

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*453:595.785

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ
ЗИМНЕЙ ПЯДЕНИЦЫ В ДУБРАВАХ ЛЕСОСТЕПИ***

© 2011 г. В. В. Рубцов, И. А. Уткина

Институт лесоведения РАН
143030 Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское

E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.04.2011 г.

Проведен анализ современного состояния исследования зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.). Рассмотрены вспышки ее массового размножения в дубравах юга лесостепной зоны за последние 60 лет. Исследован осенний лёт бабочек этого филлофага.

Зимняя пяденица, вспышки массового размножения, лёт бабочек, дубравы лесостепи

Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L., Geometridae, Lepidoptera) – полифаг с дискретным ареалом, распространена в Евразии и Северной Америке. На территории России ее ареал в основном совпадает с ареалом дуба черешчатого. Питается листвой более сотни видов растений, чаще всего древесных и кустарниковых лиственных пород, включая лесные (дуб, клен, вяз, граб и др.) и садовые (абрикос, вишня, яблоня, слива и др.); появились свидетельства, что зимняя пяденица способна питаться хвоей ели ситхинской [49 и др.].

В периоды вспышек массового размножения зимняя пяденица наносит большой вред лесному и сельскому хозяйству, ослабляя растения, нарушая многие физиологические процессы и снижая годичный прирост древесины. При многолетних сильных повреждениях иногда происходит гибель деревьев. Этот вид входит в перечень вредителей леса, по которым ежегодно собирается информация в рамках лесопатологического обследования лесного фонда субъектов Российской Федерации.

Зимняя пяденица часто привлекала и привлекает внимание отечественных и зарубежных экологов, энтомологов и специалистов по лесозащите. Разнообразие тематики посвященных ей публикаций и регионов исследований для наглядности

оформлено в виде таблицы. Хорошо видно, что зимняя пяденица – постоянный объект наблюдений на территории северной и северо-западной Европы.

Например, в конце 1960-х гг. в Великобритании П. Фини (P. Feeny [22]) сформулировал свою модель связи роста и состояния гусениц филлофага с качеством корма по мере роста потребляемой ими листвы именно на примере зимней пяденицы и дуба черешчатого.

Позже в Финляндии группа специалистов изучала зависимость состояния популяции филлофага от фенологических и химических показателей листвы нескольких кормовых пород на примере гусениц, куколок и имаго зимней пяденицы на дубе, грабе, черемухе и иве [37–40]. Эти же авторы исследовали конкурентные отношения зимней пяденицы с родственным ей видом пяденицей осенней (*Epirrita autumnata* V.) в зависимости от фенологических и поведенческих особенностей обоих видов [41].

В Швеции собраны и проанализированы многолетние данные о вспышках массового размножения зимней пяденицы и их волнообразном перемещении по Европе [34–36]. Авторы, отмечая цикличность появления вспышек, пытаются отыскать закономерности в перемещении пиков численности зимней и других пядениц по территории не только Фенноскандии, но и сопредельных регионов.

* Исследования выполнены при поддержке РФФИ (09-04-00560) и гранта Президента РФ НШ-6959.2010.4.

Тематика и регионы исследований зимней пяденицы

Изучаемые вопросы	Регион	№ источника в списке литературы
Географическое распространение, методы учета	Воронежская обл., Саратовская обл., Норвегия, Швеция, Канада	4, 8, 9, 12, 13, 20, 21, 34–36
Кормовые породы, качество корма, плодовитость, дефолиация насаждений	Воронежская обл., Польша, Канада, Великобритания	1–3, 7–9, 11–13, 21, 22, 49–51
Цикличность вспышек массового размножения, динамика численности, лёт имаго	Воронежская обл., Саратовская обл., Великобритания, Финляндия, Швеция, Нидерланды, Швейцария	1–3, 8, 12, 13, 23, 26, 27, 31, 32, 34, 37–41, 47–49
Биология, фенология, фактор синхронности отрождения гусениц и раскрытия почек кормовых пород	Адыгея, Воронежская обл., Саратовская обл., Ленинградская обл., Финляндия, Норвегия, Великобритания, Канада	1–3, 5, 8–11, 16–19, 24, 28–30, 33, 37–45, 47, 48
Паразиты и хищники, конкуренция с другими видами	Воронежская обл., Нидерланды, Финляндия, Норвегия	6, 8, 11, 25, 27, 33, 48
Влияние изменения погодно-климатических условий	Ленинградская обл., Воронежская обл., Норвегия, Бельгия, Великобритания	5, 13–19, 30, 42, 43, 46–48

В последние полтора-два десятилетия появилось немало работ, затрагивающих нарушения взаимодействий в системе “филлофаг – растение”, вызванные изменением климата на примере зимней пяденицы [17–19, 24, 30, 33, 42, 43, 47, 48 и др.]. В некоторых работах она выступает в роли подопытного вида, результаты наблюдений за которым впоследствии экстраполируются на другие виды с близкими экологическими и биологическими характеристиками [17–19 и др.].

