ISSN 0024-1148

Номер 2

Март - Апрель 2023

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

www.sciencejournals.ru

300 лет Российская Академия Наук

ISSN 0024-1148, Лесоведение

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2023

Предисловие к спецвыпуску “Динамика численности лесных насекомых” журнала “Лесоведение”

В. Г. Суховольский 99

Оригинальные статьи

Вспышки массового размножения насекомых-филлофагов в лесах северо-запада Европейской части России

А. В. Селиховкин, Ю. И. Гниненко 102

Вспышка массового размножения и оценка риска распространения союзного короеда в кедровых лесах Томской области

С. А. Кривец, И. А. Керчев, Э. М. Бисирова, Е. С. Волкова, М. А. Мельник, Н. А. Смирнов, Е. Н. Пац 116

Динамика численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки при совместном массовом размножении

Н. И. Лямцев 132

Влияние внешних факторов на феромонный мониторинг непарного шелкопряда

В. И. Пономарев, Г. И. Клобуков, В. В. Напалкова 142

Предикторы повреждения насекомыми лесных насаждений по спутниковым данным на примере сибирского шелкопряда

А. В. Ковалев, П. Е. Цикалова 150

Пространственно-временная сопряженность многолетней динамики численности лесных насекомых-филлофагов на примере Краснотуранского бора

О. В. Тарасова, П. А. Красноперова 161

Развитие очагов массового размножения лесных насекомых на разных пространственных масштабах

В. Г. Суховольский, Ю. Д. Иванова, А. В. Ковалев 174

Анализ и прогноз динамики численности серой лиственничной листовертки при помощи модели Морана-Рикера с запаздыванием

Г. П. Неверова, Е. Я. Фрисман 190

Обзорные статьи

Современные аспекты исследований роли насекомых-филлофагов в лесных сообществах

И. А. Уткина, В. В. Рубцов 201

ISSN 0024-1148, Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie)

CONTENTS

No. 2, 2023

Foreword to the Special Issue "Forest Insect Population Dynamics" of the "Russian Journal of Forest Science"
V. G. Sukhovolsky 99

Original Articles

Mass Reproduction Outbreaks of the Phyllophagous Insects in Forests of the North-West of the European Part of Russia
A. V. Selikhovkin and Yu. I. Gninenko 102

A Mass Reproduction Outbreak and Estimation of the Spreading Risks for the Small Spruce Bark Beetle in Cedar Pine Forests of the Tomsk Region
S. A. Krivets, I. A. Kerchev, E. M. Bisirova, E. S. Volkova, M. A. Melnik, N. A. Smirnov, and E. N. Pats 116

The Gypsy Moths and the Green Oak Moths Population Dynamics during a Joint Mass Reproduction Outbreak
N. I. Lyamtsev 132

External Factors Affecting the Pheromone Monitoring of the Spongy Moth
V. I. Ponomarev, G. I. Klobukov, and V. V. Napalkova 142

Predictors of Insect Damage to Forest Stands According to Satellite Data on Example of Siberian Silkmoth Dendrolimis Sibiricus Tschetv
A. V. Kovalev and P. E. Tsikalova 150

Spatio-Temporal Connectivity of the Long-Term Dynamics of the Forest Phyllophagus Insects' Abundance
O. V. Tarasova and P. A. Krasnoperova 161

The Development of Outbreaks of Forest Insects on Different Spatial Scale
V. G. Soukhovolsky, Yu. D. Ivanova, and A. V. Kovalev 174

Analysis and Forecast of the *Zeiraphera griseana* Dynamics Using the Delayed Moran-Ricker Model: the Impact of the Training Sample on Forecast Quality
G. P. Neverova and E. Ya. Frisman 190

Overviews

Modern Aspects of Studying The Phyllophagous Insects Role in Forest Communities
I. A. Utkina and V. V. Rubtsov 201

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 99–101

ПРЕДИСЛОВИЕ К СПЕЦВЫПУСКУ “ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ” ЖУРНАЛА “ЛЕСОВЕДЕНИЕ”

© 2023 г. В. Г. Суховольский

DOI: 10.31857/S0024114823020079, **EDN:** AMMIRE

В задачах анализа динамики численности лесных насекомых можно выделить два основных направления. Первое связано с теоретическим анализом динамики численности лесных насекомых и посвящено выявлению факторов динамики их численности и причин развития вспышек массового размножения в различных условиях, закономерностям потребления корма насекомыми, описанию структуры многовидовых сообществ, анализу причин миграции видов на новые территории. Второе – практический анализ динамики численности лесных насекомых, сосредоточенное на разработке методов мониторинга популяций вредителей, методов оценок рисков возникновения вспышек, развитии методов борьбы со вспышками лесных насекомых. Конечно, оба этих направления в определенной степени пересекаются, тем не менее, наблюдается определенное расхождение между этими направлениями. Повышение уровня теоретических представлений о динамике численности лесных насекомых и генерация новых методов анализа процессов в экосистемах фактически привели к созданию нового “языка” теоретического анализа процессов динамики численности лесных насекомых, недоступного большинству практических специалистов лесозащиты просто в силу того, что этому их не учили в вузах.

В связи с этим я время от времени слышу от работников лесозащиты, с тоской взирающих на очередную непонятную монографию, сетования на трудность понимания новых подходов к анализу динамики численности и предложение изложить все как-то попроще, без интегралов. В свою очередь, теоретики печалятся по поводу отсутствия натурных данных и длинных рядов динамики численности насекомых, что не позволяет верифицировать предлагаемые модели, превращая их в упражнения в области математического и статистического анализа.

И та, и другая точка зрения в определенной степени справедливы. Да, и модели слишком сложны (увы, простые модели уже отработаны и оказались недостаточно эффективными), и натурных данных мало. В чем же проблема, кто виноват в создавшейся ситуации? Все трудности моделирования численности насекомых в экосистеме и их мониторинга можно разделить на системные и процессные. Системные ограничения связаны с тем, что в связи с техническими трудностями учетов всех взаимодействующих популяций в изучаемой системе ведутся учеты этих видов лишь на части их ареала. При этом обычно нет информации о динамике других компонентов экосистемы: паразитов и хищников, кормовых растений, локальных погодных условий. Процессное ограничение возникает вследствие того, что по техническим и экономическим причинам наблюдения за популяциями в экосистеме ведутся лишь в короткий интервал времени. В частности, системные и процессные ограничения приводят к тому, что, несмотря на более чем 100-летние наблюдения за динамикой численности такого хозяйственно значимого вида, как сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.), в литературе имеется информация только о двух (!) достаточно длительных рядах динамики его численности. При этом системные ограничения выражаются в том, что даже при известных данных о популяционной динамике этого вида нет информации о динамике численности популяций его паразитов, физиологическом состоянии кормовых деревьев. Таким образом, более-менее понятно, кто виноват, и остается решить, что делать в этой ситуации, как преодолеть системные и процессные ограничения при анализе и моделирования динамики численности определенных видов насекомых в экосистеме.

Поиску и развитию методов анализа процессов динамики численности лесных насекомых и посвящены работы, включенные в настоящий выпуск. Приведем краткие характеристики статей выпуска, в который включено 9 статей исследователей из Москвы, Санкт-Петербурга, Екатеринбурга, Томска, Красноярска, Биробиджана и Владивостока.

Выпуск открывается обзорной статьей И.А. Уткиной и В.В. Рубцова, посвященной анализу взаимоотношений насекомых-филлофагов и деревьев кормовых пород в лесных сообществах

в современных условиях, когда происходящие изменения климата действуют на все процессы в природных сообществах. Безусловно, нельзя надеется, что авторы в 25 страниц уложили все существующие знания по динамике взаимоотношений лесных насекомых с кормовыми растениями и воздействию климата на популяции насекомых. Тем не менее, представляется, что обзор будет полезен как для начинающих, так и для уже действующих исследователей.

К достаточно традиционному прикладному разделу динамики численности следует отнести статью А.В. Селиховкина и Ю.И. Гниненко, в которой проанализированы и обобщены данные по видовому составу и динамике вспышек размножения хвое-листогрызущих вредителей, представляющих опасность для древостоев пяти регионов северо-запада европейской части России – Архангельской, Ленинградской и Мурманской областей, Республики Карелия и Республики Коми.

Статья томских энтомологов С.А. Кривец с соавторами посвящена описанию вспышки массового размножения союзного короеда (*Ips amitinus* (Eichh.). Это явление рассматривается в рамках общей проблемы, возникающей при внедрении вида-инвайдера в новую для него экологическую обстановку.

Статья Н.И. Лямцева посвящена анализу важного экологического процесса – сопряженной динамике численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) и зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.). При этом сравнительный анализ данных стационарных наблюдений за популяциями насекомых выполнен на основе длинного ряда данных 1975–2021 гг., что крайне важно для надежного прогноза будущего поведения этих вредителей.

Трудности при проведении учетов численности лесных насекомых на обширных лесных территориях заставляют развивать альтернативные методы учетов, не столь трудоемкие. К их числу относится феромонный мониторинг, заключающийся в сопоставлении уловистости феромонных ловушек с данными по динамике численности. Однако при развитии методов феромонного мониторинга возникает большое число проблем, связанных с влиянием внешней среды на молекулы феромонов. Поэтому необходимы специальные исследования, позволяющие оценить корректность методов феромонного мониторинга. Анализу возможностей методов феромонного мониторинга и посвящена статья В.И. Пономарева с соавторами.

Заметим, что развитие методов моделирования динамики численности лесных насекомых можно сопоставить с развитием методов анализа процессов в других научных областях. И не случайно в “Журнале общей биологии” были одновременно опубликованы две наших статьи (№ 5, 2020). Первая посвящена моделированию динамики числа больных коронавирусом в разных странах, во второй тот же подход и тот же математический аппарат использовались для моделирования вспышек массового размножения лесных насекомых. Сходство моделей указывает на системную близость процессов в разных областях и стимулирует использование методов других наук (прежде всего современной физики) при изучении экологических процессов в лесных экосистемах.

Развитию такого сопряженного подхода к анализу процессов в лесной энтомологии посвящена статья А.В. Ковалева и П.Е. Цикаловой, в которой методы анализа интегральных уравнений, широко используемые в современной теоретической физике, использованы для решения важнейшей экологической задачи: оценке устойчивости насаждений к нападению насекомых-вредителей и выявлению с помощью дистанционных методов на гигантских таежных территориях зон, где в ближайшем будущем возможно развитие вспышек массового размножения. Развитие этого подхода сулит в будущем создание эффективного метода оценки рисков развития вспышек на территории, что позволит существенно уменьшить зоны, в пределах которых нужно будет проводить наземный мониторинг.

Статья О.В. Тарасовой и П.А. Красноперовой посвящена анализу процессов долгосрочной динамики численности насекомых-филлофагов. В ней использованы уникальные данные многолетних учетов пяти видов насекомых-филлофагов в различных ландшафтных структурах Краснотуранского соснового бора (юг Красноярского края). Для описания динамики численности филлофагов использована авторегрессионная модель, связывающая текущее значение суммарной плотности насекомых в отдельной ландшафтной структуре с численностями насекомых в предыдущие сезоны. Для оценки устойчивости динамики численности авторы используют методы, хорошо известные в теории автоматического регулирования, но, насколько мне известно, ранее не использованные в теории динамики численности лесных насекомых. Исходя из предложенной модели, авторы делают вывод о слабом влиянии погоды на динамику численности филлофагов. В работе предложен расчетный метод оценки миграции насекомых в пределах изученного соснового массива.

Важным разделом динамики численности как с теоретической точки зрения, так и с точки зрения практики лесозащиты является анализ пространственной динамики очагов массового размножения вредителей. И статья В.Г. Суховольского с соавторами посвящена обсуждению возможностей описания динамики развития оча-

гов массового размножения лесных насекомых на разных пространственных масштабах. Свойства очагов массового размножения лесных насекомых рассмотрены на микропространственном масштабе, где анализируются модели распределения особей по кормовым объектам в границах локальной территории или насаждения, и на макропространственном масштабе, где рассмотрены показатели изъятия фотосинтезирующего аппарата (листьев или хвои) по всей территории очага, включая первичные, вторичные и миграционные очаги. И в этой работе, как и в предыдущей, для анализа были использованы методы современной физики: теория фазовых переходов второго рода и понятие фрактальной размерности.

Наконец, статью Г.П. Неверовой и Е.Я. Фрисмана можно отнести именно к тому направлению, от которого "шарахаются" специалисты – практики лесозащиты: к теоретическому анализу и моделированию отдельного вида лесных вредителей. В экологии известны данные, которые служат опорными для развития экологической теории и неоднократно рассматривались и анализировались различными исследователями. Первый и хорошо известный пример такого рода – многолетние наблюдения за численностью популяций зайцев и рысей на побережье Гудзонова залива в Канаде. Большое число работ по этим данным позволило оценить возможности и подходы к моделированию динамики численности популяций. В лесной энтомологии к подобным "ключевым" данным можно отнести ряды динамики численности серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera griseana* Hübner) в Альпах. Представленная работа посвящена теоретическому анализу динамики этих рядов. Авторы показывают, что предложенная ими модель корректна и хорошо согласуется с данными учетов. Конечно, можно согласиться с мнением, что эта работа, наверное, несколько выбивается из стиля журнала "Лесоведение" и будет трудна для понимания большинством его читателей, но мне представляется, что нужно расширять тематику журнала, все же несколько старомодного (в частности, при сопоставлении с его американским двойником – журналом "Forest Science") по тематике публикуемых работ.

В целом можно сказать, что в подготовленном выпуске представлена как география исследователей, так и основные направления исследований в области динамики численности лесных насекомых, ее моделирования и мониторинга опасных видов лесных вредителей. Представляется, что вошедшие в него работы в их дальнейшем развитии позволяют в определенной мере как решить проблемы защиты российских лесов от нападений вредителей, так и продвинуться в понимании экологических механизмов функционирования популяций лесных насекомых.

Ответственный за выпуск, д. б. н.,
проф. В.Г. Суховольский

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
Красноярск, Академгородок.
soukhovolsky@yandex.ru

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 102–115

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 632.76

ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ[1]

© 2023 г. А. В. Селиховкин[a], *, Ю. И. Гниненко[b]

[a]*Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия*

[b]*Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, ул. Институтская, д. 15, Пушкино, Московская область, 141202 Россия*

**E-mail: a.selikhovkin@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.06.2022 г.
После доработки 11.09.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Обобщены и проанализированы данные по видовому составу и динамике вспышек размножения хвое- и листогрызущих вредителей, представляющих опасность для древостоев Архангельской, Ленинградской и Мурманской областей, Республик Карелии и Коми. Показано существенное снижение частоты вспышек размножения отдельных видов хвое- и листогрызущих вредителей, что соответствует тенденциям для некоторых других регионов. У неоднократно дававших вспышки массового размножения в этих районах сосновой пяденицы (*Bupalus piniaria* (L.)), сосновой совки (*Pannolis flammea*), лунки серебристой (*Phalera bucephala* (L.)), античной (*Orgyia antiqua* (L.)) и ивовой (*Leucoma salicis* (L.)) волнянок значимого увеличения плотности популяций не наблюдалось 25 и более лет. Увеличение вспышечной активности и расширение ареала вредоносности к северу вероятно для зимней пяденицы (*Operophtera brumata* (L.)) и ларенции осенней (*Epirrita autumnata*). Потенциальную опасность представляют серая лиственничная листовертка (*Zeiraphera griseana*) и еловый пилильщик (*Gilpinia hercynia*). У этих видов отмечена только одна, но чрезвычайно обширная вспышка размножения. Рыжий сосновый пилильщик (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) и, возможно, обыкновенный сосновый пилильщик (*Diprion pini* (L.)) будут и в дальнейшем играть существенную роль как вредители молодняков. Динамика их вспышек, по-видимому, определяется климатическими изменениями и в неменьшей степени –наличием больших площадей возобновления хвойных. Вероятно увеличение амплитуды колебаний плотности популяций вредителей городских насаждений, в особенности молей-пестрянок (*Phyllonorycter isskii*, *Ph. populifoliella* и *Ph. apparella*), для которых потепление климата – принципиально важный фактор.

