдений в 1977–2009 гг. выполнен сравнительный анализ многолетней динамики численности зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) в различных лесорастительных зонах Европейской России. Установлен сходный характер популяционной динамики зеленой дубовой листовертки, особенностью которого является образование длительных вспышек массового размножения за счет увеличения продолжительности фаз роста численности и максимума. Такие вспышки возникают с определенной периодичностью и различаются в основном тем, что в более сложных по составу и структуре дубравах Подмосковья минимальная плотность популяции и средний уровень численности листовертки ниже, а хронические очаги массового размножения менее выражены и возникают, вероятно, реже, чем в лесостепных порослевых дубравах.

Зеленая дубовая листовертка, популяционная динамика, вспышка массового размножения.

Зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) относится к видам насекомых, причиняющих значительный ущерб лесному хозяйству. Очаги массового размножения зеленой дубовой листовертки в Европейской России отмечаются ежегодно, а их площадь варьирует от 80 тыс. до 1.1 млн. га. Вспышки массового размножения листовертки наиболее интенсивны и продолжительны в лесостепных дубравах, где часто наблюдается одновременное и совместное размножение и образование комплексных очагов различных видов листогрызущих насекомых [2, 4, 9, 12].

По своим экологическим параметрам зеленая дубовая листовертка существенно отличается от других массовых видов насекомых. Особенностью популяционной экологии листовертки является монофагия, низкая плодовитость (в среднем бабочка откладывает 50 яиц), ограниченная миграция гусениц и бабочек, что не характерно для массовых видов. Высокая способность зеленой дубовой листовертки к эруптивным вспышкам массового размножения обеспечивается за счет других адаптаций. Листовертка хорошо приспособлена к своему кормовому растению – дубу черешчатому ранней и промежуточных форм [12].

Завершение питания в ранневесенний период, невысокая кормовая норма, способность гусениц использовать остатки листьев поврежденных деревьев позволяют избежать сильной смертности насекомых при высокой плотности популяции и интенсивного усыхания насаждений. Избирательная и неагрегированная откладка яиц в кроне и сложное эмбриональное развитие, синхронизированное с развитием почек дуба, обеспечивают совпадение отрождения гусениц с фазой открытой почки и высокий уровень их выживаемости.

Невысокая плодовитость компенсируется низкой смертностью яиц от паразитов, хищников, болезней. Непродолжительный период развития активных фаз (1.5 месяца) также способствует снижению смертности гусениц и куколок от энтомофагов. Внедрение отродившихся гусениц в почки снижает смертность от заморозков. Приспособление к различным формам дуба и изменчивости других экологических условий обеспечивается внутривидовым разнообразием. Значительная разновозрастность на фазе гусеницы исключает одновременную гибель от неблагоприятных факторов и ограничивает инбридинг. Перечисленные биоэкологические особенности

зеленой дубовой листовертки обеспечивают высокую интенсивность и продолжительность градаций и обуславливают ее высокую конкурентоспособность в комплексных очагах листогрызущих насекомых.

Несмотря на большое количество исследований [1–3, 12, 14, 16], многие вопросы взаимодействия листовертки с комплексом регулирующих механизмов в конкретных лесных экосистемах, определяющих специфический характер ее популяционной динамики, изучены недостаточно.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования динамики численности листовертки проводили на стационарных участках в дубравах Саратовской и Московской обл. с разной степенью детальности в 1977–2009 гг. [7–10]. Основные материалы получены в насаждениях, где обработку инсектицидами не проводили, и естественная динамика численности насекомых не была нарушена.

Сравниваемые районы существенно отличаются по климатическим и лесорастительным условиям. Климат южной подзоны смешанных лесов средней части Русской равнины (Московская обл.) характеризуется достаточно высоким количеством осадков и более прохладным летом. Средняя температура июля здесь ниже на 2°, а годовая норма осадков больше на 150 мм (в теплый период – почти на 200 мм), чем в правобережной лесостепной части Саратовской обл.

В лесостепной части Приволжской возвышенности (Саратовской обл. Базарно-Карабулакский лесхоз) преобладают порослевые, разновозрастные древостои III–IV классов бонитета, одноярусные, с небольшой плотностью подроста и подлеска. Дубравы подвержены интенсивному антропогенному воздействию, биологически малоустойчивы и по экологическим характеристикам благоприятны для массового размножения многих листогрызущих насекомых. В зоне смешанных лесов средней части Русской равнины очаги массового размножения зеленой дубовой листовертки также образуются в изреженных дубравах, но она является доминирующим и наиболее опасным вредителем.