Наблюдается, как и у многих других видов, сдвиг ареала зимней пяденицы в сторону более северных широт и в направлении усиления континентальности климата. В частности, Дж. Дженсен с соавт. (J. Jepsen et al. [30]) показывают, что на северо-западе Европы *O. brumata* ранее была ограничена более южными прибрежными местобитаниями, но повышение температуры воздуха привело к расширению ее ареала на северо-восток. Есть мнение, что более высокая зимняя температура способствует распространению зимней пяденицы, но при этом она не способствует такому же распространению ее врагов, контролирующих рост ее численности [16].

М.Е. Виссер и Л.Дж.М. Холлеман (Visser, Holleman [47]) изучали динамику численности зимней пяденицы в Нидерландах и сообщают, что начало отрождения ее гусениц за последние

15 лет отчетливо сдвинулось в сторону более ранних дат. Авторы считают, что только с помощью специальных критериев можно понять, является ли такой сдвиг адаптивной реакцией филлофага на изменение фенологии кормовой породы или происходит нарушение синхронности раскрытия почек и отрождения гусениц. Используя в качестве такого критерия фенологию раскрытия почек и роста листьев дуба, они пришли к выводу, что сдвиг дат развития у зимней пяденицы чересчур велик: хотя в последние годы почки на деревьях дуба тоже стали раскрываться раньше, гусеницы зимней пяденицы выходят из яиц задолго до их раскрытия, поэтому синхронность нарушается, отчего смертность гусениц возрастает.

Проблема нарушения синхронности выхода гусениц из яиц и раскрытия почек важна не только для филлофагов и их кормовых пород, но имеет последствия и на более высоких трофических уровнях. Об этом идет речь в другой работе этих же авторов: при нарушении синхронности отрождения гусениц зимней пяденицы и раскрытия почек дуба страдают популяции насекомоядных птиц, у которых время выведения птенцов совпадает с периодом кормления гусениц в кронах [48]. Этому же вопросу посвящена и работа [17].

На примере зимней пяденицы и дуба обсуждается еще один возможный аспект последствий

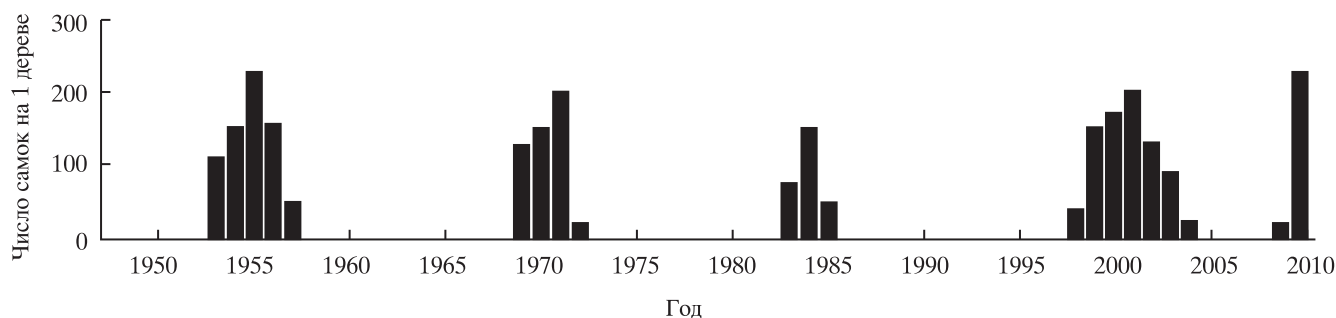


Рис. 1. Динамика численности зимней пяденицы в Теллермановском опытном лесничестве.

изменений климата. А. Бьюс с соавт. (Buse, Good [18]; Buse et al. [19]) в Уэльсе (Великобритания) изучали, как влияет повышение температуры воздуха и концентрации CO_2 на взаимодействие этих видов. По мнению авторов, прогнозируемое к 2100 г. увеличение температуры воздуха на 2°C и концентрации CO_2 с 358 до 500 ppmv не повлияют заметно на синхронность отрождения гусениц зимней пяденицы и раскрытия почек дуба, так как воздействие на оба компонента будет одинаковым. Обычно при повышенной концентрации CO_2 рост растений усиливается, отчего содержание азота понижается, а фенолов – увеличивается. В результате этого филлофаги медленнее растут, потребляют больше корма, дольше развиваются и страдают от повышенной смертности. Повышение температуры также снизит концентрацию азота в листе и увеличит содержание танинов, что ухудшит качество листы как корма гусениц.