Ключевые слова: вспышки размножения, вредители ассимиляционного аппарата, древесные растения, чешуекрылые, пилильщики.

DOI: 10.31857/S0024114823020080, **EDN:** ARPYXQ

Значение вспышек массового размножения хвое- и листогрызущих вредителей хорошо известно (Римский-Корсаков и др., 1949; Рожков, 1965; Варли и др., 1978; Бэрриман, 1990). Площади лесов, погибших в результате повреждения вредителями ассимиляционного аппарата, иногда достигают миллиона гектаров в год. В северотаежных лесах значение этой группы вредителей существенно меньше. В частности, ориентировочная оценка общей площади лесов, погибших в Архангельской и Мурманской областях, Республиках Карелии и Коми с 1953 по 1998 гг., составила 171 024 га, из которых 41 000 га – взрослые древостои, 130 024 – молодняки и лесные культуры (Селиховкин, 2009). Изменения климата, происходящие в последнем столетии, создают весьма благоприятные условия как для продвижения к северу ареалов вредителей, так и увеличения их вредоносности (Öhrn, 2012; Impacts ..., 2021; Селиховкин и др., 2022). Уже в начале XX века появлялись сведения о продвижении ареалов некоторых хвоегрызущих вредителей к северу и к востоку, в частности походного шелкопряда (О вреде ..., 1933) и соснового шелкопряда (О превращениях ..., 1937). Однако подобные сведения для таежных лесов европейской части России отсутствуют.

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ 21-16-00065.

Климатические изменения – одна из ключевых групп факторов, обуславливающая пространственную и временную популяционную динамику вредителей древесных растений. Однако во многих случаях изменения, происходящие в комплексах вредителей древесных растений, объяснить воздействием климата не удается. Некоторые виды хвое- и листогрызущих вредителей, дававшие вспышки массового размножения в течение продолжительного периода, в настоящее время утратили свое значение. В частности, вспышки массового размножения некоторых чешуекрылых: кольчатого коконопряда *Malacosoma neustrium* (Linnaeus, 1758), лунчатого шелкопряда *Cosmotriche lobulina* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Lasiocampidae), дубовой хохлатки *Peridea anceps* (Goeze, 1781), ильмового ногохвоста *Dicranura ulmi* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Notodontidae), античной волнянки *Orgyia antiqua* (Linnaeus, 1758), краснохвоста *Calliteara pudibunda* (Linnaeus, 1758) (Erebidae) и пихтовой пяденицы *Ectropis crepuscularia* Denis et Schiffermuller, 1775 (Geometridae) – не отмечаются 30 и более лет (Гниненко, 2018). Сходное явление наблюдается для Санкт-Петербурга и Ленинградской области. За 120 лет наблюдений произошла весьма существенная смена доминирующих видов вредителей ассимиляционного аппарата. Популяции ряда весьма обычных видов, дававших в этом регионе вспышки массового размножения на протяжении многих лет, в последние три десятилетия и более имеют низкую плотность. Доминирующей группой вредителей стали скрытоживущие виды филлофагов (Селиховкин и др., 2018; Буй Динь Дык и др., 2020). В более северных районах европейской части России динамика видового состава и плотности популяций доминирующих вредителей этой группы мало исследована.

Цель данного исследования – анализ динамики вспышек массового размножения и видового состава вредителей древесных растений на северо-западе Российской Федерации, включая Архангельскую, Ленинградскую, Мурманскую области, Республики Карелию и Коми.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Обобщение материалов выполнялось для Архангельской, Ленинградской, Мурманской областей и Республик Карелии и Коми. В данной работе рассматривались виды вредителей, для которых ареал повреждаемых видов древесных растений охватывает не менее двух из рассматриваемых районов.

Все регионы, за исключением юга Ленинградской области, находятся в зоне таежных лесов. Преобладающие породы – сосна и ель. Доля хвойных пород в этих регионах составляет не менее 50% лесопокрытой площади, а в Карелии, Коми, Мурманской и Архангельской областях – более 75% (Громцев, Преснухин, 2015). Тем не менее принимались во внимание и вредители лиственных древесных растений лесных, городских и пригородных насаждений. Основой послужила сформированная база данных, дополненная и уточненная в процессе проведения исследований по гранту РНФ № 21-16-00065. Собранная информация включала публикации в научных изданиях, данные Федерального агентства лесного хозяйства (ФАЛХ), отчеты региональных подразделений ФАЛХ, Российского центра защиты леса и его филиалов, отчеты лесопатологических экспедиций, архивные материалы кафедры защиты леса, древесиноведения и охотоведения Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета и данные, полученные в результате консультаций с различными специалистами. При верификации данных проводилось сопоставление материалов, собранных из разных источников.

Критерием вспышки массового размножения вредителя можно считать состояние популяции, при котором на площади не менее одного гектара происходит относительно быстрое (в течение нескольких генераций) увеличение плотности популяции в 100 и более раз по сравнению с плотностью латентного периода (Кузьмина, Селиховкин, 2002; Селиховкин, 2009). Однако события такого масштаба незначимы для северотаежных лесов и, как правило, не фиксируются в федеральной базе данных. В связи с этим в первую очередь рассматривались случаи, когда площадь очага составляет не менее 10 га. Кроме того, следует учитывать, что ошибка при определении площади очагов может быть весьма существенной. Например, площади очагов рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffroy, 1785) в Архангельской области в 1989–1996 гг., приведенные в федеральной базе данных лесопатологического мониторинга, в несколько раз меньше, чем площади, взятые из других источников (Обзор ..., 1994; Власова, 1989, 1997; Данные ..., 1999, 2022а, б). По этой причине для графического отражения временной динамики вспышек использовалась балльная оценка площади.

Для того, чтобы показать наличие того или иного вредителя в значимых количествах в глубокой исторической ретроспективе или в труднодоступных районах, приведены данные о небольших очагах или о распространении вредителя на значительных площадях. В общий список были включены также резкие увеличения плотности популяций в городских насаждениях.

Оценить площадь очагов вредителей в городских насаждениях по собранным данным не представляется возможным, поэтому за основу была взята методика, использованная при анали-

зе динамики размножений чешуекрылых-филлофагов в Санкт-Петербурге (Селиховкин и др., 2018). В данном исследовании учитывались случаи размножений, при которых растения-хозяева повреждались повсеместно или на нескольких локальных участках (не менее пяти), а средняя интенсивность повреждений в период вспышки в год наибольшей плотности популяции составляла не менее 30% поверхности листьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшим количеством событий и видов вредителей вспышки размножения представлены в Санкт-Петербурге и Ленинградской области в отряде чешуекрылых (табл. 1). Большая часть видов этой группы не относится к серьезным вредителям лесных насаждений, в частности, микрочешуекрылые из разных семейств достаточно часто дают значимые увеличения численности. Первичная беззубая моль *Eriocrania semipurpurella* (Stephens, 1835), черемуховая горностаевая моль *Hyponomeuta evonymella* (Linnaeus, 1758), осиновая минирующая моль *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) и тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка *Ph. populifoliella* (Treitschke, 1833) нередко формируют очаги массового размножения в городских условиях, а вспышка размножения первичной беззубой моли была включена даже в федеральные данные лесопатологического мониторинга (табл. 1, Обзор ..., 2011а). Однако наблюдения за размножением этих вредителей носят весьма случайный характер. В частности, довольно высокую плотность популяций первичной беззубой моли мы наблюдали в Ленинградской области и на Кольском полуострове в 1990-х гг., но специальных учетов не проводилось. Наблюдения за размножениями черемуховой горностаевой моли и осиновой минирующей моли также нельзя считать последовательными. Весьма вероятно, что очаги черемуховой горностаевой моли возникали и до 1954 г. Санкт-Петербурге и Ленинградской области, так же, как и в Архангельске до 1981 и после 1998 г. Исключение составляет тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка. Ареал этого вредителя охватывает Архангельскую и Ленинградскую области, а также Республику Коми (Юркина, Пестов, 2015; Синев, Барышникова, 2019). В отношении этого вида точно известно, что на исследуемой территории происходили только две вспышки размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки, при этом первая возникла относительно недавно, а вторая началась в 2017 г. и протекает сейчас (Мамаев и др., 2020).

Сходная ситуация и в семействах листоверток Tortricidae и огневок Pyralididae. В частности, побеговьюн-смолевщик *Retinia resinella* (Linnaeus, 1758) встречается повсеместно, в том числе в Мурманской области, а в Ленинградской области даже попал в федеральную статистику (табл. 1). Однако эти данные носят случайный характер, так как повреждения побеговьюна-смолевщика хорошо заметны и отмечаются лесопатологами чаще, чем повреждения другими побеговьюнами, но при этом часто не оцениваются как значимое событие. В любом случае вредители этой группы не приводят к фатальным последствиям для возобновления сосны.

Обращает на себя внимание вспышка массового размножения серой лиственничной листовертки *Zeiraphera griseana* (Hübner, 1799) в Республике Коми, зафиксированная на огромной площади в 2006 г. Следует отметить, что, несмотря на появление такого значительного очага в Коми, этот вид не встречается ни в Республике Карелии, ни в Архангельской области (Синёв, Барышникова, 2019).

Пяденицы, дающие вспышки массового размножения, представлены тремя видами. Один из них – сосновая пяденица *Bupalus piniaria* (Linnaeus, 1758) – классический объект лесопатологического мониторинга, представляющий опасность для сосновых древостоев (Римский-Корсаков и др., 1949; Ильинский, 1965). Однако вспышки размножения пядениц в рассматриваемых регионах довольно редки. Последняя, наиболее серьезная вспышка размножения сосновой пяденицы закончилась 25 лет назад.

Существенное значение могут иметь вспышки массового размножения ларенции осенней *Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794) – пяденицы, формирующей очаги в лесотундре и тундре Кольского полуострова и полностью объедающей карликовую, кустарниковую и другие виды берез. Однако информация, которую удалось получить, носит эпизодический характер. Тем не менее этот вид представляет реальную опасность для древесной растительности тундры (Tenow, 2013).

Очаги размножения зимней пяденицы *Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758) зафиксированы только в Ленинградской области, однако следует отметить, что вспышки этого вредителя неоднократно регистрировались в березняках Скандинавии, в том числе и в северных районах (Nilssen et al., 2007; Jepsen et al., 2008; Tenow, 2013). В Ленинградской области и на юге Карелии этот вид встречается постоянно и периодически возникают значимые увеличения плотности популяции. В федеральных сведениях лесопатологического мониторинга приведены данные о массовом размножении вредителей лиственных в Мурманской области в 1992–1994 гг. на площади 50 га, а затем в 2012–2014 гг. Весьма вероятно, что зафиксированный очаг размножения был сформирован ларенцией осенней, или зимней пяденицей, или сразу двумя этими видами. Известно, что их сов-

Таблица 1. Вспышки размножения чешуекрылых (Lepidoptera) – вредителей древесных растений в Ленинградской и Архангельской областях, Республиках Карелии и Коми

Вид	Год	Район	Порода	*Площадь очага, га	Источник
			Сем. Eriocraniidae		
Eriocrania semipurpurella (Stephens, 1835)	2000	СПб, Лен.обл.	Bet	Локально	Авторские данные
	2008–2009	СПб	Bet	Локально	Авторские данные
	2010	Карелия	Bet	1234	Обзор ..., 2011а
			Сем. Yponomeutidae		
Hyponomeuta evonymella (Linnaeus, 1758)	1981–1983	Арханг.	Pad	Везде	Зеленова, 1998
	1988–1998	Арханг.	Pad	Везде	
	1954–1956	Лен.обл.	Pad	Везде	Селиховкин и др., 2018
	1966	Лен.обл.	Pad	Везде	
	1993–1996	СПб, Лен.обл.	Pad	Везде	
	2003–2005	СПб, Лен.обл.	Pad	Везде	
	2008	СПб	Pad	Локально	
	2013–2015	Лен.обл.	Pad	Локально	
	2019–2021	СПб	Pad	Локально	Буй Динь Дык и др., 2021
			Сем. Gracillariidae		
Phyllonorycter apparella (Herrich-Schäffer, 1855)	1994	СПб, Лен.обл.	Pt	Локально	Селиховкин и др., 2018
	1998	СПб, Лен.обл.	Pt	Локально	
	2014–2015	СПб, Лен.обл.	Pt	Везде	
Ph. populifoliella (Treitschke, 1833)	1992 –1998	СПб, Лен.обл.	Pp	Везде	Селиховкин и др., 2018
	2017–2022	СПб	Pp	Везде	Мамаев и др., 2020
			Сем. Tortricidae		
Cydia zebeana (Ratzeburg, 1840)	1963–1964	Арханг.	Lar	10	Покровская, 1971
Retinia resinella (Linnaeus, 1758)	1960–1961	Карелия	Pin	50	Стадницкий, 1962, цит. по Крутов, Волкова, 1975
	2012–2013	Карелия	Pin	223	Данные ..., 2022б
	2008–2010	Лен.обл.	Pin	182	Бондаренко, Голубева, 2010; Обзор ..., 2011б,
	1965	Мурм. обл.	Pin	50*	Крутов, Волкова, 1975
	1977–1978	Коми	Pin	102	Данные ..., 2022б
Zeiraphera griseana (Hübner, 1799)	2006	Коми	Pic	137000	Обзор ..., 2008б; 2021в; Данные ..., 2022б
			Сем. Pyralididae		
Dioryctria splendidella Hs.	1981–1984	Арханг.	Pin	50	Юркина, 1986а, б
			Сем. Geometridae		
Bupalus piniaria (Linnaeus, 1758)	1992	Арханг.	Pin	67*	Власова, 1997
	1963	Карелия	Pin	63	Гречкин, 2019
	1971–1976	Лен.обл.	Pin	400	Обзор ..., 1994; Результаты ..., 2002;
	1981–1983	Лен.обл.	Pin	60	Бондаренко, Голубева, 2010; Селиховкин и др., 2018;
	1992–1997	Лен.обл.	Pin	2182	Данные ..., 2022б
Epirrita autumnata (Borkhausen, 1794)	1963–1965	Мурм.обл.	Bet (Aln, Sal. и др.)	200000	Семенов-Тянь-Шанский 1969; Козлов, 1998;
	1992–1994	Мурм. обл.	Bet	100000	Отчет ..., 1998; Данные ..., 2022б
	2012–2014	Мурм. обл.	Bet	433	Данные ..., 2022б
Operophtera brumata (Linnaeus, 1758)	1900–1901	СПб	Mal, Bet	Везде	Селиховкин и др., 2018
	1948–1953; 1956	СПб	Ulm, Til, Que, Bet	Везде	
	1992–1995	СПб	Fra, Que, Til, Ulm, Bet, Ace	Везде	
	2007	СПб	Ulm, Til, Fra	Локально	
	2010	Лен.обл.	Bet.	191	Обзор ..., 2011б
	2012–2014	Мурм. обл.	Bet	433	Данные ..., 2022б

Таблица 1. Окончание

Вид	Год	Район	Порода	*Площадь очага, га	Источник
			Notodontidae		
Phalera bucephala (Linnaeus, 1758)	1937–1938	СПб, Лен.обл.	Bet	50	Селищенская, 1938
	1947–1948	СПб, Лен.обл.	Bet	50	Отчет о НИР, 1990
Сем. Noctuidae					
Panolis flammea (Denis et Schiffermüller, 1775)	1928	Лен.обл.	Pin	10	Тальман, Яцентковский, 1938
	1979	Лен.обл.	Pin	5	Гороховников и др., 1984; Лебедева,
	1980	Лен.обл.	Pin	5	Гороховников, 1984; Результаты ..., 2002
			Сем. Erebidae		
Orgyia antiqua (Linnaeus, 1758)	1931	СПб, Лен.обл.	Bet	100	Куренцов, 1935
	1983	Лен.обл.	Bet	5	Результаты ..., 2002; Кутенкова, 1986
Leucoma salicis (Linnaeus, 1758)	1998–1999	Арханг.	Pop., Sal	Локально	Зеленова, 1998; Данные ..., 2022б
	1935–1938	СПб	Pp	Локально	Селиховкин и др., 2018
	1971	СПб	Pp	Локально	

Примечания.