Популяционные параметры (плотность популяции, плодовитость, соотношение полов, зараженность паразитами, выживаемость по фазам развития и за генерацию) оценивали ежегодно на 10–20 постоянных и временных пробных площадях [7–10]. В качестве унифицированной единицы учета использовали 100 побегов текущего года (точек роста).

При анализе популяционной динамики использовали принцип стабильности подвижных экологических систем, методы анализа фазовых портретов популяций насекомых, классификацию типов динамики численности и всплеск массового размножения, терминологию градационных фаз, предложенные А.С. Исаевым с соавторами [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ изменения численности (рис. 1) и других параметров популяции зеленой дубовой листовертки в Московской и Саратовской обл. позволил выявить закономерности, типичные для вида в целом, и установить особенности, обусловленные эколого-климатической спецификой регионов.

В Саратовской обл. подъем численности листовертки начался в 1978 г., однако сильные заморозки в мае 1981 г. резко снизили плотность ее популяции. Если весной 1981 г. в среднем насчитывалось 40 кладок яиц на 100 точек роста, то весной 1982 г. – только 12 кладок. Одновременно произошло общее улучшение состояния популяции и ее выход из-под контроля биотических факторов, что обусловило быстрый рост численности листовертки в последующие годы (рис. 1). Этому способствовала умеренно влажная погода во время лета бабочек листовертки в 1982–1983 гг., что имело большое значение для максимальной реализации ее потенциальной плодовитости. К 1985 г. плотность популяции вида увеличилась до 137 кладок яиц на 100 точек роста.

В дальнейшем поздние весенние заморозки и суровые зимы 1985, 1986 и 1987 гг. замедлили рост численности листовертки, однако плотность популяции продолжала увеличиваться и к 1989 г. достигла 364 кладки яиц на 100 точек роста. На фоне сильного объедания насаждений в 1989 г. произошел резкий спад численности листовертки. Весной 1991 г. плотность популяции составила 31 кладку на 100 точек роста, но дальнейшего снижения численности не произошло, а вновь начался подъем. За 1991 и 1992 гг. плотность популяции выросла в 16 раз и достигла максимума (482 кладки на 100 точек роста). В 1993 г. наблюдалось почти полное объедание насаждений, высокая смертность гусениц и куколок. Началось разреживание популяции. К весне 1998 г. численность листовертки снизилась до минимума, популяция вернулась к стабильному уровню численности (фаза депрессии). Рост плотности популяции и новая вспышка массового размножения листовертки начались в 2001 г.

В Московской обл. изменение плотности популяции листовертки в этот период во многом сходно с динамикой ее численности в Саратовской обл. Плотность популяции увеличивалась с 1982 г. (3.05 кладок яиц) и к весне 1985 г. достигла 110.8 кладок на 100 точек роста. Затем началось ее снижение до 2.4 кладок весной 1988 г. (в Саратовской обл. численность листовертки была высокой и продолжала медленно увеличиваться). Разреживание популяции также не перешло в фазу кризиса массового размножения, и после 1988 г. численность листовертки в течение трех поколений росла и достигла максимального значения весной 1991 г. (209.8 кладок). Затем плотность популяции стала снижаться и достигла минимальной для этой градации величины – 0.033 кладки на 100 точек роста весной 1997 г. Наступила фаза депрессии массового размножения.

Фаза роста численности новой вспышки массового размножения листовертки в дубравах Московской обл. началась в 1999 г., на 2 года раньше, чем в Саратовской обл. Дальнейшее развитие градаций также существенно отличалось. В лесной зоне массовое размножение листовертки было более скоротечным и завершилось в 2008 г., а в лесостепных дубравах оно продолжалось еще и в 2010 г., хотя его интенсивность (плотность популяции листовертки) оказалась ниже, чем предыдущей градации (рис. 1).