Сравнение выводов этих и других работ показывает, что они во многом противоречивы, свидетельствуя о сложности протекающих процессов, которые испытывают одновременное действие множества факторов. Увеличение уровня CO_2 в атмосфере ведет к увеличению соотношения между углеродом и азотом в растительных тканях, отчего снижается качество корма многих насекомых-дефолиаторов. В ответ на это одни насекомые реагируют увеличением уровня потребления листы, т.е. наносят большее повреждение деревьям, тогда как у других видов увеличивается смертность, отчего их вредоносность для деревьев уменьшается.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Информация о вспышках массового размножения зимней пяденицы в Теллермановской дубраве (Воронежская обл., юго-восток лесостепной зоны) до 1950 г. отсутствует, с 1949 г. по настоящее время зафиксированы четыре вспышки

массового размножения зимней пяденицы: 1952–1956 гг., 1969–1972 гг., 1982–1987 гг., 1997–2004 гг. (рис. 1). В 2010 г. началось и в настоящее время продолжается интенсивное нарастание ее численности в пойменных дубравах, что, вероятно, является началом развития пятой вспышки. Характерная периодичность вспышек размножения зимней пяденицы в этом регионе 13–15 лет, при этом высокая плотность популяции, сопровождающаяся сильным и значительным повреждением листы, наблюдается в течение трех и более лет.

В Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН, Воронежская обл. (часть Теллермановской дубравы), вспышки численности зимней пяденицы изучали: в 1952–1956 гг. А.С. Моравская и Г.Е. Королькова [6–9]; в 1969–1972 гг. Н.Н. Рубцова [11]; в 1982–1987, 1997–2004, 2010–2011 гг. – авторы настоящей статьи [12–14].

В период вспышек численности зимней пяденицы в 1982–1987 гг. и в 2010 г. с помощью ловчих колец мы изучали особенности лёта бабочек. Для этого на подобранных для учетов деревьях перед началом лёта (конец сентября) на высоте груди затесывали кору и наносили по окружности дерева ловчее кольцо из солидола шириной 20–25 см. Почти все бабочки-самки, ползущие снизу вверх по стволу в крону дерева, прилипали к солидолу (рис. 2). Прилипала и значительная часть самцов (рис. 3). Каждые 2–3 дня проводился учет приклеившихся бабочек, собранных самок фиксировали в 70%-ном спирте, вскрывали и подсчитывали под бинокулярной лупой число яиц в яичниках. В морозные ночи (до -9°C) солидол слегка затвердевал, и для лучшего прилипания бабочек днем его разрыхляли. По результатам выполненных учетов самок были выявлены закономерности их лёта и построена регрессионная модель связи веса самок с их плодовитостью.



Рис. 2. Самки зимней пяденицы, прилипшие к ловчим кольцам во время лёта в октябре (самцы удалены).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечалось выше, зимняя пяденица повреждает многие породы деревьев и кустарников. В Теллермановской дубраве это дуб ранней феноформы, вязы, ильм, клены, липа, лещина и некоторые другие, при этом очаги ее массового размножения обычно приурочены к насаждениям с преобладанием раннего дуба и вяза. Гусеницы зимней пяденицы повреждают не только почки и листья, но и цветы кормовых пород, препятствуя их плодоношению.

В Теллермановской дубраве вспышка численности этого филлофага начинает развиваться всегда в пойменных лесах (дубняк злаковый, вязовник злаковый, ландышево-ежевичные дубравы), где повреждаются преимущественно деревья дуба ранней феноформы и вяза, а также единично встречающиеся дикие яблони и груши. Затем формируются вторичные очаги на склонах к р. Хопер (бересклетовые и полевокленовые дубравы) и в

нагорных солонцовых и солонцеватых дубравах. Размещение очагов определяется расположением основных кормовых пород зимней пяденицы.

Периоды развития гусениц зимней пяденицы и другого распространенного в дубравах филлофага – зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) практически совпадают, но у пяденицы он на несколько дней короче. Поэтому она получает некоторое преимущество, существенное при межвидовой конкуренции в условиях перенаселенности. Близки и показатели массы гусениц этих видов перед окукливанием.

Как отмечает А.С. Моравская [8], и наши наблюдения это подтверждают, гусеницы пяденицы не всегда начинают повреждать листву в верхней части крон деревьев, перемещаясь в процессе кормления вниз: часто у опушечных и отдельно стоящих деревьев нижняя часть крон бывает повреждена сильнее верхней. Это связано с различным световым и тепловым режимом



Рис. 3. Самцы зимней пяденицы, прилипшие к ловчим кольцам во время лёта (самки удалены).

крон у затененных и хорошо освещенных деревьев. Характерная длительность развития гусениц в этом регионе 20–25 суток. Массовое окукливание гусениц начинается в конце мая в подстилке и верхнем 10-сантиметровом слое почвы, как правило, под кроной дерева, листвой которого они питались.