1. Арханг. – Архангельск и/или Архангельская область; Мурм. – Мурманская область; СПб – Санкт- Петербург; Лен.обл. – Ленинградская область.

2. Ace – *Acer platanoides* L. (клен остролистный), Aln – *Alnus incana* (L.) Moench. (ольха серая), Bet – *Betula* spp. (береза), Fra – *Fraxinus* spp. (ясень), Lar – *Larix* spp. (лиственница), Mal – *Malus domestica* Borkh. (яблоня домашняя), Pic – *Picea abies* (L.) (ель обыкновенная), Pin – *Pinus sylvestris* (L.) (сосна обыкновенная), Pad – *Prunus padus* L. (черемуха обыкновенная), Pp – *Populus* spp. (тополь), Pt – *Populus tremula* L. (осина), Que – *Quercus robur* L. (дуб черешчатый), Sal – *Salix* spp. (ива), Til – *Tilia* spp. (липа), Ulm – *Ulmus* spp. (вяз).

3. В таблице приводится максимальная площадь очага за период вспышки.

4. * Интенсивность повреждений (доля поврежденной листовой поверхности) ниже критерия для вспышки размножения.

местные очаги нередко возникают в Скандинавии (Nilssen et al., 2007; Jepsen et al., 2008) (табл. 1).

Античная *Orgyia antiqua* (Linnaeus, 1758) и ивовая *Leucoma salicis* (Linnaeus, 1758) волнянки после 1971 и 1983 гг. соответственно практически не встречаются в Санкт-Петербурге и Ленинградской области (Селиховкин и др., 2018; Буй Динь Дык и др., 2021). В Архангельске появление локального участка с повышенной плотностью ивовой волнянки было отмечено только однажды (табл. 1).

Пилильщики, представленные в табл. 2, – вредители культур и естественного возобновления сосны и ели, повреждения которых могут привести к гибели насаждения на больших площадях (Римский-Корсаков и др., 1949; Ильинский, 1955). Семейство Tentredinidae представлено наибольшим количеством опасных видов. Вспышки массового размножения рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffroy, 1785) представлены наибольшим количеством случаев во всех рассматриваемых регионах, за исключением Мурманской области, начинающим свой отсчет не позднее 1922 г. (рис. 1, табл. 2). Некоторые вспышки массового размножения, например, в 1947–1948 и 1960–1962 гг. в Ленинградской области и в Карелии и в 1989–1993 и 1995–1996 гг. в Архангельской области охватили более 10 тыс. гектаров сосновых молодняков. Возможно, и другие вспышки размножения этого вредителя 1841–1843, 1922–1927 и 1933–1934 гг. (табл. 2) охватывали существенно большие площади. В данном случае нам удалось получить только весьма приблизительную информацию, поэтому при построении графика мы ограничились только тремя уровнями оценки площади (рис. 1). Кроме того, возможно, что видовая принадлежность вредителя в период вспышки размножения в 1941–1943 гг. установлена недостоверно (Катаев, 1956).

Вызывает некоторые сомнения также достоверность установления видовой принадлежности остальных видов этого семейства, так как идентификация видов по ложногусеницам довольно затруднительна. Однако вспышка массового размножения в еловых насаждениях, охватившая 300 тыс. га в Архангельской области в 1973–1975 гг., была вспышкой именно пилильщиков (табл. 2) (Огибин, 1982). Это событие – самая большая по площади вспышка массового размножения вредителей хвойных в рассматриваемых регионах.

Второй по значению вредитель возобновления и молодняков сосны – обыкновенный сосновый пилильщик *Diprion pini* (Linnaeus, 1758) давно известен как вредитель в Ленинградской области, Карелии и Архангельской области. Крупная вспышка этого вредителя в исследуемых регионах зафиксирована только однажды в Архангельской области (табл. 2).

Таблица 2. Вспышки размножения пилильщиков (Hymenoptera: Tenthredinidoidea) – вредителей древесных растений в Ленинградской и Архангельской областях, Республиках Карелии и Коми

Вид	Год	Район	Порода	*Площадь очага, га	Источник
Сем. Tentredinidae					
Neodiprion sertifer (Geoffroy, 1785)	1969	Арханг.	Pin	5	Данные ..., 2022а
	1989–1993	Арханг.	Pin	20000	Обзор ..., 1994;
	1995–1996	Арханг.	Pin	32000	Власова, 1989, 1997; Данные ..., 1999, 2022а, б
	1960	Карелия	Pin	200	Волкова, 1974; Данные ..., 2022а
	1972–1975	Карелия	Pin	269	Волкова, 1974; Крутов, Волкова, 1975; Данные ..., 2022а, б
	1977–1982	Карелия	Pin	4441	Обзор ..., 1994;
	1992–1993	Карелия	Pin	100	Данные ..., 1999, 2022
	1989	Коми	Pin	40*	Юркина, Андросов, 1990
N. sertifer (*Diprion pini*?)	1841–1843	Лен.обл.	Pin	10000	Катаев, 1956, 1999
Neodiprion sertifer	1922–1927	Лен.обл.	Pin	200	Шиперович, 1925, 1927(?); Яцентковский, 1931
	1933–1934	Лен.обл.	Pin	500	Гречкин, 2019
	1947–1948	Лен.обл.	Pin	3000	Катаев, 1999
	1960–1962	Лен.обл.	Pin	94434	Данные ..., 2021
	1981–1984	Лен.обл.	Pin	3004	Данные ..., 1999, 2021,2022а, б
	1994–1998	Лен.обл.	Pin	108	Данные ..., 2022б
Gilpinia hercyniae (Hartig, 1837)	1973–1975	Арханг.	Pic	300000	Огибин, 1982
Pristiphora (*Lygaeonematus*) *abietina* (Christ, 1791)	1994	Арханг.	Pic	5*	Власова, 1997
Pristiphora erichsonii (Hartig, 1837)	1981	Арханг.	Lar	5*	Материалы ..., 1989
	1982–1984	Лен.обл.	Lar	18	Данные ..., 2022б
Pristiphora erichsonii (Hartig, 1837)	1947–1949	Лен.обл.	Lar	10	Катаев, 1999
Pristiphora wesmaeli (Tischbein, 1853)	1944	Лен.обл.	Pic	5*	Катаев, 1956
Сем. Diprionidae					
Diprion pini (Linnaeus, 1758)	1964	Арханг.	Pin	7000	Данные ..., 2022
	1994	Арханг.	Pin	35*	Власова, 1997
	1970	Карелия	Pin	26	Данные ..., 2022а
	1999	Карелия	Pin	461	Данные ..., 2022б
	1983–1985	Коми	Pin	220	Обзор ..., 1994 Данные ..., 1999, 2022а, б
	1925	Лен.обл.	Pin	2	Яцентковский, 1931
	1928	Лен.обл.	Pin	2	Яцентковский, 1931
	2003	Лен.обл.	Pin	66	Обзор ..., 2008в; Данные ..., 2022б
Сем. Pamphiliidae					
Acantholyda hieroglyphica (Christ, 1791)	1994	Арханг.	Pin	284*	Власова, 1997
	1938	Лен.обл.	Pin	12	Катаев, 1956

Примечания. См. примечание к табл. 1.

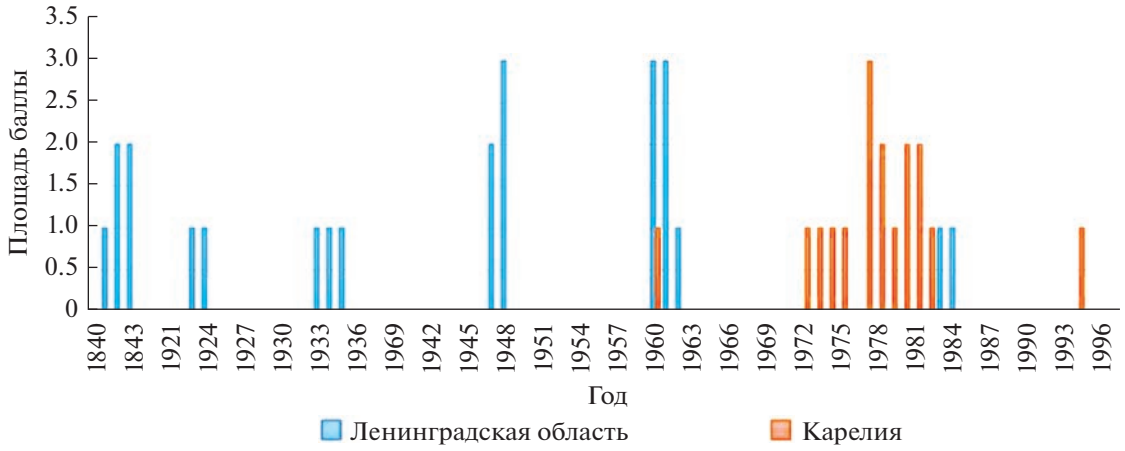

Рис. 1. Вспышки размножения рыжего соснового пилильщика в Ленинградской области и Республике Карелии; площадь в баллах: 1 балл – от 10 до 1000 га; 2 балла – 1000–3000 га; 3 балла – более 3000 га.

По данным лесопатологического мониторинга, в период с 2003 по 2020 гг. в Архангельской области и Республике Карелии очаги размножения хвое- и листогрызущих вредителей не зафиксированы, а в Республике Коми очаг размножения хвое- и листогрызущих насекомых наблюдался единственный раз в 2006 г. (табл. 1, 2). В Ленинградской области при лесопатологическом мониторинге зафиксирован только один очаг хвое- и листогрызущих насекомых – размножение зимней пяденицы в 2010 г., возникший, как указано в обзоре (Обзор ..., 2011б), впервые за 30 лет наблюдений. При этом на территории Санкт-Петербурга этот вредитель продолжал формировать небольшие очаги и в последние два десятилетия, а на Кольском полуострове, как сказано выше, по-видимому, формировал совместные с ларенцией осенней очаги размножения (табл. 1).

Продвижение ареалов вредителей к северу, увеличение вольтинности (количества генераций в год) и частоты вспышек в связи с потеплением климата в северных регионах показано в ряде работ (Jönsson et al., 2007; Nilssen et al., 2007; Jepsen et al., 2008; Tenow, 2013; Селиховкин и др., 2022а, б, в). Однако полученные данные лесопатологического мониторинга показывают существенное снижение вспышечной активности ряда видов в северных регионах европейской части России. Не давала вспышек размножения вот уже 40 лет сосновая совка *P. flammea* (Denis et Schiffermüller 1775), лунка серебристая *Ph. bucephala* (Linnaeus, 1758) – 75 лет, античная волнянка – 29 лет, а ивовая волнянка – 51 год; сосновая пяденица – 25 лет (табл. 1), при том, что до 1997 г. в Ленинградской области и Карелии эти вспышки возникали весьма регулярно с интервалом в 10–15 лет.

Увеличение вспышечной активности и расширение ареала вредоносности к северу весьма вероятно для зимней пяденицы. Во всяком случае, исследования динамики ареалов и вспышечной активности этого вида и ларенции осенней показывают их продвижение к северу по мере потепления климата (Nilssen et al., 2007; Jepsen et al., 2008; Tenow, 2013; Andersen et al., 2021). Однако генетическая структура популяций этого вида, осваивающих экосистемы северо-запада России, существенно отличается от таковой в Скандинавии (Andersen et al., 2021).

Масштабная вспышка серой лиственничной листовертки возникла только однажды в 2006 г., тем не менее, учитывая, что этот вид адаптирован к низким температурам, весьма вероятно, что он может стать важным вредителем в северных регионах. Вспышки массового размножения этого вредителя уже сейчас отмечаются в Альпах и на севере Сибири (Rozenberg et al., 2020; Gavrilo et al., 2021).

Отсутствие вспышек пилильщиков весьма длительное время (рыжий сосновый пилильщик – 26 лет; обыкновенный сосновый пилильщик – 19 лет), возможно, связано с изменением структуры их кормовой базы, т.е. уменьшением площади лесных культур и сосновых молодняков в последние десятилетия, однако это предположение требует проверки. Возникновение вспышек размножения этих вредителей в ближайшее время все же весьма вероятно. Следует отметить, что, начиная с 1947 г., основные очаги этого вредителя переместились на Карельский перешеек и в Карелию. Возможно, в этом случае свою роль сыграло потепление климата, однако с большей вероятностью для этого вида, так же, как и для других видов пилильщиков, определяющий фактор – большие площади лесных культур естественного возобновления и молодняков на значительных территориях.

Огромная вспышка елового пилильщика *G. hercyniae* (Hartig, 1837), охватившая 300 тысяч

гектаров ельников Архангельской области в 1973–1975 гг., была единственной во всех северных регионах европейской части России. Неясны причины как ее возникновения, так и уникальности. Одной из таких причин может быть наличие больших площадей еловых культур и естественного возобновления в начале 70-х годов прошлого века. Масштабные рубки послевоенных лет привели к возникновению обширных пространств с возобновлением сосны и ели в северных регионах, служивших отличной кормовой базой для пилильщиков.

Не теряют своего значения вредители городских и пригородных насаждений. Очаги черемуховой горностаевой моли отмечены в Санкт-Петербурге, Ленинградской области и городах Архангельской области. В Санкт-Петербурге и Ленинградской области локальные очаги этого вредителя можно обнаружить практически ежегодно. Однако негативные последствия размножения черемуховой моли сводятся в основном к резкому снижению эстетической ценности насаждений (Селиховкин и др., 2018).