В зоне смешанных лесов (более сложных по составу и структуре биоценозах) средний уровень численности листовертки ниже, чем в дубравах лесостепи. Диапазон варьирования плотности популяции листовертки в Саратовской обл. составляет от 0.2 до 402.3 кладок яиц на 100 точек роста, в Московской обл. – от 0.017 до 209.8 кладок. Дефолиация дубрав в Московской обл. была также ниже, чем в Саратовской, и средняя степень объедания крон на разных участках при максимальном повреждении изменялась от 30 до 70%.

Экспериментальные данные (рис. 1) свидетельствуют, что зеленая дубовая листовертка относится к насекомым с эруптивным типом динамики численности. Специфической особенностью массового размножения листовертки является стабилизация численности на высоком уровне и продолжительный период существования популяций с повышенной плотностью. При этом неблагоприятные метеорологические условия (поздние заморозки и морозы в декабре–феврале) приводили к снижению численности листовертки, но не прерывали ее массовое размножение. В Саратовской обл. повышенная смертность яиц дубовой

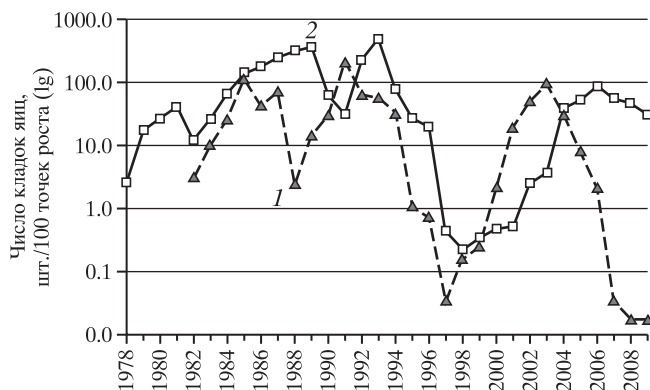


Рис. 1. Изменение численности кладок яиц зеленой дубовой листовертки в дубравах Московской (1) и Саратовской (2) областей весной 1978–2009 гг.

листовертки наблюдалась после зим 1984–1985, 1985–1986 и 1986–1987 гг., когда минимальная температура опускалась, соответственно, до -30.1 , -31.9 и -33.5°C .

Повышенная смертность гусениц листоверток от заморозков наблюдалась нами в Саратовской обл. в 1981, 1984 и 1985 гг. В другие годы смертность гусениц младшего возраста была стабильна и составляла 30–40%. В 1981 г. 18 мая зарегистрировано понижение температуры до -4 , а на отдельных участках – до -6°C . Обмерзание листьев на обширной территории привело к снижению численности листовертки.

Многие авторы считают, что смертность гусениц листоверток, особенно зеленой дубовой, в период отрождения и внедрения в почки является важнейшим фактором, определяющим их численность [17, 18]. При этом лучшие условия для выживания гусениц складываются в том случае, если период их отрождения совпадает с фазой открытой почки. При асинхронности отрождения гусениц и распускания почек выживаемость листоверток снижается. Как показали наши исследования, в дубравах Саратовской обл. выход гусениц листоверток совпадал с началом распускания почек большинства деревьев ранней формы дуба черешчатого. В годы с пониженными температурами дальнейшее развитие гусениц листоверток отставало от темпов распускания листьев, что обеспечивало кормом всех гусениц при высокой плотности популяций и увеличивало их выживаемость в младших возрастах.

У листовертки отмечается обширный видовой состав естественных врагов [5, 6, 12, 14, 16]. Анализ работ показывает, что основной комплекс важнейших энтомофагов дубовой листовертки в различных географических зонах почти не отличается. Среди хищных насекомых наибольшее

Численность и смертность гусениц зеленой дубовой листовертки от паразитов и инфекционных болезней

Год	Численность гусениц, шт. на 100 побегов текущего года	Погибло, %	
		от паразитов	от болезней
1982	–	17.5	12.6
1983	8.96	4.6	20.8
1984	16.48	16.9	10.4
1985	23.43	29.9	12.0
1986	66.3	8.5	12.0
1987	135.4	0.2	6.8
1988	131.6	0.9	18.0
1989	72.9	5.1	13.7
1990	10.7	8.6	11.1

значение имели большой зеленый и малый красотелы, четырехточечный мертвояд. Хищные насекомые и птицы в отдельные годы уничтожали до 30% популяции листоверток. Существенную роль в сдерживании вспышек массового размножения играют птицы. Во все годы вспышки птицы уничтожали до 50% гусениц и куколок листовертки [12]. Другие хищники существенной роли не играли (1–8%). Яйцеедами кладки яиц дубовой листовертки практически не поражались. Более эффективны были гусеничные паразиты (таблица).