Наши ежегодные наблюдения за пронумерованными деревьями на постоянных пробных площадях показали, что при массовом размножении зимней пяденицы листва, как правило, на одних и тех же деревьях не уничтожается на 80–100% более одного года. В очагах, где в течение ряда лет наблюдалась сильная дефолиация, ежегодно около 10% деревьев полностью лишались листвы, но степень дефолиации конкретных деревьев из года в год колебалась от сильной до умеренной.

Расселение гусениц и бабочек-самок на соседние деревья происходит в основном при сдувании их ветром на близко расположенные деревья или

на землю, после чего они могут подниматься в кроны других деревьев. Относительно малая миграционная активность гусениц зимней пяденицы и неспособность бабочек-самок летать ограничивали выравнивание численности насекомых между деревьями. Это подтвердили и наши наблюдения за летом зимней пяденицы в очагах ее массового размножения: на деревьях с ловчими кольцами, сильно поврежденных в период вегетации, после изъятия осенью бабочек-самок на следующий год зафиксировано слабое повреждение листвы. При этом гусеницы с соседних сильно поврежденных деревьев, несмотря на конкуренцию за корм, мало мигрировали на слабо зараженные деревья.

Продолжительность фазы куколки обычно около 4 месяцев, до середины сентября, когда завершается формирование в ней бабочки [8].

Детально биология и экология зимней пяденицы в период ее массового размножения в 1953–1956 гг. в Теллермановской дубраве изучены

А.С. Моравской [7–9]. Важными результатами ее исследований являются следующие. Наиболее благоприятны для развития и размножения зимней пяденицы, независимо от типа леса, средневозрастные древостои и совершенно неблагоприятны загущенные молодняки со степенью сомкнутости крон 1.0. Паразиты гусениц не играли существенной роли в подавлении численности популяции пяденицы. Значительно сильнее на снижение численности влияли птицы и личинки хищных жуков, поедающих куколок. В целом роль биотических факторов в динамике численности зимней пяденицы по сравнению с другими чешуекрылыми заметно ниже вследствие особенностей биологии и фенологии ее развития. Решающую роль в подавлении вспышки численности этого филлофага сыграли сильные морозы зимой 1956 г., достигавшие -41.3 °С. Они привели почти к полной гибели яиц (99.3%), несмотря на их большую морозостойчивость.

В 1969–1972 гг. массовое размножение зимней пяденицы в пойме проходило в комплексе с кольчатым шелкопрядом и зеленой дубовой листоверткой, которая в это время доминировала здесь и была наиболее конкурентоспособна с пяденицей. В солонцовых, солонцеватых, бересклетовых и полевокленовых дубравах в эти годы она практически не вредила. В комплексе листогрызущих насекомых численность пяденицы была максимальной в 1971 г., доля ее гусениц составляла в разных участках поймы 22–43%. Общая же численность гусениц в этом году достигала 780 особей на 1000 листьев. Таким образом, в 1971 г. перенаселенность филлофагов в пойменных дубравах была очень высока и привела к массовой гибели гусениц из-за недокорма, вследствие межвидовой и внутривидовой конкуренции, сочетавшейся с поздними весенними заморозками, после которых третья часть листвы дуба погибла. В этот год кольчатый шелкопряд погиб полностью, а зимняя пяденица и листовертки сохранились лишь по окраинам первичного очага. Эти факторы послужили основной причиной затухания вспышки массового размножения пяденицы. В 1972–1975 гг. возникли ее вторичные очаги в других типах леса, чему способствовали очень жаркие и засушливые летние периоды 1971–1972 гг. Паразиты и хищники, а также птицы на численность зимней пяденицы сильного влияния не оказывали, как и в предыдущую вспышку [11].

В 1980-е гг. численность зимней пяденицы достигала значительно больших значений, чем численность зеленой дубовой листовертки, и носила характер массового размножения в пойме, берес-

клетовых (на склонах к р. Хопер), солонцовых и солонцеватых дубравах. Значительный рост ее численности наблюдался в 1982 г., когда на отдельных участках поймы кроны деревьев дуба и вяза были повреждены на 25–50%. В 1983 г. появились очаги со средней дефолиацией крон 80% в пойме (значительная часть деревьев до 100%) и 40–50% – в солонцеватых, солонцовых и бересклетовых дубравах на склонах юго-восточной экспозиции. В 1984 г. очаг зимней пяденицы в комплексе с листовертками сильно разросся, охватил всю пойму, бересклетовые, солонцеватые и солонцовые дубравы. В эту вспышку существенно повреждались (до 70%) деревья дуба ранней феноформы в нагорной снытево-осоковой дубраве, сформированной главным образом деревьями поздней и промежуточных феноформ дуба. Ранний дуб присутствует здесь небольшими вкраплениями. В этом году гусеницы зимней пяденицы и зеленой дубовой листовертки имели пониженный вес, что свидетельствует о нехватке корма. Однако перенаселенность была лишь на деревьях с дефолиацией крон, близкой к 100%. В 1985 г., после морозной зимы, наблюдалось резкое снижение численности популяции [12].