Существенное значение в последние два–три десятилетия приобрели также и другие скрытоживущие вредители, прежде всего инвазионные виды минирующих вредителей – каштановая минирующая моль *Cameraria ohridella* Deschka et Dimič, 1986 и липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Ермолаев, Зорин 2011; Ермолаев, 2012; Селиховкин др., 2018). Сейчас они распространены только в Санкт-Петербурге и Ленинградской области. Распространение липовой моли-пестрянки по мере потепления климата весьма вероятно и в северных регионах, Карелии и Республике Коми, где липа используется в озеленении городов. Тополевая и осиновая моли-пестрянки – весьма опасные вредители тополей (Ермолаев, 2019), встречающиеся не только в Ленинградской области, но и в Архангельской области, и в Республике Коми. В 2021 г. в связи с потеплением климата популяция тополевой моли-пестрянки впервые дала вторую генерацию, которая полностью закончила развитие (Мамаев и др., 2020). Это позволяет предполагать продвижение их “вспышечной” активности к северу.

Следует отметить довольно сильную вспышку размножения липового слизистого пилильщика *Caliroa annulipes* (Klug, 1816), впервые возникшую на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области в конце 1980-х–начале 1990-х годов. Затем очаги этого вредителя фиксировались в 2004–2006 и 2013–2016 гг. (Селиховкин и др., 2018; Буй Динь Дык и др., 2020). Учитывая наличие липы в городах исследуемого региона и потепление климата, этот вредитель имеет неплохую перспективу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На северо-западе европейской части России происходят существенные изменения структуры видового состава доминирующих видов вредителей ассимиляционного аппарата. В первую очередь это относится к вредителям хвойных древесных растений. Отсутствие вспышечной активности ряда видов в таежных экосистемах в течение длительного времени не находит в настоящее время даже гипотетических объяснений. Сходные процессы происходят и в других географических зонах (Гниненко, 2018).

Для городских вредителей изменение видового состава доминирующей группы и преобладание скрытоживущих вредителей может быть обусловлено динамикой загрязнения городской среды (Селиховкин и др., 2018) и в особенности увеличением уровня выбросов автотранспорта. Кроме того, происходящее увеличение суммы эффективных температур имеет весьма важное значение для минирующих вредителей, так как обуславливает возможность развития большего числа поколений в течение вегетационного сезона. Однако высказанные предположения требуют экспериментальной проверки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондаренко Е.А., Голубева И.Б. Обзор лесопатологического состояния лесов Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия за 2009 год // Лесные вести СЗФО. 2010. № 2(3). С. 30–39.

Буй Динь Дык, *Денисова Н.В., Барышникова С.В., Шевченко С.В., Селиховкин А.В.* Актуальные изменения видового состава и плотности популяций насекомых-филлофагов в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020. № 230. С. 73–99.

Бэрриман А. Защита леса от насекомых-вредителей. М.: Агропромиздат, 1990. 287 с.

Варли Дж.К., Градуэлл Дж.Р., Хассел М.П. Экология популяций насекомых. М.: Колос, 1978. 222 с.

Власова Е.Г., Евдошук В.Л., Аспедникова Т.В. Отчет о работе Архангельской станции защиты леса в 1981–1988 гг. Архангельск, 1988. Не опубликовано.

Власова Е.Г. Обзор санитарного состояния лесов Архангельской области за 1981–1988 гг. Архангельск, 1989. Не опубликовано.

Власова Е.Г. Центр защиты леса Архангельской области. 1997. Частная информация. Не опубликовано.

Волкова И.П. Рыжий сосновый пилильщик и повреждения лесов европейского севера: Материалы научной конференции “250 лет академии наук Карелии”. Петрозаводск, 1974. С. 8–10.

Гниненко Ю.И. “Забытые” хвое- и листогрызущие вредители леса // Чтения памяти Андрея Игнатьевича Ильинского. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. С. 5–24.

Гороховников А.В., Лебедева Г.С., Шолина М.В. К экологии сосновой совки в Новгородской области // Эколо-

гия и защита леса: Лесные экосистемы и их защита. Межвузовский сборник научных трудов. Л.: Лесотехническая академия, 1984. С. 36–41.

Гречкин В.П. Лесопатологическая характеристика лесов СССР по отдельным природно-географическим зонам: в 3-х томах. Т. 1. Лесопатологическая характеристика лесов лесной зоны. Пушкино: ВНИИЛМ, 2019. 308 с.

Громцев А.Н., Преснухин Ю.В. Современное состояние лесов и лесопользования // Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С 52–60.

Данные Федеральной лесной службы России за 1977–1994 гг. ВНИИЦлесресурс, 1999. Комитет лесного хозяйства Ленинградской области. Не опубликовано.

Данные лесопатологического мониторинга за 1956–1982 гг. 2022а. Не опубликовано.

Данные лесопатологического мониторинга за 1977–1921 гг. 2022б. Не опубликовано.

Ермолаев И.В. История инвазии липовой моли пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск: Институт леса СО РАН, 2012. 147–150.

Ермолаев И.В., Зорин Д.А. Экологические последствия инвазии *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в липовых лесах Удмуртии // Зоологический журн. 2011. № 90(6). С. 717–723.

Ермолаев И.В. Экологические механизмы непериодической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Журн. общей биологии. 2019. Т. 80. № 6. С. 451–476.

Зеленова М.В. Доцент кафедры Зоологии беспозвоночных Поморского гос. университет, г. Архангельск. 1998. Частная информация. Не опубликовано.

Ильинский А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1965. 525 с.

Катаев О.А. Обзор санитарного состояния Лисинского лесного массива за 1787–1955 годы // Труды ЛТА. 1956. № 73. С. 49–58.

Катаев О.А. Неопубликованные данные, личные комментарии к рукописям и опубликованным данным, 1999.

Крутов В.И., Волкова И.П. Лесопатологическое состояние естественного возобновления и культур хвойных пород // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. 1975. С. 122–179.

Кузьмина Д.А., Селиховкин А.В. Критерии оценки значимости вредителей // Тезисы докладов. XII Съезд русского энтомологического общества. СПб.: Русское энтомологическое общество, 2002. С. 192.

Куренцов А.И. Бабочки-вредители шишек сосны и ели в лесах Ленинградской области // Вредители шишек и семян сосны и ели Ленинградской области. Труды по защите растений. 1 серия. Вып. 7. Ленинград: Институт защиты растений, 1935. С. 25–47.

Кутенкова Н.Н. Увеличение численности античной волнянки в заповеднике “Кивач” в 1983 г. // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: ЦНИЛ, 1986. С. 98–105.

Лебедева Г.С., Гороховников А.В. Влияние дефолиации насаждений сосновой совкой на их состояние // Вопросы защиты леса. 1984. № 156. С. 55–61.

Материалы рабочего совещания региональной лесохозяйственной и лесопромышленной рабочих групп 7 декабря 1989 г. Не опубликовано.

Мамаев Н.А., Буй Динь Дык, Селиховкин А.В. Вторая вспышка размножения тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020. № 233. С. 81–94.

О вреде, причиняемом лесными насекомыми // Лесной журн. 1933. Ч. 2. кн. 1. С. 96–134.

О превращениях большого соснового шелкопряда // Лесной журн. 1937. Ч. 3. кн. 1. С. 61–75.

Обзор санитарного состояния лесов России за 1993 г. ВНИИЦлесресурс. М.: Росагросервис, 1994. 126 с.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния земель лесного фонда за 2007 год. № 40/41. 3–9–30 ноября 2008 г. Пушкино: Российский центр защиты леса, 2008а. 16 с.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния земель лесного фонда за 2007 год. № 46/47. 24–30 ноября 2008 г. Пушкино: Российский цент защиты леса, 2008б. 16 с.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния земель лесного фонда за 2007 год. № 48/49. 1–7 декабря 2008 г. Пушкино: Российский цент защиты леса, 2008в. 16 с.

Обзор санитарного состояния лесов на территории Республики Карелии в 2010 году и прогнозирование лесопатологической ситуации на 2011 г. Центр защиты леса Ленинградской области, филиал ФГУ “Рослесозащита”. Петрозаводск: ЦЗЛ ЛО. М.: Росагросервис, 2011а. 22 с.

Обзор санитарного состояния лесов на территории Ленинградской области в 2010 г. и прогнозирование лесопатологической ситуации на 2011 г. Центр защиты леса Ленинградской области, филиал ФГУ “Рослесозащита”. СПб: ЦЗЛ ЛО. М.: Росагросервис, 2011б. 45 с.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Архангельской области за 2020 г. Архангельск: Центр защиты леса Архангельской области, филиал ФГУ “Рослесозащита”, 2021а. 89 с.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Карелии за 2020 г. Петрозаводск: Центр защиты леса Ленинградской области, филиал ФГУ “Рослесозащита”, 2021б. 82 с.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Коми за 2020 г. Сыктывкар: Центр защиты леса Республики Коми, филиал ФГУ “Рослесозащита”, 2021в. 95 с.

Отчет Комитета по лесному хозяйству Мурманской области. 1998. Не опубликовано.

Отчет о НИР / Под ред. О.А. Катаева. Изучение лесопатологического состояния древостоев северо-западной зоны СССР с целью прогнозирования вспышек массового размножения вредных насекомых. Заключительный отчет о НИР. Л.: Лесотехническая академия, 1990. 89 с.

Огибин Б.Н. Размножение елового пилильщика в Архангельской области // Материалы годичной сессии по итогам научно-исследовательских работ за 1981 г. Архангельск: Архангельский институт леса и лесохимии, 1988. С.76–78.

Покровская Л.В. Лиственничная галловая листовертка – вредитель саженцев лиственницы на вырубках европейского севера // Труды Архангельского лесного института. 1971. № 29. С. 77–82.

Результаты лесопатологического мониторинга в Российской федерации за 1966–1998 гг. Федеральная служба лесного хозяйства России, Комитет лесного хозяйства Ленинградской области. 2002. Не опубликовано.

Римский-Корсаков М.Н., Гусев В.И., Шиперович В.Я., Полубояринов И.И. и др. Лесная энтомология. М.: Гослесбумиздат, 1949. 507 с.

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

Селиховкин А.В. Могут ли вспышки массового размножения насекомых-дендрофагов оказать существенное влияние на состояние биосферы? // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 72–81.

Селиховкин А.В., Барышникова С.В., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Видовой состав и динамика плотности популяций доминирующих чешуекрылых-дендрофагов в Санкт-Петербурге и его окрестностях // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97. № 4. С.617–639.

Селиховкин А.В., Барышникова С.В., Мамаев Н.А., Мартирова М.Б. Вспышки массового размножения вредителей леса на северо-западе России: причины, значение, прогноз. XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022а. С. 5.

Селиховкин А.В., Мамаев Н.А., Мартирова М.Б., Меркурьев А.С., Поповичев Б.Г. Новая вспышка массового размножения короеда-типографа в Ленинградской области и ее особенности // Энтомологическое обозрение. 2022б. Т. 101. № 2. С. 239–251.

Селиховкин А.В., Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г., Алексеев А.С. Роль вредителей в изменении состояния лесов на северо-западе европейской части России // Лесоведение. 2022в. № 5 (в печати).

Селищенская А.А. Насекомые, вредящие быстрорастущим породам (ивам и тополям) в парке Лесотехнической академии // Труды Лесотехнической академии им. С.М. Кирова. 1938. № 51. С. 35–69.

Синёв С.Ю., Барышникова С.В. Gracillariidae / Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2-е. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2019. С. 36.

Семёнов-Тян-Шанский О.И. Последствия вспышки массового размножения ларенции осенней *Epirrita autumnata* в лесах Мурманской области // Природа и экономика севера. Вып. 2. Ч. 1. Материалы второй научной конференции географического общества СССР. 1969. С. 171–173.

Тальман П.Н., Яценковский А.В. Вредные насекомые еловых и елово-лиственных лесов и меры борьбы с ними. Л.: Гослестехиздат, 1938. 103 с.

Шиперович В.Я. Массовые повреждения сосновых культур пилильщиком и возможные меры борьбы // Лесовод. 1925. № 4. С. 31–34.

Шиперович В.Я. К биологии пилильщика, вредящего сосне, и вопрос борьбы с ним // Отдельный оттиск. Библиотека Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета. В-25464. 1927 (?). 6 с.

Юркина Е.В. Вредные насекомые лесосеменных прививочных плантаций сосны в центральной части Коми АССР: Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук: 03.00.04. Ленинград, 1986а. 18 с.

Юркина Е.В. Сосновая побеговая огневка в Коми АССР // Лесное хозяйство. 1986б. № 11. С. 52–54.

Юркина Е.В., Андросов Г.К. Хвоелистогрызущие насекомые в таежных лесах европейского севера // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. Материалы X съезда Всесоюз. энтомол. о-ва. Ленинград: ЗИН, 1990. С. 31–32.

Юркина Е.В., Пестов С.В. Разнообразие и характеристика насекомых в условиях крупных городов северных территорий России (на примере г. Сыктывкара). Сыктывкар: СЛИ, 2015. 192 с.

Яцентковский А.В. Вредные насекомые Тихвинского учебно-опытного леспромхоза // Записки лесной опытной станции Тихвинского учебно-опытного леспромхоза. Вып. 2. Ч. 1. Тихвин, 1931. 117 с.

Andersen J.C., Havill N.P., Griffin B.P., Jepsen J.U., Hagen S.B., Klemola T., Barrio I.C., Kjeldgaard S.A., Høye T.T. Murlis J., Baranchikov Y.N., Selikhovkin A.V., Vindstad O.P.L., Caccone A., Elkinton J.S. Northern Fennoscandia via the British Isles: evidence for a novel post-glacial recolonization route by winter moth (*Operophtera brumata*) // Frontiers of Biogeography. 2021, 13.1, e49581. P. 1–14. https://doi.org/10.21425/F5FBG49581

Gavrilo M.V., Chupin I.I., Kozlov M.V. Carried with the wind: mass occurrence of *Zeiraphera griseana* (Hübner, 1799) (Lepidoptera, Tortricidae) on Vize Island (Russian High Arctic) // Nota Lepi. 2021. V. 44. P. 91–97. https://doi.org/10.3897/nl.44.6366

Impacts of climate change on the forest ecosystem. Scientific Opinion of the Panel on Alien Organisms and Trade in Endangered species (CITES) of the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment // VKM Report Norwegian Scientific Committee for Food and Environment (VKM). 2021. V. 15. 447 p.

Jepsen J.U., Hagen S.B., Ims R.A. et al. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion // J. Animal Ecology. 2008. V. 77. № 2. P. 257–264.

Jönsson A. M., Harding S., Bärring L., Ravn H. P. Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typogra-*

phus in southern Sweden // Agricultural and Forest Meteorology. 2007. V. 146. P. 70–81.

Kozlov M.V. Professor at the University of Turku, Finland. 1998. Private information, not published.

Nilssen A.C, Tenow O., Bylund H. Waves and synchrony in *Epirrita autumnata / Operophtera brumata* outbreaks. II. Sunspot activity cannot explain cyclic outbreaks // J. Animal Ecology. 2007. V. 76. № 2. P. 269–275.

Öhrn P. The spruce bark beetle *Ips typographus* in a changing climate – effects of weather conditions on the biology of *Ips typographus* // Introductory Research Essay. 2012. № 18. Dept. of Ecology, SLU, Uppsala. 27 p.