В период исследований зараженность гусениц дубовой листовертки в отдельные годы была 0.2–29.9%. Значение комплекса гусеничных паразитов определялось, главным образом, плотностью популяции хозяев, метеорологическими условиями в период их развития и структурой насаждений. Роль гусеничных энтомофагов увеличивалась в очагах с низкой плотностью популяции листовертки. Абсолютная численность гусеничных паразитов была более чем в два раза выше в дубравах со значительной примесью других древесных пород, с хорошо развитым подлеском и высокой полнотой. В Саратовской обл. на различных участках численность паразитов колебалась от 1.7 до 4.0 особей на 100 побегов текущего года.

В качестве регулирующего фактора гусеничные паразиты могут выступать при плотности популяций листовертки менее 10 особей на 100 побегов текущего года, когда в результате функциональной реакции увеличивается зараженность в местах концентрации вредителей. При более высокой численности листовертки зависимость между плотностью популяции листовертки и зараженностью гусениц паразитами отрицательна [6]. Интервал плотностей популяции хозяина, когда возможна регуляция его численно-

сти многоядными поливольтинными паразитами, слишком узок, и при незначительном воздействии модифицирующих факторов популяция листовертки может выйти из-под контроля гусеничных паразитов [7].

Как видно из таблицы, гусеницы дубовой листовертки при высокой их численности слабо поражались инфекционными болезнями. Большое значение в динамике численности имеют неинфекционные болезни, смертность от которых увеличивается с ростом плотности популяции листовертки, особенно в период полного объедания листьев кормовых пород [7]. Так, если в 1986–1988 гг. смертность гусениц дубовой листовертки составила 60–70%, то в 1989 г. при максимальной численности – 94.0%, что явилось одной из главных причин кризиса массового размножения.

В разные годы от паразитов погибало от 4 до 68% куколок вредителя [6]. Зараженность специализированными видами (полифаги и олигофаги) отрицательно связана с плотностью куколок листовертки и была выше при низкой их численности.

В комплексе регулирующих механизмов большое значение имеет наездник феогенес (*Dirophanes invisor* (= *Phaeogenes invisor* Thund.)), обладающий хорошими поисковыми способностями, синхронным развитием и положительной внутри- и межгенерационной реакциями на изменение численности хозяина, что обеспечивает регуляцию с небольшим запаздыванием. При наблюдениях в Саратовской обл. он был самым многочисленным и эффективным паразитом листовертки, заражая около 37% куколок. Однако увеличение зараженности наездником происходит лишь в интервале от 5 до 20 куколок на 100 побегов текущего года [5, 6]. При более высокой плотности популяции листовертки численность зараженных куколок стабилизируется, а степень зараженности начинает снижаться. Это дает возможность листовертке при определенных условиях уйти от регулирующего воздействия наездника и перейти на такой уровень численности, где действуют, в основном, внутривидовые регулирующие механизмы.

Ф.Н. Семевский и С.М. Семенов [15] считают, что стабилизирующее воздействие на листовертку оказывает только смертность, связанная с перенаселением и перераспределением популяции. Регуляция численности энтомофагами, в том числе специализированным паразитом феогенесом, отсутствует. Наша интерпретация динамики численности больше соответствует представлениям В.С. Знаменского [6, 7], В.В. Рубцова и Н.Н. Рубцовой [12], К. Horstmann [16]. Последний автор

считает, что рост численности листовертки начинается в результате снижения эффективности важнейших паразитов, а спад – в результате последовательного действия внутривидовой конкуренции, болезней и специализированных энтомофагов куколок.

Интегральной характеристикой влияния на насекомых внешней среды является плотность их популяции. Изменение этой величины можно описать дифференциальным уравнением второго порядка и представить точкой на фазовой плоскости, на которой по оси абсцисс отложена плотность популяции, а по оси ординат – скорость ее изменения (коэффициент размножения). Поскольку плотность популяции меняется во времени, то на фазовой плоскости получается определенная траектория. По ее виду можно судить о характере популяционной динамики [13]. Фазовые траектории многолетней динамики численности отражают основные закономерности градационных процессов, которые проявляются в предельных значениях плотностей популяции, коэффициентов размножения и строгой последовательности градационных фаз [11].