В это же самое время вспышку массового размножения зимней пяденицы в лесостепи детально изучал В.В. Дубровин [1–3], позднее разработавший таблицу для определения объема выборки с целью получения с заданной точностью оценок средней численности бабочек-самок [4]. Эту методику, как считает автор, целесообразно использовать в системе мониторинга насекомых-филлофагов.

Массовое размножение пяденицы в 1997–2004 гг. было особенно затяжным. Отчасти это связано с тем, что не было сплошного объедания листвы на значительных площадях, поддерживалась кормовая база филлофагов, не было существенной межвидовой и внутривидовой конкуренции. В этот период началось интенсивное размножение дубовой широкоминирующей моли (*Coriscium brongniardellum* F.), повреждавшей до 80% площади поверхности листьев как ранней, так и поздней феноформ дуба во всех типах дубрав, независимо от возраста деревьев. Высокая плотность ее популяции сохраняется до сих пор.

Наблюдающиеся повсеместно изменения климата коснулись и лесостепной зоны. В южной ее части континентальность климата уменьшилась. При этом зимние температуры воздуха существенно повысились, ранневесенние и осенние повысились в меньшей степени, майские и летние, напротив, немного снизились; сумма осадков в



Рис. 4. Спаривание бабочек зимней пяденицы на стволе дуба (ночная съемка).

период вегетации значительно возросла. Участились периоды с экстремальными погодными условиями, ярким примером которых стало рекордно жаркое лето 2010 г. Это заметно отразилось на взаимоотношениях филлофагов с их кормовыми растениями, в том числе в Теллермановской дубраве [13–15]. Так, здесь популяции непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки до настоящего времени находятся в состоянии глубокой депрессии: первой с 1991 г., второй – с 1996 г. Однако на популяции зимней пяденицы изменение погодно-климатической ситуации пока заметно не сказалось. Наоборот, последнее нарастание ее численности в 2010 г. началось

уже через 6 лет после затухания в 2004 г. последней вспышки (рис. 1).

Степень дефолиации крон деревьев к моменту окукливания зимней пяденицы, как и других филлофагов, определяется плотностью популяции насекомых, массой и скоростью роста листвы в период кормления гусениц, их интенсивностью питания и динамикой численности. Эти процессы тесно связаны с погодными условиями этого периода. Состояние насаждений и их дальнейшее развитие после дефолиации определяются состоянием деревьев, интенсивностью, сроками и кратностью дефолиации, повреждением вторичными вредителями, погодными условиями и другими факторами. Важнейшее значение играет уровень рефолиации крон.

Лёт зимней пяденицы начинается после небольших заморозков, происходит в сумерках и продолжается в полной темноте до 22–23 час. (рис. 4). Самцы начинают летать за 20–40 мин. до появления самок. Характерный временной интервал лёта – с начала октября до середины ноября. Однако в 2010 г. лёт начался очень поздно, 21 октября, что связано, видимо, с экстремальными погодными условиями этого года – исключительно жарким летом с малым количеством осадков. И.В. Кожанчиковым установлено [5], что высокие температуры в период развития гусениц увеличивают продолжительность развития куколок, отчего лёт бабочек начинается позже, что подтверждено исследованиями Э.Б. Поливоды с соавт. [10]. Они же отмечают, что холодная погода и заморозки до -7.6°C ранней весной не приводят к заметному снижению численности гусениц пяденицы, что соответствует и нашим наблюдениям. Заметная гибель недавно отродившихся гусениц зимней пяденицы, как и других филлофагов ранневесеннего комплекса, происходила лишь при сильном повреждении морозами листвы раннего дуба и вяза, что в последнее время бывает довольно редко.

Постоянные учеты бабочек-самок мы вели в разные годы (1984–1987 гг., 2010 г.) – на 60–120 деревьях дуба в нескольких типах леса. Среднее число бабочек на одно дерево сильно различалось в разных типах леса и в отдельных кварталах в течение всего периода лёта, что хорошо согласуется с мозаичностью и степенью повреждений листвы на территории лесничества. В течение лёта наблюдалась четкая закономерность: сначала “вылетают” наиболее крупные и плодовитые самки. Постепенно вес вылетающих самок снижается, и заканчивают лёт мелкие низкоплодовитые и бесплодные бабочки (рис. 5). В 1984 г. плодовитость