Rozenberg Ph., Pâques L., Huard F., Roques A. Direct and Indirect Analysis of the Elevational Shift of Larch Budmoth Outbreaks Along an Elevation Gradient // Front. For. Glob. Change. 14 July 2020.
https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00086

Tenow O. Discovery of continental-scale travelling waves and lagged synchrony in geometrid moth outbreaks prompt a re-evaluation of mountain birch/geometrid studies [version 2; peer review: 2 approved]. F1000Research 2013, 2:128.
https://doi.org/10.12688/f1000research.2-128.v2

Mass Reproduction Outbreaks of the Phyllophagous Insects in Forests of the North-West of the European Part of Russia

A. V. Selikhovkin[1, *] and Yu. I. Gninenko[2]

[1]Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln., 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia
[2]All-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry, Institutskaya st., 15, Pushkino, Moscow Oblast, 141202 Russia
**E-mail: a.selikhovkin@mail.ru*

Data on the species composition and dynamics of outbreaks of needle- and leaf-eating pests that pose a danger to forest stands in the Arkhangelsk, Leningrad and Murmansk regions,as well as in the Republics of Karelia and Komi were summarized and analyzed. A significant decrease in the frequency of reproduction outbreaks of certain types of needle- and leaf-eating pests was shown, which corresponds to the trends for some other regions. For the pine looper (*Bupalus piniaria* (L.)), the pine beauty (*Pannolis flammea*), the buff-tip (*Phalera bucephala* (L.)), the rusty tussock moth (*Orgyia antiqua* (L.)) and the white satin moth (*Leucoma salicis* (L.)), who have had a few mass reproduction outbreaks in the aforementioned regions, no significant increase in population density was observed for 25 years or more. An increase in outbreak activity and expansion of the damage area to the north is likely for the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)) and the autumnal moth (*Epirrita autumnata*). The larch tortrix (*Zeiraphera griseana*) and the spruce sawfly (*Gilpinia hercynia*) are in the list of potential dangers as well. These species have only one, but an extremely extensive reproduction outbreak. The red pine sawfly (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) and possibly the common pine sawfly (*Diprion pini* (L.)) will continue to play a significant role as pests of young stands. The dynamics of their outbreaks, apparently, is determined by climatic changes and, to no lesser extent, by the presence of large areas of conifers' regeneration. An increase in the fluctuations' amplitude of the pests populations' density in urban plantations is likely to occur, especially the miner moths (*Phyllonorycter isskii*, Ph. populifoliella and Ph. apparella), for which the current climate warming is a fundamentally important factor.

Keywords: reproduction outbreaks, assimilative apparatus pests, woody plants, lepidopterans, sawflies.

Acknowledgements: The work has been carried out with the financial support of the RSF grant No. 21-16-00065.

REFERENCES

Andersen J.C., Havill N.P., Griffin B.P., Jepsen J.U., Hagen S.B., Klemola T., Barrio I.C., Kjeldgaard S.A., Høye T.T. Murlis J., Baranchikov Y.N., Selikhovkin A.V., Vindstad O.P.L., Caccone A., Elkinton J.S., Northern Fennoscandia via the British Isles: evidence for a novel postglacial recolonization route by winter moth (*Operophtera brumata*), *Frontiers of Biogeography*, 2021, 13.1, e49581, pp. 1–14. doi 10.21425/F5FBG49581

Berriman A., *Zashchita lesa ot nasekomykh-vreditelei* (Protection of the forest from insect pests), Moscow: Agropromizdat, 1990, 288 p.

Bondarenko E.A., Golubeva I.B., Obzor lesopatologicheskogo sostoyaniya lesov Leningradskoi, Murmanskoi oblastei i Respubliki Kareliya za 2009 god (Review of the forest pathological state of the forests of the Leningrad, Murmansk regions and the Republic of Karelia for 2009), *Lesnye vesti SZFO*, 2010, No. 2(3), pp. 30–39.

Bui Din' D., Denisova N.V., Baryshnikova S.V., Shevchenko S.V., Selikhovkin A.V., Aktual'nye izmeneniya vidovogo sostava i plotnosti populyatsii nasekomykh-fillofagov v Sankt-Peterburge (Actual changes in the species composition and the population density of phyllophagous insects in St. Petersburg), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2020, Vol. 230, pp. 73–99.

Dannye Federal'noi lesnoi sluzhby Rossii za 1977–1994 gg. (Data of the Federal Forest Service of Russia for 1977–1994), VNIITslesresurs, 1999. Not published.

Dannye lesopatologicheskogo monitoringa za 1956–1982 gg. (Forest pathological monitoring data for 1956–1982), 2022a. Not published.

Dannye lesopatologicheskogo monitoringa za 1977–1921 gg. (Forest pathological monitoring data for 1977–1921) 2022б. Not published.

Ermolaev I.V., Ekologicheskie mekhanizmy neperiodicheskoi populyatsionnoi volny na primere topolevoi molipestryanki Phyllonorycter populifoliella (Lepidoptera, Gracillariidae) (Ecological mechanisms of nonperiodical population wave:a case study of the poplar leafminer – *Phyllonorycter populifoliella*(Lepidoptera, Gracillariidae)), *Zhurnal obshchei biologii*, 2019, Vol. 10, No. 5, pp. 451–476.

Ermolaev I.V., Istoriya invazii lipovoi moli pestryanki Phyllonorycter issikii Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) v Evrope (The history of the invasion of Phyllonorycter issikii Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) in Europe), *Ekologicheskie i ekonomicheskie posledstviya invazii dendrofil'nykh nasekomykh* (Ecological and economic consequences of invasions of dendrophilic insects), Krasnoyarsk, Proc. of All-Russian Conf. with Intl. participation, Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, pp. 147–150.

Ermolaev I.V., Zorin D.A., Ecological mechanisms of nonperiodical population wave:a case study of the poplar leafminer – *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae), *Entomological Review*, 2011, Vol. 91, No. 5, pp. 592-598.

Gavrilo M.V., Chupin I.I., Kozlov M.V., Carried with the wind: mass occurrence of *Zeiraphera griseana* (Hübner, 1799) (Lepidoptera, Tortricidae) on Vize Island (Russian High Arctic), *Nota Lepi*, 2021, Vol. 44, pp. 91–97. doi 10.3897/nl.44.6366

Gninenko Y.I., "Zabytye" khvoe- i listogryzushchie vrediteli lesa, In: *Chteniya pamyati Andreya Ignat'evicha Il'inskogo* (Readings in memory of Andrei Ignatievich Ilyinsky), Pushkino: VNIILM, 2018, pp. 5–24.

Gorokhovnikov A.V., Lebedeva G.S., Sholina M.V., K ekologii sosnovoi sovki v Novgorodskoi oblasti (On the ecology of the pine beauty moth in the Novgorod region), In: *Ekologiya i zashchita lesa* (Ecology and protection of forest), Leningrad: Izd-vo LTA, 1984, pp. 51–57 (169 p.)

Grechkin V.P., *Lesopatologicheskaya kharakteristika lesov SSSR po otdel'nym prirodno-geograficheskim zonam: v 3-kh tomakh, T. 1. Lesopatologicheskaya kharakteristika lesov lesnoi zony* (Forest pathological characteristics of the forests of the USSR for individual natural-geographical zones: in 3 volumes, Vol. 1. Forest pathological characteristics of forests in the forest zone), Pushkino: VNIILM, 2019, 308 p.

Gromtsev A.N., Presnukhin Y.V., Sovremennoe sostoyanie lesov i lesopol'zovaniya (The current state of forests and forest management), In: *Lesa i ikh mnogotselevoe ispol'zovanie na severo-zapade evropeiskoi chasti taezhnoi zony Rossii* (Forests and their multipurpose use in the North-West of the boreal zone of European Russia), Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2015, pp. 52–60.

Il'inskii A.I., Tropin I.V., *Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozhenii khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v lesakh SSSR* (Monitoring, estimation and forecast of the needle- and leaf-eating insects outbreaks in forests of the USSR), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1965, 528 p.

Impacts of climate change on the forest ecosystem, Scientific Opinion of the Panel on Alien Organisms and Trade in Endangered species (CITES) of the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment, VKM Report Norwegian Scientific Committee for Food and Environment (VKM), 2021, Vol. 15, 447 p.

Jepsen J.U., Hagen S.B., Ims R.A. et al., Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion, *J. Animal Ecology*, 2008, Vol. 77, No. 2, pp. 257–264.

Jönsson A.M., Harding S., Bärring L., Ravn H.P., Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, Vol. 146, pp. 70–81.

Kataev O.A., *Neopublikovannye dannye, lichnye kommentarii k rukopisyam i opublikovannym dannym* (Unpublished data, personal comments on manuscripts and published data), 1999.

Kataev O.A., Obzor sanitarnogo sostoyaniya Lisinskogo lesnogo massiva za 1787-1955 gody (Review of the sanitary condition of the Lisinsky forest area for 1787–1955), *Trudy LTA*, 1956, No. 73, pp. 49–58.

Kozlov M.V., *Professor at the University of Turku, Finland*, 1998, Private information, not published.

Krutov V.I., Volkova I.P., Lesopatologicheskoe sostoyanie estestvennogo vozobnovleniya i kul'tur khvoinykh porod (Forest pathological state of natural regeneration and coniferous crops), In: *Lesovosstanovlenie v Karel'skoi ASSR i Murmanskoi oblasti* (Reforestation in the Karelian Autonomous Soviet Socialist Republic and the Murmansk region), 1975, pp. 122–179.

Kurentsov A.I., Babochki-vrediteli shishek sosny i eli v lesakh Leningradskoi oblasti (Butterflies-pests of pine and spruce cones in the forests of the Leningrad region), In: *Vrediteli shishek i semyan sosny i eli Leningradskoi oblasti, Trudy po zashchite rastenii* (Pests of cones and seeds of pine and spruce of the Leningrad region, Plant Protection Proceedings), Leningrad: Institut zashchity rastenii, 1935, Vol. 7, pp. 25–47.

Kutenkova N.N., Uvelichenie chislennosti antichnoi volnyanki v zapovednike "Kivach" v 1983 g. (Increase in the number of ancient volnyanka in the Kivach reserve in 1983), In: *Fauna i ekologiya bespozvonochnykh zhivotnykh v zapovednikakh RSFSR* (Fauna and ecology of invertebrate animals in the reserves of the RSFSR), Moscow: TsNIL, 1986, pp. 98–105.

Kuz'mina D.A., Selikhovkin A.V., Kriterii otsenki znachimosti vreditelei (Assessment criteria of pest relevance), *XII S"ezd russkogo entomologicheskogo obshchestva* (12th Congress of the Russian Entomological Society), Saint Petersburg, 19–24 August 2002, Saint Petersburg: Russkoe entomologicheskoe obshchestvo, 2002, pp. 192.

Lebedeva G.S., Gorokhovnikov A.V., Vliyanie defoliatsii nasazhdenii sosnovoi sovkoi na ikh sostoyanie (Influence of defoliation of plantations by the pine beauty on their condition), *Voprosy zashchity lesa*, 1984, No. 156, pp. 55–61.

Mamaev N.A., Bui D.D., Selikhovkin A.V., Vtoraya vspyshka razmnozheniya topolevoi moli-pestryanki Phyllonorycter populifoliella v Sankt-Peterburge (Second outbreak of poplar moth Phyllonorycter populifoliella in St. Petersburg), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2020, No. 233, pp. 81–94.

Materialy rabochego soveshchaniya regional'noi lesokhozyaistvennoi i lesopromyshlennoi rabochikh grupp

7 dekabrya 1989 g. (Proceedings of the workshop of the regional forestry and timber industry working groups December 7, 1989). Not published.

Nilssen A.C, Tenow O., Bylund H., Waves and synchrony in *Epirrita autumnata, Operophtera brumata* outbreaks. II. Sunspot activity cannot explain cyclic outbreaks, *J. Animal Ecology*, 2007, Vol. 76, No. 2, pp. 269–275.

O prevrashcheniyakh bol'shogo sosnovogo shelkopryada (On the transformations of the large pine silkworm), *Lesnoi zhurnal*, 1937, Part 3, Book 1, pp. 61–75.

O vrede, prichinyaemom lesnymi nasekomymi (On the harm caused by forest insects), *Lesnoi zhurnal*, 1933, Part 2, Book 1, pp. 96–134.

Obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya lesov Arkhangel'skoi oblasti za 2020 god (Review of the sanitary and forest pathological state of the forests of the Arkhangelsk region for 2020), Arkhangelsk: Tsentr zashchity lesa Arkhangel'skoi oblasti, filial FGU "Roslesozashchita", 2021a, 89 p.

Obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya lesov Respubliki Karelii za 2020 god (Review of the sanitary and forest pathological state of the forests of the Republic of Karelia for 2020), Petrozavodsk: Tsentr zashchity lesa Leningradskoi oblasti, filial FGU "Roslesozashchita", 2021б, 82 p.

Obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya lesov Respubliki Komi za 2020 god (Review of the sanitary and forest pathological state of the forests of the Komi Republic for 2020), Syktyvkar: Tsentr zashchity lesa Respubliki Komi, filial FGU "Roslesozashchita", 2021в, 95 p.

Obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya zemel' lesnogo fonda za 2007 god (Review of the sanitary and forest pathological state of the forest fund lands for 2007), No. 40/41, November 3–9–30, 2008, Pushkino: Rossiiskii tsentr zashchity lesa, 2008a, 16 p.

Obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya zemel' lesnogo fonda za 2007 god (Review of the sanitary and forest pathological state of the forest fund lands for 2007), No. 46/47, November 24–30, 2008, Pushkino: Rossiiskii tsent zashchity lesa, 2008б, 16 p.

Obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya zemel' lesnogo fonda za 2007 god (Review of the sanitary and forest pathological state of the forest fund lands for 2007), No. 48/49, December 1–7, 2008, Pushkino: Rossiiskii tsent zashchity lesa, 2008в, 16 p.

Obzor sanitarnogo sostoyaniya lesov na territorii Leningradskoi oblasti v 2010 godu i prognozirovanie lesopatologicheskoi situatsii na 2011 god (Review of the sanitary state of forests in the Leningrad region in 2010 and forecasting the forest pathological situation for 2011), St. Petersburg: TsZL LO, Moscow: Rosagroservis, 2011б, 45 p.

Obzor sanitarnogo sostoyaniya lesov na territorii Respubliki Karelii v 2010 godu i prognozirovanie lesopatologicheskoi situatsii na 2011 god (Review of the sanitary state of forests on the territory of the Republic of Karelia in 2010 and forecasting the forest pathological situation for 2011), Petrozavodsk: TsZL LO, Moscow: Rosagroservis, 2011a, 22 p.

Obzor sanitarnogo sostoyaniya lesov Rossii za 1993 god (Review of the sanitary state of forests in Russia for 1993), Moscow: Rosagroservis, 1994, 126 p.

Ogibin B.N., Razmnozhenie elovogo pilil'shchika v Arkhangel'skoi oblasti (Reproduction of the spruce sawfly in the Arkhangelsk region), In: *Materialy godichnoi sessii po itogam nauchno-issledovatel'skikh rabot za 1981 g.* (Materials of the annual session based on the results of research work for 1981), Arkhangelsk: Arkhangel'skii institut lesa i lesokhimii, 1988, pp. 76–78.