На рис. 2 показана построенная по экспериментальным данным траектория движения численности зеленой дубовой листовертки. Она имеет характерный вид и значительно отличается от фазовых траекторий эруптивных вспышек массового размножения насекомых, имеющих широкий орбитальный фазовый портрет. Специфика фазовой траектории заключается в наличии нескольких циклов, отражающих флуктуации популяции при средней и высокой численности листовертки. Это свидетельствует не только о значительном запаздывании воздействия регулирующих факторов, но и о несбалансированности, фрагментарности их комплекса, недостаточной взаимосвязи в цепи регулирующих механизмов.

На фазовом портрете популяции можно выделить три области: слабоинерционных механизмов регуляции (низкая численность листовертки, латентное состояние); максимальной инерционности регуляторных механизмов; безинерционных механизмов регуляции [11]. Как показывает рис. 2, популяция не стабилизируется на низком уровне, не колеблется возле точки равновесия, а наблюдается постоянное увеличение численности листовертки невысокими темпами (1998–2003 гг.).

Колебание численности в 1980–1982 гг., когда популяция уже вышла из области действия максимально инерционных механизмов регуляции (из-под контроля энтомофагов), обусловлено модифицирующими факторами (заморозками). Эта флуктуация относительно случайна и характерна

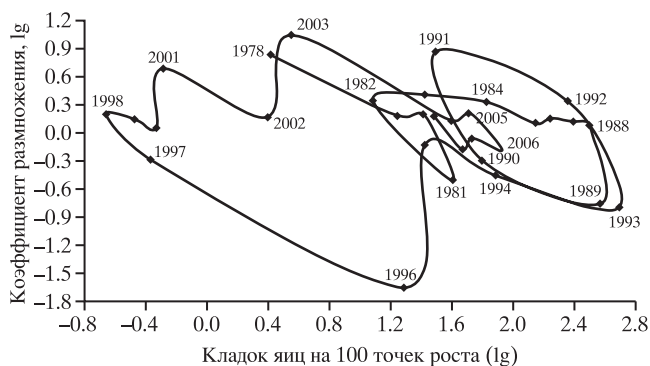


Рис. 2. Фазовый портрет динамики численности зеленой дубовой листовертки в дубравах лесостепи (Базарно-Карабулакский лесхоз, Саратовская обл.)

только для конкретной градации. Закономерным здесь является то, что для зеленой дубовой листовертки вероятность существенного удлинения фазы нарастания численности в результате действия модифицирующих факторов выше, чем для других видов листогрызущих вредителей дубрав. Кроме того, отрицательное модифицирующее воздействие на фазе нарастания численности в ослабленных порослевых дубравах не возвращает популяцию в область стабильной численности.

Колебание численности 1991–1994 гг. в области безинерционных механизмов регуляции обусловлено спецификой действия внутривидовых и биоценологических регуляторов. Его нельзя рассматривать как самостоятельную скоротечную вспышку массового размножения. Эта флуктуация популяции на фазе максимума вспышки является примером “бумеранг-эффекта” (восстановления высокой численности), связанного с действием внутривидовых факторов и недостаточной эффективностью биоценологических регуляторов. Такая флуктуация наблюдалась и в дубравах Подмосковья в 1989–1994 гг. (рис. 1), что свидетельствует о возможности появления в динамике численности листовертки метастабильного состояния (повышенно плотных популяций) и развитии градации по типу фиксированных вспышек (затяжных массовых размножений и хронических очагов).

В период наших исследований популяция листовертки находилась в фазе нарастания численности (1978–1983 гг.), максимума (1984–1993 гг.), разреживания (1993–1995 гг.), депрессии (1996–1997 гг.), восстановления (1998 г.), функционирования на уровне стабильной численности (1999–2000 гг.). В 2001 г. началась новая вспышка массового размножения.

Как у большинства массовых филлофагов, выход популяции листовертки из зоны стабильности

и начало роста численности обусловлены реакцией на экстремальные отклонения метеорологических факторов от нормы и вызванные ими косвенные воздействия, нарушающие сбалансированное состояние биоценологических взаимосвязей.