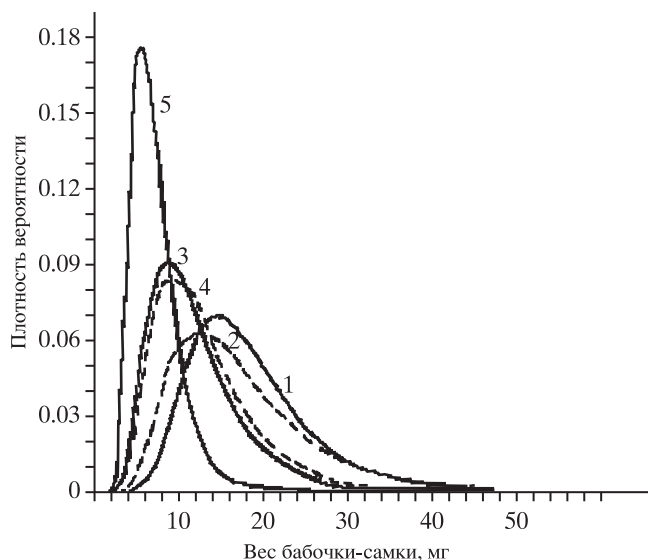


Рис. 5. Вес вылетевших бабочек-самок в разные периоды лета: 1 – 17 октября, 2 – 20–23 октября, 3 – 26 октября, 4 – 29 октября, 5 – 31 октября.

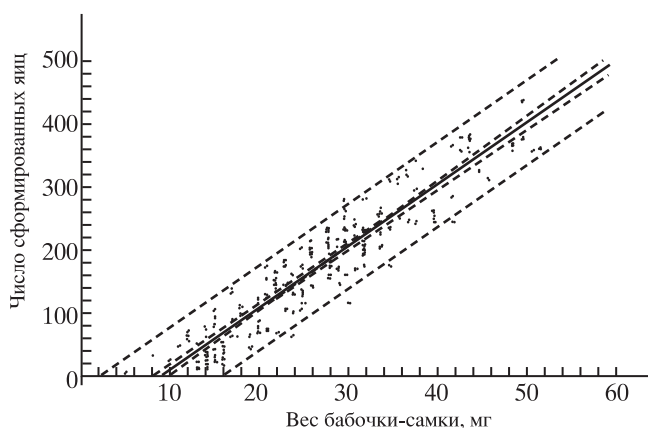


Рис. 6. Плодовитость бабочек-самок зимней пяденицы в зависимости от их веса. Штриховые линии – зоны 95% и 5%-ной доверительной вероятности.

бабочек составляла 77 сформированных яиц на одну самку (вскрыто 618 бабочек), в 1985 г. – 120 яиц (вскрыто 948 бабочек). Средний вес одной гусеницы пятого возраста перед окукливанием в процессе развития вспышки изменялся следующим образом: 1984 г. – 29,4 мг; 1985 г. – 54,4 мг; 1986 г. – 45,9 мг; 1987 г. – 25,3 мг. Выявлена тесная связь веса гусениц перед окукливанием и плодовитости бабочек-самок со степенью дефолиации крон кормовых деревьев.

Проведенные несколько лет массовые взвешивания и вскрытия бабочек-самок с подсчетом у них числа сформированных яиц позволили установить количественную связь между весом бабочки и ее плодовитостью (числом сформированных яиц). Эта связь линейная, практически неизменна

в разных типах леса и в разные годы (рис. 6). Она может быть использована при определении плодовитости популяции и прогноза степени дефолиации насаждений.

Заключение. Анализ литературы показывает, что исследованиям зимней пяденицы уделяется большое внимание во всех странах, где она дает вспышки массового размножения. Значительное число работ посвящено изменениям ее ареалов и динамики численности в связи с погодно-климатическими особенностями последнего времени. При этом мнения специалистов различны, а иногда и прямо противоположны.

По нашим данным, в южной части лесостепной зоны характер массовых размножений зимней пяденицы на фоне современной погодно-климатической ситуации с участвовавшими периодами экстремальных температур воздуха и количеством осадков изменился значительно меньше, чем зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда, за популяциями которых мы ведем постоянные наблюдения.

Детальные наблюдения за летом зимней пяденицы в течение нескольких лет позволили установить ряд его закономерностей и построить регрессионную модель связи плодовитости самок с их весом, которая может использоваться при мониторинге популяции данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дубровин В.В. Экология и динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16. Воронеж: ВЛТИ, 1987. 19 с.
2. Дубровин В.В. Формирование очагов массового размножения зимней пяденицы // Лесн. х-во. 1989. № 7. С. 58–67.
3. Дубровин В.В. Особенности распределения зимней пяденицы *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) в насаждениях Воронежской области // Энтомол. обозр. 1990. Т. 69. № 2. С. 281–286.
4. Дубровин В.В. Методика количественного учета зимней пяденицы в системе мониторинга за листогрызущими насекомыми // http://science-bsea.narod.ru/2004/les_2004/dubrovin.htm
5. Кожанчиков И.В. Цикл развития и географическое распространение зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) // Энтомол. обозр. 1950. Т. 31. № 1–2. С. 178–197.
6. Королькова Г.Е. Влияние птиц на численность насекомых-вредителей леса. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 124 с.
7. Моравская А.С. Повреждаемость насекомыми рано- и позднезаселяющихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщ. ин-та леса АН СССР. 1957. Вып. 8. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 44–61.