Öhrn P., The spruce bark beetle *Ips typographus* in a changing climate – effects of weather conditions on the biology of *Ips typographus*, *Introductory Research Essay*, 2012, No. 18, Dept. of Ecology, SLU, Uppsala, 27 p.

Otchet Komiteta po lesnomu khozyaistvu Murmanskoi oblasti (Report of the Forestry Committee of the Murmansk region), 1998. Not published.

Otchet o NIR, Izuchenie lesopatologicheskogo sostoyaniya drevostoev severo-zapadnoi zony SSSR s tsel'yu prognozirovaniya vspyshek massovogo razmnozheniya vrednykh nasekomykh (Study of the forest pathological state of forest stands in the northwestern zone of the USSR in order to predict outbreaks of mass reproduction of harmful insects), Leningrad: Lesotekhnicheskaya akademiya, 1990, 89 p.

Pokrovskaya L.V., Listvennichnaya gallovaya listovertka – vreditel' sazhentsev listvennitsy na vyrubkakh evropeiskogo severa (Larch gall leafworm – a pest of larch seedlings in the clearings of the European north), *Trudy Arkhangel'skogo lesnogo instituta*, 1971, No. 29, pp. 77–82.

Rezul'taty lesopatologicheskogo monitoringa v Rossiiskoi federatsii za 1966–1998 gg. (Results of forest pathological monitoring in the Russian Federation for 1966–1998), Federal'naya sluzhba lesnogo khozyaistva Rossii, Komitet lesnogo khozyaistva Leningradskoi oblasti. 2002. Not published.

Rimskii-Korsakov M.N., Gusev V.I., *Lesnaya entomologiya* (Forest entomology), Moscow–Leningrad: Goslesbumizdat, 1949, 508 p.

Rozenberg Ph., Pâques L., Huard F., Roques A., Direct and Indirect Analysis of the Elevational Shift of Larch Budmoth Outbreaks Along an Elevation Gradient, *Front. For. Glob. Change*, 14 July 2020.
doi.org/10.3389/ffgc.2020.00086

Rozhkov A.S., *Massovoe razmnozhenie sibirskogo shelkopryada i metody bor'by s nim* (Siberian moths outbreaks and the control measures), Moscow: Nauka, 1965, 180 p.

Selikhovkin A.V., Baryshnikova S.V., Denisova N.V., Timofeeva Y.A., Vidovoi sostav i dinamika plotnosti popu-lyatsii dominiruyushchikh cheshuekrylykh-dendrofagov v Sankt-Peterburge i ego okrestnostyakh (Species composition and population dynamics of dominant dendrophagous moths (Lepidoptera) in St. Petersburg and its environs), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2018, Vol. 97, No. 4, pp. 617–639.

Selikhovkin A.V., Baryshnikova S.V., Mamaev N.A., Martirova M.B., Vspyshki massovogo razmnozheniya vreditelei lesa na severo-zapade Rossii: prichiny, znachenie, prognoz (Outbreaks of mass reproduction of forest pests in the north-west of Russia: causes, significance, forecast), *XVI Congress of the Russian Entomological Society*, Moscow, Report Proc., August 22–26, 2022, Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2022a, p. 5.

Selikhovkin A.V., Mamaev N.A., Martirova M.B., Merkur'ev A.S., Popovichev B.G., Novaya vspyshka massovogo razmnozheniya koroeda-tipografa v Leningradskoi oblasti i ee osobennosti (A new outbreak of the European spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Curculionidae), in Leningrad province), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2022b, Vol. 101, No. 2, pp. 239–251.

Selikhovkin A.V., Mandel'shtam M.Yu., Popovichev B.G., Alekseev A.S., Rol' vreditelei v izmenenii sostoyaniya lesov na severo-zapade evropeiskoi chasti Rossii (The role of pests in changing the state of forests in the north-west of the European part of Russia), *Lesovedenie*, 2022c. (In print)

Selikhovkin A.V., Mogut li vspyshki massovogo razmnozheniya nasekomykh-dendrofagov okazat' sushchestvennoe vliyanie na sostoyanie biosfery? (Can outbreaks of dendrophagous insects make a considerable impact on the biosphere?), *Biosfera*, 2009, Vol. 1, No. 1, pp. 72–81.

Selishchenskaya A.A., Nasekomye, vredyashchie bystrorastushchim porodam (ivam i topolyam) v parke Lesotekhnicheskoi akademii (Insects that harm fast-growing species (willows and poplars) in the park of the Forestry Academy), *Trudy Lesotekhnicheskoi akademii im. S.M. Kirova*, 1938, No. 51, pp. 35–69.

Semenov-Tyan-Shanskii O.I., Posledstviya vspyshki massovogo razmnozheniya larentsii osennei Epirrita autumnata v lesakh Murmanskoi oblasti (Consequences of an outbreak of mass reproduction of the autumn larentia Epirrita autumnata in the forests of the Murmansk region), *Priroda i ekonomika severa* (Nature and Economics of the North), Proc. of Second Sci. Conf. of Geogr. Society of USSR, 1969, Vol. 2, Part 1, pp. 171–173.

Shiperovich V.Ya., K biologii pilil'shchika, vredyashchego sosne, i vopros bor'by s nim (On the biology of the sawfly that harms the pine, and the question of combating it), Offprint. Library of Saint-Petersburg State Forestry University, V-25464, 1927 (?). 6 p.

Shiperovich V.Ya., Massovye povrezhdeniya sosnovykh kul'tur pilil'shchikom i vozmozhnye mery bor'by (Massive damage to pine crops by sawflies and possible control measures), *Lesovod*, 1925, No. 4, pp. 31–34.

Sinev S.Yu., Baryshnikova S.V., Gracillariidae, In: *Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii* (Catalogue of the lepidoptera of Russia), St. Petersburg: Zoologicheskii institut RAN, 2019, p. 36.

Tal'man P.N., Yatsenkovskii A.V., *Vrednye nasekomye elovykh i elovo-listvennykh lesov i mery bor'by s nimi* (Insect pests of spruce and spruce-deciduous forests and measures to combat them), Leningrad: Goslestekhizdat, 1938, 103 p.

Tenow O., Discovery of continental-scale travelling waves and lagged synchrony in geometrid moth outbreaks prompt a re-evaluation of mountain birch/geometrid studies [version 2; peer review: 2 approved], *F1000Research* 2013, 2:128.
https://doi.org/10.12688/f1000research.2-128.v2

Varli D.K., Graduell D.R., Khassel M.P., *Ekologiya populyatsii nasekomykh* (The insect population ecology), Moscow: Kolos, 1978, 222 p.

Vlasova E.G., Evdoshuk V.L., Aspednikova T.V., *Otchet o rabote Arkhangel'skoi stantsii zashchity lesa v 1981–1988 gg.* (Report on the work of the Arkhangelsk Forest Protection Station in 1981–1988), Arkhangelsk, 1988. Not published.

Vlasova E.G., *Obzor sanitarnogo sostoyaniya lesov Arkhangel'skoi oblasti za 1981–1988 gg.* (Review of the sanitary state of forests in the Arkhangelsk region for 1981–1988), Arkhangelsk, 1989. Not published.

Vlasova E.G., *Tsentr zashchity lesa Arkhangel'skoi oblasti. Chastnaya informatsiya* (Forest protection center of the Arkhangelsk region, Private information), 1997. Not published.

Volkova I.P., Ryzhii sosnovyi pilil'shchik i povrezhdeniya lesov evropeiskogo severa (Red pine sawfly and damage to the forests of the European north), "*250 let akademii nauk Karelii*" (250 years of the Academy of Sciences of Karelia), Petrozavodsk, Proc. of. Sci. Conf., pp. 8–10.

Yatsentkovskii A.V., Vrednye nasekomye Tikhvinskogo uchebno-opytnogo lespromkhoza (Harmful insects of the Tikhvin educational and experimental forestry enterprise), *Zapiski lesnoi opytnoi stantsii Tikhvinskogo uchebno-opytnogo lespromkhoza*, Vol. 2, Part 1, 1931. 117 p.

Yurkina E.V., Androsov G.K., Khvoelistogryzushchie nasekomye v taezhnykh lesakh evropeiskogo severa (Needle-eating insects in the taiga forests of the European north), *Uspekhi entomologii v SSSR: lesnaya entomologiya* (Advances in entomology in the USSR: forest entomology), Leningrad, Proc. of the X Congress of the All-Union Entomological Society, Leningrad: ZIN, pp. 31–32.

Yurkina E.V., Pestov S.V., *Raznoobrazie i kharakteristika nasekomykh v usloviyakh krupnykh gorodov severnykh territorii Rossii (na primere g. Syktyvkara)* (Variety and characteristics of insects in large cities in the northern territories of Russia (by the example of Syktyvkar)), Syktyvkar: SLI, 2015, 192 p.

Yurkina E.V., Sosnovaya pobegovaya ognevka v Komi ASSR (Pine shoot moth in the Komi ASSR), *Lesnoe khozyaistvo*, 1986б, No. 11, pp. 52–54.

Yurkina E.V., *Vrednye nasekomye lesosemennykh privivochnykh plantatsii sosny v tsentral'noi chasti Komi ASSR, Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Harmful insects of forest seed grafting plantations of pine in the central part of the Komi ASSR, Extended Abstract of Biol. Sci. Thesis), Leningrad, 1986a, 18 p.

Zelenova M.V., *Dotsent kafedry Zoologii bespozvonochnykh Pomorskogo gos. universitet*, (Associate Professor of the Department of Zoology of Invertebrates of the Pomeranian State University), Arkhangelsk, 1998. Private information. Not published.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 116–131

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*453+595.768.24+582.475(571.16)*

ВСПЫШКА МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И ОЦЕНКА РИСКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОЮЗНОГО КОРОЕДА В КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ[1]

© 2023 г. С. А. Кривец[a], *, И. А. Керчев[a], Э. М. Бисирова[a, b], Е. С. Волкова[a], М. А. Мельник[a], Н. А. Смирнов[a], Е. Н. Пац[a]

[a] *Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, пр-кт Академический, д. 10/3, Томск, 634055 Россия*

[b] *Томский филиал Всероссийского центра карантина растений, пр-кт Фрунзе, д. 109А, Томск, 634069 Россия*

**E-mail: krivec_sa@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.08.2022 г.
После доработки 07.09.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Приведены результаты исследований впервые наблюдаемой в Сибири вспышки массового размножения нового инвазивного вредителя кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) – союзного короеда (*Ips amitinus* (Eichh.)). Исследования проведены в юго-восточной части Западной Сибири, на территории Томской области, в поврежденных чужеродным короедом припоселковых кедровниках. Показано, что возникновение вспышки спровоцировано благоприятными погодными условиями последних десятилетий и обилием в экосистемах–реципиентах инвазии деревьев, ослабленных по разным причинам, среди которых важное значения имела вспышка численности сибирского шелкопряда в 2016–2018 гг. Выявлены особенности популяционной динамики союзного короеда в новых местообитаниях по сравнению с первичным ареалом в Европе: повышение уровня численности популяций, сужение трофической специализации вплоть до региональной монофагии, снижение роли межвидовой конкуренции за счет вытеснения инвайдером местных видов стволовых дендрофагов, одновременное существование очагов размножения в разных фазах развития и связь их характеристик с породным составом насаждений и факторами ослабления. Предложена и реализована на уровне лесничеств оригинальная методика оценки риска распространения вспышки размножения союзного короеда на территории Томской области при воздействии комплекса факторов, способствующих повышению его численности.

Ключевые слова: союзный короед, инвазия, Западная Сибирь, вспышка массового размножения, риск распространения.

DOI: 10.31857/S0024114823020031, **EDN:** AKFNMY

Союзный короед *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – представитель фауны центрально-европейских горных хвойных лесов, к настоящему времени широко распространившийся во многих странах Европы (Jeger et al., 2017). В первичном ареале этот вид не имеет экономического значения, в качестве очага его массового размножения до недавнего времени указаны лишь 25 га насаждений кедра европейского (*Pinus cembra* L.) в альпийском регионе Словении (Jurc, Bojović, 2006).

В России союзный короед является обычным невредящим видом в северо-западных регионах европейской части, куда он проник в результате расширения естественного ареала во второй половине XX–начале XXI вв. (Мандельштам, Селиховкин, 2020).

В азиатской части России союзный короед впервые идентифицирован в 2019 г. как вид-инвайдер и инициатор массовой гибели деревьев кедра сибирского на юго-востоке Западной Сибири (Керчев и др., 2019). Появление вида на территории, удаленной почти на 4 тыс. км от его местонахождений в европейской части страны, объясняют антропогенным заносом с древесными материалами (Musolin et al., 2022).

Массовое размножение союзного короеда в Западной Сибири является частным явлением в рамках общей проблемы, возникающей при случайном заносе насекомых в новую для них экологическую обстановку. Чужеродные виды насеко-

[1] Работа выполнена в рамках госбюджетной темы № 121031300226-5 “Динамические и эволюционные процессы в природных экосистемах Сибири: индикаторы, мониторинг, прогноз” при частичной поддержке РФФИ (грант № 20-04-00587).

мых-дендрофагов, особенно ведущие скрытый образ жизни, такие как короеды, на начальном этапе адаптации к местным экосистемам, как правило, не проявляют себя из-за низкой численности. Однако если новая среда оказывается благоприятной, что может быть связано с недостаточной эффективностью механизмов защиты у новых растений-хозяев, отсутствием естественных врагов, подходящими условиями местообитаний, характером лесонасаждений и факторами нарушения их устойчивости, динамика популяций инвайдеров приобретает взрывной характер; они начинают наносить хозяйственный ущерб и быстро распространяются из очагов возникновения вспышки (Берриман, 1990). Это произошло и с союзным короедом в Сибири.

В настоящее время зона очагов массового размножения инвайдера охватывает северную часть Кемеровской области, прилегающую к Транссибирской магистрали – предположительно коридору для проникновения чужеродного вида в Сибирь, – и сопредельную территорию юга Томской области (Керчев и др., 2021). Общая площадь очагов нового вредителя в ценных кедровых лесах этих регионов составляет 3075.7 га (https://tomsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/opasnyy-vreditel-kedrovikh-lesov-sibiri).

Как известно, успешность лесозащитных мероприятий во многом определяется своевременным обнаружением очагов массового размножения вредителей и эффективным прогнозированием роста их численности (Исаев и др., 1984).

Цель настоящего сообщения – проанализировать особенности вспышки размножения нового инвазивного вида, факторов, способствующих ее возникновению и поддержанию, и на этой основе оценить риск распространения союзного короеда и расширения зоны его очагов на территории Томской области.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в Томской области, входящей в состав Сибирского федерального округа России и расположенной в среднем течении р. Оби в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Площадь области составляет 316.9 тыс. км^2, протяженность с юга на север 600 км (56°–61° с.ш.), с запада на восток 780 км (075°–089° в.д.).

Важнейшее значение для прогнозирования распространения инвайдера и возникновения очагов его массового размножения имеют климатические и лесорастительные особенности района исследований.

Томская область отличается исключительно равнинным рельефом, высокой заболоченностью и умеренно-континентальным климатом, который определяется положением региона в средних широтах, в центре Евразийского континента, что вместе с равнинной поверхностью и ее открытостью с севера и юга способствует большой изменчивости погоды и яркой выраженности сезонных климатических различий (Евсеева, 2001).