Начало роста численности листовертки сопровождается изменением эколого-популяционных показателей – увеличивается реальная плодовитость самок, снижается зараженность гусениц паразитами и, в целом, смертность на различных фазах развития. Коэффициент размножения достигает максимальной величины. Плотность популяции за генерацию может увеличиваться в 15 раз и в конце фазы составляет около 30 кладок на 100 точек роста. Неблагоприятные модифицирующие воздействия задерживают, но не останавливают развитие массового размножения. В этом случае фаза нарастания численности продолжается 4–5 лет. Энтомофаги при численности листовертки более 30 кладок на 100 точек роста также не способны ограничить ее рост.

Фаза максимума затяжной вспышки массового размножения листовертки существенно увеличивается (до 9 лет). Наблюдаются две флуктуации плотности популяции, и только затем наступают более скоротечные завершающие этапы вспышки. Плотность популяции изменяется от 40 до 480 кладок на 100 точек роста. Коэффициент размножения колеблется от 1.1 до 7. В результате увеличения численности листовертки достигается ее критический уровень (около 350 кладок на 100 точек роста), когда наблюдается почти полное объедание насаждений, высокая смертность гусениц и куколок. Происходит резкий спад численности листовертки в следующем поколении. Плотность популяции продолжает снижаться еще один год, но существенно менее интенсивно. Однако фаза разреживания массового размножения не завершается, а наоборот, происходит восстановление высокой численности листовертки.

Это обусловлено тем, что от недостатка корма погибают, по-видимому, более ослабленные особи. Происходит оздоровление популяции и увеличение выживаемости листовертки. Так как внутривидовые регуляторы не снижают численность листовертки меньше 30 кладок на 100 точек роста, когда эффективны энтомофаги, то в течение следующих двух поколений (1991, 1992 г.г.) наблюдается существенный рост плотности популяции до максимальной величины, определяемой кормовыми ресурсами. После этого происходит резкий спад численности и завершается вторая флуктуация плотности популяции, переходящая в фазу разреживания вспышки массового размножения.

Продолжительность фазы разреживания 2–3 года, депрессии – 1–2 года. Разреживание популяции более интенсивно, чем рост численности. Коэффициент размножения минимален и равен 0.05, численность листовертки за генерацию может снижаться в 20 и более раз.

Градация зеленой дубовой листовертки в Подмоскovie 1997–2008 гг., следующая после затяжной вспышки массового размножения (рис. 1), – существенно менее продолжительна (11 лет) и типична для эруптивных видов листогрызущих насекомых. По-видимому, такое чередование существенно различающихся массовых размножений характерно и для динамики численности листовертки в дубравах лесостепи. Более точный вывод можно будет сделать лишь после завершения градационного цикла в Саратовской обл. Очевидным является наличие в динамике численности зеленой дубовой листовертки двух типов вспышек массового размножения. Для оценки частоты и уточнения условий их возникновения необходимы дальнейшие стационарные наблюдения и анализ дополнительных данных.

Заключение. Образование в ослабленных дубравах хронических очагов зеленой дубовой листовертки, которые представляют особую опасность для насаждений, обусловлено своеобразием комплекса регулирующих факторов. Ключевыми факторами динамики численности листовертки являются внутривидовая конкуренция, неинфекционные болезни и действие специализированных паразитов куколок. Эпизоотии в очагах листовертки отсутствуют.

Комплекс энтомофагов листовертки осуществляет регуляцию только в узком интервале ее численности. При сильном ослаблении дубрав уровень стабильной численности листовертки выходит из зоны эффективного действия энтомофагов. Поэтому увеличивается вероятность успешного выхода популяции листовертки из-под контроля биоценологических регуляторов и возникновения вспышки массового размножения после воздействия модифицирующих факторов. При высокой численности основную роль в регулировании популяции начинают выполнять внутривидовые отношения. Однако зона действия безинерционных механизмов регуляции также не достаточно широка и не пересекается с зоной действия инерционных механизмов регуляции, поэтому на фазе разреживания безинерционные механизмы не сокращают популяцию листовертки настолько сильно, чтобы в процесс включились энтомофаги. Не наблюдается также явление антибиоза (или оно появляется с суще-

ственной задержкой). Все это приводит к флуктуациям популяции на фазе максимума вспышки по типу “бумеранг-эффекта” и образованию затяжных массовых размножений (до 20 лет) и хронических очагов листовертки. В динамике численности насекомого проявляются элементы фиксированных вспышек (метастабильное состояние).