8. Моравская А.С. Биология и некоторые закономерности изменения численности зимней пяденицы в Теллермановском лесу // Тр. Института леса АН СССР. 1960. Т. XLVIII. С. 59–101.
9. Моравская А.С. Насекомые – фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 199–210.
10. Поливода Э.Б., Ярошенко В.А., Шаповалов М.И. Фенология и биологические особенности зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в предгорной зоне Республики Адыгея // Успехи современного естествознания. Сельскохозяйственные науки. 2007. № 1. С. 22–25.
11. Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 184 с.
12. Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности некоторых листогрызущих насекомых и дефолиации дубрав // Состояние дубрав лесостепи / Под ред. А.Я. Орлова, В.В. Осипова. М.: Наука, 1989. С. 97–116.
13. Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.
14. Рубцов В.В., Уткина И.А. Филлофаги лесных экосистем в условиях изменяющегося климата // Вестник Марийского государственного университета. Лес, экология, природопользование. 2010. № 3. С. 3–15.
15. Уткина И.А., Рубцов В.В. Изменение климата и его последствия для взаимоотношений фитофагов с растениями // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2009. № 5. С. 165–175.
16. Battisti A. Forests and climate change – lessons from insects // Forestalia. 2004. V. 1. P. 17–24.
17. Buse A., Drury 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 // Funct. Ecol. 1999. V. 13. Suppl.1. P. 74–82.
18. 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. Entomol. 1996. V. 21. № 4. P. 335–343.
19. 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. V. 12. № 5. P. 742–749.
20. Edland T. Wind dispersal of the winter moth larvae *Operophtera brumata* L. (Lep., Geometridae) and its relevance to control measures // Norsk Ent. Tidsskr. 1971. V. 18. P. 103–105.
21. Embree D.G. The winter moth *Operophtera brumata* in eastern Canada, 1962–1988 // Forest Ecol. Manag. 1991. V. 39. P. 47–54.
22. Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. 1970. V. 51. P. 565–581.
23. Graf B., Borer F., Höpli H.U., Hörn H., Dorn S. The winter moth, *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera: Geometridae) on apple and cherry: spatial and temporal aspects of recolonization in autumn // J. Appl. Entomol. 1995. V. 122. P. 295–301.
24. Hagen S.B., Jepsen J.U., Ims R.A., Yoccoz N.G. Shifting altitudinal distribution of outbreak zones of winter moth *Operophtera brumata* in sub-arctic birch forest: a response to recent climate warming? // Ecography. 2007. V. 30. P. 299–307.
25. Hagen S.B., Jepsen J.U., Schott T., Ims R.A. Spatially mismatched trophic dynamics: cyclically outbreaking geometrids and their larval parasitoids // Biol. Lett. 2010. V. 6. P. 566–569.
26. Heinrich B., Mommsen T.P. Flight of winter moths near 0 °C // Science. 1985. V. 228. № 4696. P. 177–179.
27. Heisswolf A., Käär M., Klemola T., Ruohomäki K. Local outbreaks of *Operophtera brumata* and *Operophtera fagata* cannot be explained by low vulnerability to pupal predation // Agricult. Forest Entomol. 2010. V. 12. № 1. P. 81–87.
28. Holliday N.J. Population ecology of winter moth (*Operophtera brumata*) on apple in relation to larval dispersal and time of bud burst // J. Appl. Ecol. 1977. V. 1. P. 803–813.
29. Holliday N.J. Maintenance of the phenology of the winter moth (Lepidoptera: Geometridae) // Biol. J. Linnaean Society. 1985. V. 25. P. 221–234.
30. Jepsen J.U., Hagen S.B., Ims R.A., Yoccoz N.G. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion // J. Anim. Ecol. 2007. V. 77. № 2. P. 257–264.
31. Klemola T., Huitu O., Ruohomäki K. Geographically partitioned spatial synchrony among cyclic moth populations // Oikos. 2006. V. 114. P. 349–359.
32. Leggett H.C., Jones E.O., Burce T., Hail R.S., Sait S.M., Boots M. Population genetic structure of the winter moth, *Operophtera brumata* Linnaeus, in the Orkney Isles suggests long-distance dispersal // Ecol. Entomol. 2011. V. 36. P. 318–325.
33. Mjaaseth R.R., Hagen S.B., Yoccoz N.G., Ims R.A. Phenology and abundance in relation to climatic variation in a sub-arctic insect herbivore–mountain birch system // Oecologia. 2005. V. 145. № 1. P. 53–65.
34. Nilssen A.C., Tenow O., Bylund H. Waves and synchrony in *Epirrita autumnata* / *Operophtera brumata* outbreaks. II. Sunspot activity cannot explain cyclic outbreaks // J. Anim. Ecol. 2007. V. 76. P. 269–275.
35. Tenow O. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophtera* spp. (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862–1968 // Zool. Bidr. Upps. 1972. Suppl. 2. 107 p.