Территория Томской области полностью располагается в таежной зоне и включает два лесных района – Западно-Сибирский среднетаежный равнинный и Западно-Сибирский южнотаежный равнинный (Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 18.08.2014 № 367 “Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации”).

Леса занимают свыше 60% территории области. Среди хвойных пород второе место по площади и запасам древесины после сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) принадлежит кедру сибирскому (сосне сибирской кедровой). Кедровые леса в Томской области произрастают на 19.2% покрытой лесом площади и почти на третьей части общей площади хвойных насаждений, что значительно превышает показатели участия кедра в составе лесного фонда других административных территорий Западной Сибири и является одним из самых высоких в России. В темнохвойных сообществах, по большей части полидоминантных, кедр выступает в качестве лесообразователя совместно с пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), реже образует чистые кедровники (Лесной план ..., 2019).

Лесной фонд в пределах Томской области разделен на 21 лесничество, в каждом из которых в породном составе представлен кедр сибирский (табл. 1). Основные массивы кедровых лесов сосредоточены на севере области, в среднетаежном лесном районе. По возрасту преобладают средневозрастные и приспевающие насаждения.

Информационно-аналитической базой для настоящего сообщения послужили результаты исследований наблюдаемой вспышки размножения союзного короеда, проведенных авторами в 2019–2022 гг.

Наряду с собственными научными данными использованы материалы из открытых источников информации, касающиеся инвазии союзного короеда: космоснимки поврежденных лесов, сведения, полученные из официальных сайтов лесных и лесозащитных организаций, средств массовой информации, от местного населения.

Для характеристики лесного фонда и происходящих в нем патологических изменений проанализированы данные Лесного плана Томской области (2019), департамента лесного хозяйства Томской области в рамках Государственного лес-

Таблица 1. Площадь кедровых насаждений и их распределение по группам возраста в лесничествах Томской области (по данным Государственного лесного реестра, 2021 г.)

Муниципальный район	Лесничество	Площадь, занятая кедром, га	Распределение кедровых насаждений по группам возраста, %			
			молодняки	средневозрастные	приспевающие	спелые и перестойные
Западно-Сибирский среднетаежный равнинный лесной район						
Александровский	Александровское	402253	8.2	53.3	29.3	9.2
Верхнекетский	Верхнекетское	697510	5.8	20.6	45.9	27.7
Каргасокский	Каргасокское	946251	4.4	39.1	45.6	10.9
	Васюганское	332963	2.7	47.8	39.6	9.9
Колпашевский	Колпашевское	151844	12.0	50.5	30.4	7.1
Парабельский	Парабельское	171123	7.4	51.8	37.0	3.8
	Кедровское	191956	11.5	61.7	19.9	6.9
Западно-Сибирский южнотаежный равнинный лесной район						
Асиновский	Асиновское	63067	31.2	39.4	21.7	7.7
Бакчарский	Бакчарское	180415	4.4	35.7	43.6	16.3
Зырянский	Зырянское	14763	6.6	66.3	26.2	0.9
Кожевниковский	Кожевниковское	3245	18.2	43.3	27.2	11.3
Кривошеинский	Кривошеинское	20224	16.3	51.1	28.0	4.6
Молчановский	Молчановское	45379	6.1	41.8	41.0	11.1
Первомайский	Первомайское	110861	21.3	36.1	28.6	14.0
	Улу-Юльское	165077	17.7	33.4	36.9	12.0
Тегульдетский	Тегульдетское	79739	35.0	41.4	21.8	1.8
Томский	Корниловское	19501	29.8	39.9	23.0	7.3
	Тимирязевское	18564	7.2	27.0	40.1	25.7
	Томское	2539	9.2	90.2	0.5	0.1
Чаинский	Чаинское	53848	4.2	11.5	39.6	44.7
Шегарский	Шегарское	9770	11.5	60.7	22.3	5.5
Итого по области		3680892	8.2	39.6	38.5	13.7

ного реестра на 01.01.2021 г., Томского филиала ФБУ "Российский центр защиты леса".

Для выявления особенностей погодно-климатических условий на предмет их благоприятности для развития и размножения союзного короеда проанализированы среднесуточные температуры воздуха весенне-летних сезонов за период с 2015 по 2021 гг. В работе использовались метеоданные базы National Centers for Enviromental Information NOAA`s по 11 метеостанциям Томской области.

Экспедиционными исследованиями для выяснения распространения союзного короеда на территории области были охвачены кедровые насаждения в Томском, Тимирязевском, Кожевниковском, Первомайском, Шегарском, Кривошеинском и Верхнекетском лесничествах.

В ходе наземных обследований насаждений присутствие инвайдера устанавливали по комплексу признаков: характерному для союзного короеда повреждению деревьев кедра по типу вершинного усыхания, наличию буровой муки в подкроновой зоне деревьев и поселений короеда на буреломных, ветровальных деревьях, снеголомных и ветроломных ветках. При этом главным показателем являлось обнаружение под корой жуков с характерными для союзного короеда морфологическими признаками (Ижевский и др., 2005; Керчев и др., 2019).

Пространственно-временные характеристики вспышки изучали на 9 постоянных пробных площадях, заложенных в припоселковых кедровниках Богашевского участкового лесничества Томского лесничества с использованием традиционных методов лесоводственных исследований (Чмыр и др., 2001). На пробных площадях (ПП) в ходе измерительной таксации проводили сплошной (подеревный) перечет, а также периодическую оценку жизненного состояния каждого дерева по 6-балльной шкале категорий состояния (Алексеев, 1989) с учетом особенностей кедра сибирского (Кривец и др., 2008) и его повреждения союзным короедом (Бисирова, Керчев, 2020). В качестве интегрального показателя состояния древостоя использовали средневзвешенную категорию состояния деревьев, принятую для лесопатологических обследований.

Количественные показатели популяций союзного короеда определяли на обнаруженном в насаждениях свежем буреломе и лежащем на земле "ветколоме". С деревьев и веток брались отрезки (палетки) длиной 30–50 см с последующим детальным анализом подкорного населения. По результатам анализа большого числа палеток на основе общепринятых методов лесопатологических исследований (Мозолевская и др., 1984) рассчитывали плотность поселения и другие популяционные параметры союзного короеда.

Экспертным методом, который заключается в сборе, обработке, анализе мнений и оценок нескольких экспертов (Орлов, 2002; Методические рекомендации ..., 2014), определены и проранжированы факторы, способствующие распространению инвайдера по территории области и росту численности его популяций. В качестве экспертов выступили авторы данной статьи, имеющие значительный опыт в лесных исследованиях, в том числе инвазий дендрофагов (Технология мониторинга ..., 2018). Для пространственной оценки риска вспышек массового размножения союзного короеда в лесничествах Томской области использовали средства ГИС-технологий на базе многофункционального программного обеспечения ARCGis.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности массового размножения союзного короеда на территории инвазии

Вспышка массового размножения союзного короеда, установленная с запозданием, одновременно с "открытием" этого нового чужеродного вида в южнотаежных лесах Кемеровской и Томской областей в 2019 г., проявилась сразу в существовании многочисленных очагов вредителя, вызвавшего к этому времени групповое, куртинное или даже сплошное усыхание деревьев кедра сибирского. Текущий отпад в поврежденных инвайдером насаждениях значительно превышал его размер в существующих в кедровых насаждениях хронических очагах местных видов стволовых вредителей и характеризовал вторую фазу развития очагов союзного короеда – собственно массового размножения.

Начальное развитие вспышки союзного короеда (фаза нарастания численности) происходило в местах первичной локализации инвайдера в кедровых насаждениях на севере Кемеровской области. Так, первые признаки необычного для кедра вершинного усыхания обнаружены на космоснимках 2012–2013 гг. в Яшкинском районе вблизи Транссиба и на границе Кемеровской и Томской области. Заметное усыхание деревьев в кедровых насаждениях в те же годы отмечали местные жители при заготовке ореха. По-видимому, эти годы и следует считать точкой отсчета для датировки начала массового размножения инвайдера в Кемеровской области и его проникновения в сопредельные леса Томской области в результате естественной миграции из уже существующих очагов (Кривец, Керчев, 2022).

В обоих регионах инвазии экосистемами-реципиентами союзного короеда явились припоселковые кедровники – своеобразные окультуренные лесные насаждения, созданные вблизи населенных пунктов несколькими поколениями сибиряков на месте темнохвойной тайги вырубкой сопутствующих кедру пород. Они являются особо ценными лесами, выполняют функции орехово-промысловых зон, территорий традиционного природопользования местного населения недревесными пищевыми ресурсами, генетических резерватов кедра сибирского. В Томской области многие припоселковые кедровники выделены в природоохранную категорию памятников природы регионального значения.

Современные южнотаежные припоселковые кедровники в Томской области представляют собой островные лесные массивы разной площади (от 70 до 1212 га) в окружении земель сельскохозяйственного назначения и являются сложными лесопатологическими объектами, ослабленными комплексом неблагоприятных факторов. В их числе механические повреждения стволов вследствие многолетнего стихийного орехопромысла и скотопрогона, хронические очаги агрессивных грибных патогенов и местных видов стволовых насекомых, периодические вспышки массового размножения хвоегрызущих вредителей, а также участившиеся в последние годы в связи с изменением климата экстремальные погодные явления (засухи, сильные снегопады, ураганные ветры).

Неоднократное вынужденное проведение выборочных санитарных рубок на поврежденных участках леса привело к снижению полноты и гу-

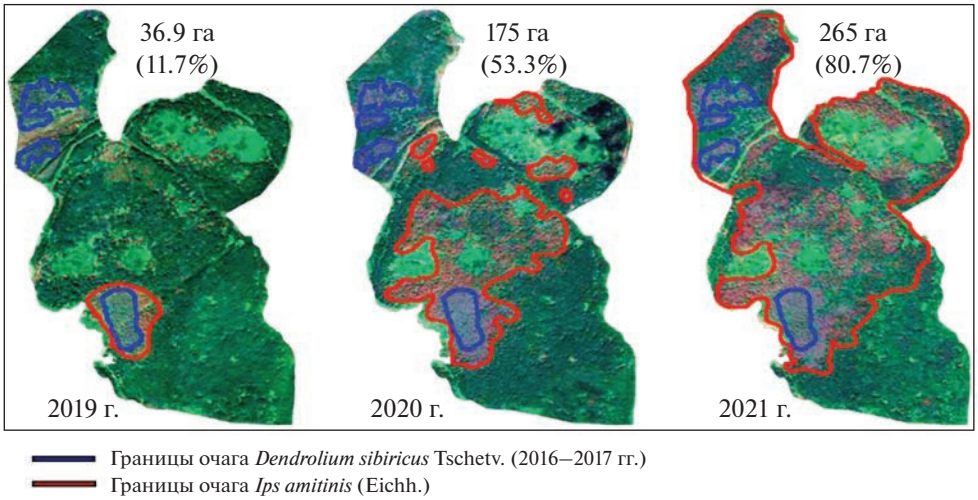

Рис. 1. Динамика площади очага союзного короеда в Лучановском кедровнике на космоснимке Google Earth.

стоты древостоев в припоселковых урочищах, их фрагментации, изменению микроклимата в сторону повышения температуры и в конечном счете к нарушению биологической устойчивости насаждений. Все это в сочетании с однопородностью насаждений создало для инвайдера идеальные условия для успешного вселения и стремительного нарастания численности. При этом не только заселяются и гибнут ослабленные в силу разных причин деревья, но происходит ослабление внешне здоровых деревьев при массовом нападении короеда, и возникает риск дальнейшего его расселения в неповрежденные естественные темнохвойные леса с участием кедра сибирского.

В Томской области первый и наиболее интенсивный очаг союзного короеда возник в Лучановском припоселковом кедровнике после вспышки в 2016–2017 гг. массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.). Усиление деятельности стволовых вредителей в этом кедровнике было зафиксировано в актах лесопатологических обследований Томского лесничества в 2018 г. на общей площади 191 га. В том числе на 36.9 га были выявлены сильная степень заселения короедами (от 51 до 100% деревьев) и высокие значения текущего отпада (от 15.2 до 36% усыхающих деревьев в разных лесопатологических выделах). В 2019 г. в связи с видовой идентификацией вредителя основной причиной наблюдаемого усыхания кедра официально был признан союзный короед. С 2019 до 2021 гг. площадь этого изначально дефолиационного очага увеличилась в 7 раз за счет расселения короеда и при отсутствии лесозащитных мер (рис. 1).

В 2019 г. заселение союзным короедом деревьев наблюдалось и в других припоселковых кедровниках Томского района при отсутствии очагов шелкопряда. С одной стороны, это может свидетельствовать о нарастании численности ранее сформировавшихся здесь локальных популяций союзного короеда вследствие благоприятных для короеда погодных условий (теплая зима и сухое лето 2012, 2015–2017 гг.). С другой стороны, большое значение в росте численности инвайдера могла иметь миграция короедов из Лучановского кедровника как “донорского” местообитания, находящегося на расстоянии 3–10 км от этих насаждений.

В 2019 г. очаг союзного короеда был выявлен также в поврежденных сибирским шелкопрядом насаждениях Базойского кедровника в Кожевниковском районе на крайнем юге Томской области.

По данным Томского филиала ФГУ “Российский центр защиты леса”, к концу 2020 г. общая площадь очагов размножения союзного короеда в южной части региона составила 1207.5 га. К концу 2021 г. она увеличилась до 1491.7 га, в том числе в Томском лесничестве – 1196.3 га, в Кожевниковском лесничестве – 253.6 га и в Тимирязевском лесничестве – 41.8 га (https://tomsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/opasnyy-vreditel-kedrovikh-lesov-sibiri).

Очаги союзного короеда в припоселковых кедровниках Западной Сибири являются локальными, т.е. образуются на относительно небольших площадях и развиваются чаще всего независимо друг от друга, и эпизодическими, развивающимися по типу вспышки массового размножения, с вероятной продолжительностью существования 3–4 года.

В припоселковых кедровниках на юге Томской области очаги союзного короеда приурочены к разнотравным и широкотравным, реже мшистым насаждениям с участием кедра в составе древостоев 3–10 единиц, возрастом от 75 до 200 лет, преимущественно одновозрастным, полнотой 0.3–1.0,

Таблица 2. Таксационные показатели древостоев кедра сибирского на ПП в припоселковых кедровниках Томского лесничества до вспышки массового размножения союзного короеда (по авторским данным)

Кедровник, № пробной площади	Состав древостоя	Кол-во, шт./га	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Класс бонитета	Полнота
Аксеновский, ПП 2-06	10К	167	160	58.4	27.3	I	0.8
Аркашевский, ПП 12-21	5К4П1Е ед. ЛЦ	72	135	53.7	27.9	I	0.7
Белоусовский, ПП 1-06	10К	162	153	47.9	24.3	II	0.6
Белоусовский, ПП 8-10	5К1Е4Б ед. С	117	109	41.4	22.7	II	0.8
Богашевский, ПП 10-21	10К	278	157	49.3	25.0	II	1.1
Лучановский, ПП 09-20	10К	141	150	58.1	22.6	III	0.8
Петуховский, ПП 14-21	5К5Е ед. П	152	190	31.9	22.8	III	0.7
Плотниковский, ПП 13-21	8К1П1Е	128	131	53.7	26.9	I	0.8
Протопоповский, ПП 11-21	10К ед. Е	228	170	49.5	23.9	III	1.0

Примечание. Породы: К – кедр сибирский, П – пихта сибирская, Е – ель сибирская, С – сосна обыкновенная, ЛЦ – лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), Б – береза повислая (*Betula pendula* Roth).