В более сложных по составу и структуре дубравах Подмосковья минимальная плотность популяции и средний уровень численности листовертки ниже, чем в лесостепных порослевых дубравах, а хронические очаги массового размножения менее выражены и возникают, вероятно, реже, чем в лесостепных порослевых дубравах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронцов А.И., Ефремова В.А. Дубовая зеленая листовертка в дубравах Подмосковья // Сб. работ МЛТИ. М.: МЛТИ, 1969. Вып. 25. С. 115–124.
2. Знаменский В.С. Совместное размножение листоверток и огневков в дубравах Саратовской области // Защита леса от вредителей. Пушкино: ВНИИЛМ, 1963. С. 44–54.
3. Знаменский В.С. Эффективность энтомофагов зеленой дубовой, боярышниковой листоверток и огневков-акробатов // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. тр. ВНИИЛМ. М.: Лесн. пром-сть, 1968. С. 59–70.
4. Знаменский В.С. О формировании и развитии комплексных очагов листогрызущих насекомых в дубравах // Биологические науки. 1972. № 11. С. 19–23.
5. Знаменский В.С. Поисковое поведение наездника *Phaenogenes invisior* Tund. в зависимости от плотности популяции зеленой дубовой листовертки // Управление поведением животных: Докл. участников II Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1977. С. 118–120.
6. Знаменский В.С. Роль биотических факторов в динамике численности зеленой дубовой листовертки // Биологическая и интегрированная борьба с вредителями в лесных биоценозах: Матер. симпозиума, 3–8 сентября 1989 г., Боржоми. С. 29–35.
7. Знаменский В.С., Куприянова В.А. Роль паразитических насекомых и болезней в динамике численности зеленой дубовой листовертки // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. научн. тр. М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 83–93.
8. Знаменский В.С., Лямцев Н.И. Оптимизация методов учета листоверток и пядениц в дубовых древостоях // Лесн. хоз-во. 1989. № 6. С. 38–41.
9. Знаменский В.С., Лямцев Н.И. Особенности динамики численности непарного шелкопряда в комплексных очагах листогрызущих насекомых // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. научн. тр. М.: ВНИИЛМ, 1990. С. 11–21.
10. Знаменский В.С., Полякова Л.А. Учет численности кладок яиц зеленой дубовой листовертки // Лесн. хоз-во. 1978. № 3. С. 75–79.
11. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.А., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
12. Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 183 с.
13. Семевский Ф.Н. Оценка регуляторной роли факторов динамики численности // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 5. С. 569–578.
14. Семевский Ф.Н. Широкомасштабные миграции дубовой зеленой листовертки и ее специализированного паразитоида *Dirophanes invisior* // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 4. С. 74–79.
15. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Динамика численности дубовой зеленой листовертки в Московской области // Зоол. журн. 1978. Т. 57. Вып. 9. С. 1364–1374.
16. Horstmann K. Untersuchungen zum Massenwechsel des Eichenwicklers, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) in Unterfranken // Z. angew. Entomol. 1984. V. 98. № 1. S. 73–95.
17. Schütte F. Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.) // Z. angew. Entomol. 1957. V. 40, № 3. S. 285–331.
18. Steger O. Spätfürste und Massenwechsel von *Tortrix viridana* L. // Z. angew. Entomol. 1960. V. 46, № 2. S. 213–216.

Long-Term Dynamics of the Pea-Green Oak Twist Number in European Russia

N. I. Lyamtsev

A comparative analysis of the long-term dynamics of the pea-green oak twist (*Tortrix viridana* L.) number in different forest zones of European Russia was performed on the basis of the data obtained in stationary investigations. The similar *T. viridana* population dynamics were found, including the origin of long-term outbreaks and the intense growth of its number. These outbreaks periodically take place. They are mainly characterized by the fact that in Moscow region, the minimal density of the *T. viridana* population and its mean number are lower, and chronic loci of outbreaks appear more rarely in oak forests. The latter are more complex in composition and structure than in the forest-steppe sprout oak forests.