36. Tenow O., Nilssen A.C., Bylund H., Hogstad O. Waves and synchrony in *Epirrita autumnata* / *Operophtera brumata* outbreaks. I. Lagged synchrony: regionally, locally and among species // J. Anim.Ecol. 2007. V. 76. P. 258–268.
37. Tikkanen O.-P., Julkunen-Tiitto R. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata* // Oecologia. 2003. V. 136. P. 244–251.
38. Tikkanen O.-P., Lyytikäinen-Saarenmaa P. Adaptation of a generalist moth, *Operophtera brumata*, to variable budburst phenology of host plants // Entomologia Experimentalis et Applicata. 2002. V. 103. P. 123–133.
39. Tikkanen O.-P., Niemelä P., Keränen J. Growth and development of a generalist insect herbivore, *Operophtera brumata*, on original and alternative host plants // Oecologia. 2000. V. 122. № 4. P. 529–536.
40. Tikkanen O.-P., Roininen H. Spatial patterns of outbreaks of *Operophtera brumata* in eastern Fennoscandia and their effects on radial growth of trees // Forest Ecol. Manag. 2001. V. 146. P. 45–54.
41. Tikkanen O.-P., Woodcock B., Watt A., Lock K. Are polyphagous geometrid moths with flightless females adapted to budburst phenology of local host species? // Oikos. 2006. V. 112. № 1. P. 83–90.
42. Van Asch M., van Tienderen P.H., Holleman L.J., Visser M.E. Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example // Global Change Biology. 2007. V. 13. P. 1596–1604.
43. Van Asch M., Visser M.E. Phenology of forest caterpillars and their host trees; the importance of synchrony // Annu. Rev. Entomol. 2007. V. 52. P. 37–55.
44. Van Dongen S., Backeljau T., Matthyssen E., Dhondt A.A. Synchronization of hatching date with budburst of individual host trees (*Quercus robur*) in the winter moth, *Operophtera brumata* and its fitness consequences // J. Anim. Ecol. 1997. V. 66. P. 113–121.
45. Van Dongen S., Sprengers E., Lofstedt C., Matthyssen E. Fitness components of male and female winter moths (*Operophtera brumata* L.) (Lepidoptera, Geometridae) relative to measures of body size and asymmetry // Behavioral Ecol. 1999. V. 10. № 6. P. 659–665.
46. Vanbergen A.J., Raymond B., Pearce I.S.K., Watt A.D., Hails R.S., Hartley S. E. Host shifting by *Operophtera brumata* into novel environments leads to population differentiation in life-history traits // Ecol. Entomol. 2003. V. 28. P. 604–612.
47. 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.
48. Visser M.E., Holleman L.J.M., Gienapp P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird // Oecologia. 2006. V. 147. № 1. P. 164–172.
49. Watt A.D., Evans R., Varley T. The egg laying behaviour of a native insect, the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lep., Geometridae), on an introduced tree species, Sitka spruce *Picea sitchensis* // J. Appl. Entomol. 1992. V. 114. P. 1–4.
50. Wesolowski T., Rowiński P. Tree defoliation by winter moth *Operophtera brumata* L. during an outbreak affected by structure of forest landscape // Forest Ecol. Manag. 2006. V. 221. № 1–3. P. 299–305.
51. Wint W. The role of alternative host-plant species in the life of a polyphagous moth, *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) // J. Anim. Ecol. 1983. V. 52. P. 439–450.

Long-term Dynamics of Winter Moth Populations in Oak Stands of Forest-Steppe Zone

V. V. Rubtsov, I. A. Utkina

The winter moth (*Operophtera brumata* L., Geometridae, Lepidoptera) is a polyphagous insect with discrete range in Eurasia and North America. It feeds with foliage of nearly a hundred of plants, including forest and garden trees and shrubs. This species is included in the list of forest pests for annual forest pathological monitoring in all subjects of the Russian Federation because of its significant damage to forest management by declining of trees, disturbing their physiological processes and decreasing annual increment of stem wood during mass propagation outbreaks. If severe damage repeats several successive years, the death of trees is possible. In Russia, outbreaks of winter moth are rather frequent in stands of forest-steppe zone, where oak and elm trees are damaged first of all. The frequency and regularity of outbreaks is discussed with taking different environmental factors into account. Winter moth is a traditional object for entomological and ecological studies in many regions of Europe. Recently, the quantity of publications about the impact of climate changes on interactions between winter moth and its host trees increases. Partially, the disruption of the synchrony of oak and winter moth phenology in the view of its negative effect for next stages of trophic chains is discussed.