I–III классов бонитета, часто с примесью сосны, ели, пихты, березы и осины.

Насаждения на ПП относятся к разнотравной группе типов леса, с кедром IV класса возраста, разным его преобладанием в породном составе и высокими значениями морфометрических показателей деревьев (табл. 2).

Кедровые древостои на пробных площадях пострадали от инвайдера в разной степени. В 2021 г. общее количество деревьев со следами его деятельности (усыхающих, свежего и старого сухостоя) варьировало в локальных очагах от 6.3 до 95.7%, а доля текущего отпада (суммарно деревья 4 и 5(а) категорий) – от 2 до 52.6% (табл. 3).

Жизненное состояние кедра в очагах союзного короеда обусловлено породным составом древостоя (чем выше доля кедра в его составе, тем сильнее проявляются признаки деградации), действием факторов нарушения, предшествующих вспышке размножения инвайдера, длительностью существования очага и фазой его развития.

На большей части Лучановского кедровника, где размножение союзного короеда было вызвано вспышкой сибирского шелкопряда, древостои погибли (рис. 2). Здесь на пробной площади, заложенной в чистом кедровом насаждении, в 2021 г. был выявлен самый высокий как общий, так и текущий отпад, который в большей степени был представлен свежим сухостоем. Очаг союзного короеда на территории кедровника затухает, из него происходит массовая миграция жуков в соседние участки относительно здоровых древостоев.

Чистые кедровые древостои в действующих очагах союзного короеда на ПП 1-06 в Белоусовском кедровнике и в Протопоповском кедровнике отнесены к отмирающим (средневзвешенная категория состояния – 3.7–3.8). В Протопоповском кедровнике более половины деревьев в 2021 г. составлял текущий отпад, в котором преобладали отмирающие деревья, все они были заселены союзным короедом. С начала 1990-х гг. в этом кедровнике существовали хронические очаги шестизубчатого короеда (*Ips sexdentatus* (Boern.)), для ликвидации которых проводились многократные выборочные санитарные рубки. В Белоусовском кедровнике очаг этого вида действовал в 2014–2015 гг., и также были проведены выборочные рубки. В настоящее время по краю вырубки деревья активно заселяются союзным короедом.

Действующие очаги союзного короеда выявлены в Аксеновском и Плотниковском кедровниках. Все усыхающие деревья на ПП отработаны

Рис. 2. Погибший древостой в Лучановском припоселковом кедровнике.

союзным короедом. Значение средневзвешенной категории состояния характеризует эти древостои как сильно ослабленные, среди жизнеспособных суммарно преобладают деревья 2–3 категорий состояния, что повышает риск заселения их инвайдером в короткие сроки и увеличения площади очагов.

В Богашевском кедровнике на ПП 10-21 в чистом по составу древостое выявлены начальные признаки ослабления (фаза нарастания числен-

Таблица 3. Показатели состояния кедровых древостоев на пробных площадях в 2021 г.

Кедровник, № пробной площади	Распределение деревьев по категориям состояния, % от запаса						Средневзвешенная категория состояния	Количество деревьев со следами деятельности союзного короеда, %
	1	2	3	4	5(а)	5(г)		
Аксеновский, ПП 2-06	15.6	24.2	29.9	22.2	0.0	8.1	2.9	25.0
Аркашевский, ПП 12-21	27.8	44.4	22.2	0.0	0.0	5.6	2.2	0.0
Белоусовский, ПП 1-06	32.1	10.3	4.0	8.4	4.2	41.1	3.7	24.7
Белоусовский, ПП 8-10	72.6	21.5	5.9	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0
Богашевский, ПП 10-21	45.7	41.2	8.0	2.0	0.0	3.1	1.8	6.3
Лучановский, ПП 09-20	0.0	0.0	0.7	15.1	23.0	61.2	5.5	95.7
Петуховский, ПП 14-21	64.7	32.2	1.6	0.0	0.0	1.5	1.4	0.0
Плотниковский, ПП 13-21	7.0	45.4	20.0	27.5	0.1	0.0	2.7	21.9
Протопоповский, ПП 11-21	13.4	2.2	17.4	43.0	9.6	14.4	3.8	51.3

Примечание. Категории состояния деревьев (в соответствии с Правилами санитарной безопасности в лесах, 2020): 1 – здоровые, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие, 5(а) – свежий сухостой; 5(г) – старый сухостой.

ности союзного короеда), с реальной перспективой ухудшения состояния, поскольку в примыкающих к ПП участках леса выявлен действующий очаг союзного короеда с диффузным и групповым усыханием кедра.

В смешанных древостоях на ПП в Белоусовском кедровнике (ПП 8-10), Аркашевском и Петуховском кедровниках не обнаружено усыхания по вершинному типу. В распределении деревьев по категориям состояния абсолютно преобладают жизнеспособные деревья, а количество отпада, представленного старым сухостоем, находится в рамках естественной нормы. В этих насаждениях очаги союзного короеда пока отсутствуют, но, видимо, ненадолго, поскольку в других участках этих кедровников союзный короед уже вызвал групповое (до 10 деревьев в группе) и куртинное усыхание деревьев (на площади до 1 га).

Таким образом, на территории одного лесничества, в пределах одного Богашевского урочища, к которому относятся все исследованные насаждения, и даже одного кедровника, древостои в данный период вспышки массового размножения союзного короеда находятся в разной фазе развития очагов инвайдера. Это, с одной стороны, обеспечивает широкие возможности для наблюдения за их динамикой, а с другой – усложняет тактику проведения лесозащитных мероприятий.

Оценка риска распространения вспышки массового размножения союзного короеда в Томской области

Для объективной оценки риска возникновения вспышек инвайдера прежде всего необходимо иметь представление об особенностях факторов динамики численности этого вида во вторичном ареале.

По типу динамики численности союзный короед, как и подавляющее большинство видов подсемейства Scolytinae, относится к продромальным скрытоживущим стволовым дендрофагам с узким фазовым портретом, что обусловлено тесной связью с деревом как средой обитания. Массовое размножение этих насекомых функционально связано с появлением благоприятных кормовых объектов, а в системе регуляции численности преобладают внутрипопуляционные механизмы и межвидовая конкуренция (Исаев и др., 1984).

Модифицирующее воздействие корма на численность союзного короеда в районах инвазии имеет свои особенности. В отличие от Европы, где этот вид является олигофагом на растениях семейства Pinaceae (Jeger et al., 2017), в темнохвойных лесах Западной Сибири инвайдеру свойственна региональная монофагия. Практически единственным кормовым растением для него является новый хозяин – кедр сибирский, у которого массово заселяются как живые, так и свежие буреломные, ветровальные деревья, ветроломные и снеголомные ветки. Отмирание деревьев происходит по вершинному типу: заселение короедом деревьев начинается с ветвей верхней части кроны и продолжается в вершинной трети ствола. Крупные размеры деревьев, многоветвистые и многовершинные кроны кедра обеспечивают обильную кормовую базу и достаточное быстрое увеличение численности короеда в насаждении.

Как модифицирующий фактор динамики популяций существенное воздействие на численность союзного короеда оказывают погодные условия местообитаний (температура, осадки, ветер). Прежде всего, они определяют возможность развития нескольких поколений союзного короеда за вегетационный сезон, а также его выживаемость и миграции, а при негативном влиянии на физиологическое состояние растений способствуют образованию доступного корма.

Воздействие на численность союзного короеда внутрипопуляционных механизмов выражается, в частности, в изменчивости параметров популяций на разных фазах развития очага. Наиболее важный популяционный показатель – плотность поселения родительского поколения – в фазе нарастания численности минимален (0.2 семьи/дм^2 поверхности луба). Для действующих очагов (фаза максимума) характерна избыточная плотность поселения; в среднем она составляет 6 семей/дм^2. В фазу кризиса в результате конкуренции и эмиграции жуков плотность поселения снижается до 2.7 семей/дм^2.

Существенно то, что на всех фазах развития очагов в западносибирских кедровниках плотность поселения союзного короеда на 1–2 порядка превышает аналогичный показатель в первичном ареале вида. Так, на ловчих деревьях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в низменных районах Чехии и Польши она составляет всего 0.04–0.08 семей/дм^2 (Holuša et al., 2012). Это указывает не только на усиление напряженности внутривидовой конкуренции в инвазивных популяциях короеда, но и на повышение уровня численности вида и бóльшую ее динамичность во вторичном ареале по сравнению с нативным.

Значение межвидовой конкуренции в системе регуляции численности союзного короеда на территории инвазии снижается, хотя бы в период вспышки размножения. В первичном ареале союзный короед обитает на деревьях совместно с достаточно большим числом видов стволовых насекомых, ограничивающих его численность (Witrylak, 2008). Консорции стволовых дендрофагов на кедре сибирском, заселенном инвайдером, значительно беднее, в большинстве случаев он вытесняет аборигенных конкурентов, отрабатывает дерево самостоятельно, и лишь на самых тонких

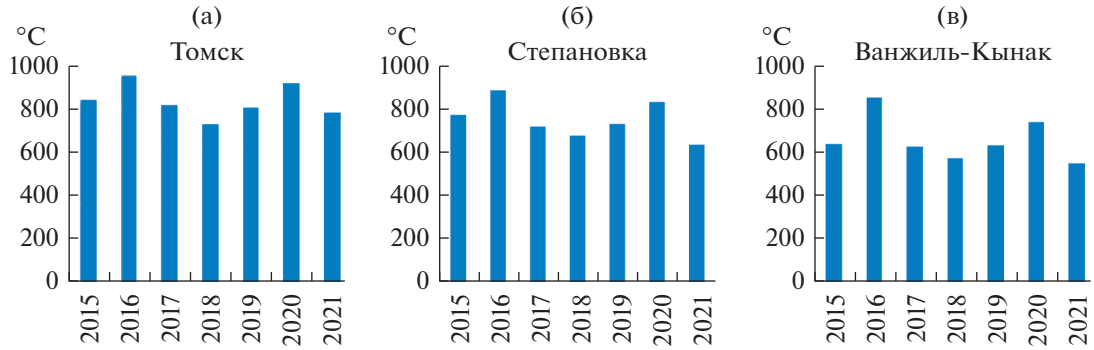

Рис. 3. Изменение годовой суммы эффективных температур >+10°C в 2015–2021 гг. в разных районах Томской области. Расположение метеостанций: (а) Томск – Томский р-он (подзона южной тайги), (б) Степановка – Верхнекетский р-он (подзона средней тайги), (в) Ванжиль-Кынак – Каргасокский р-он (подзона средней тайги).

ветках оставляет место для поселения мелких местных видов короедов. В этом союзный короед сходен с другим адвентивным дендрофагом, обосновавшимся в сибирских темнохвойных лесах, – уссурийским полиграфом (*Polygraphus proximus* Blandf.) (Керчев, Кривец, 2012).

Что касается естественных врагов союзного короеда в Западной Сибири, то к настоящему времени установлено 29 местных видов хищных и паразитических насекомых, переключившихся на питание инвайдером (Керчев и др., 2022). Исходя из общих представлений о слабом участии энтомофагов в регуляции численности стволовых вредителей из-за эффекта запаздывания (Исаев и др., 1984), их роль в снижении численности союзного короеда в период вспышки размножения, по-видимому, невелика.

Оценка риска массового размножения любого вредного вида насекомых, с учетом специфики динамики его численности, основана на анализе основных факторов среды, особенно тех переменных, которые связаны с условиями местообитания, лесонасаждения и действуют как факторы нарушения нормальной экологической обстановки. При этом широко используются различные графические и математические модели (Берриман, 1990; Исаев и др., 1984, 2015).

В рамках данного исследования оценка риска вспышек размножения союзного короеда как инвазивного вида была направлена на определение вероятности формирования его очагов в насаждениях и районах, где он в настоящее время отсутствует, и выполнена на уровне лесничеств Томской области. Концептуальной основой послужила разработанная авторами методика оценки рисков распространения уссурийского полиграфа, инвазивного вредителя пихты сибирской (Волкова и др., 2013).

Оценка риска вспышки базировалась на анализе комплекса наиболее значимых факторов (табл. 4), способствующих возникновению очагов союзного короеда в районах области, с учетом особенностей экологии данного вида (трофических связей, сезонного развития, миграционной активности).

Так, наличие действующих очагов размножения союзного короеда и близость незаселенных кедровых насаждений усиливает риск формирования вспышки в результате массовой миграции жуков, которые могут лететь на большие расстояния. Например, на территории Финляндии скорость распространения союзного короеда составляла 20 км в год (Koponen, 1980).

Такие факторы, как доля кедровых лесов в общей лесной площади лесничества, степень пожароопасности на его территории и ветровая нагрузка, определяют потенциальную кормовую базу, а площадь темнохвойных насаждений с участием кедра, поврежденных сибирским шелкопрядом в период его недавнего массового размножения, – реальную кормовую базу вредителя.

Наконец, погодный оптимум в период активного развития и размножения короеда, выраженный через сумму эффективных температур, обеспечивает реализацию его поливольтинности и увеличение численности популяций в связи с развитием нескольких генераций.

В Европе союзный короед дает одну генерацию в год в горных районах и две генерации на низменных территориях (Witrylak, 2008). Наши фенологические наблюдения позволили установить, что на развитие одной генерации союзного короеда необходима сумма эффективных температур >+10°C, равная 186°C. В средние по погодным условиям годы в Западной Сибири у союзного короеда формируются две генерации. Однако в более теплые годы он вполне может иметь три генерации. Так, в 2015, 2016 и 2020 гг. температурный режим на юге области был благоприятен для развития трех поколений вредителя (рис. 3а). В частности, в Кожевниковском районе в эти годы годовая сумма эффективных температур превы-

Таблица 4. Факторы, способствующие возникновению очагов союзного короеда в лесничествах Томской области

Наименование лесничества	Факторы и их фактические показатели						
	площадь действующих очагов союзного короеда на 27.12.21 г., га	расстояние от действующих очагов до границы лесничества, км	доля кедровых лесов в общей лесной площади, %	среднегодовая сумма эффективных температур >+10°С за 2015–2021 гг.	площадь очагов сибирского шелкопряда в 2016–2017 гг., тыс. га	интегральный показатель пожароопасности	сильные ветры, среднеговое кол-во дней в году за 2015–2021 гг.
Александровское	0	430	27	706.1	0	1.7	18.2
Асиновское	0	45	16	820.0	61.9	2.3	6.5
Бакчарское	0	90	11	742.4	108.3	2.0	8.1
Васюганское	0	400	18	779.0	14.7	1.0	7.8
Верхнекетское	0	160	28	661.7	270.2	2.3	10.6
Зырянское	0	65	6	780.0	5.1	2.7	5.0
Каргасокское	0	330	29	734.4	17.1	1.3	9.7
Кедровское	0	280	14	779.0	11.1	1.3	8.8
Кожевниковское	253.2	0	2	870.0	2. 6	3.3	5.9
Колпашевское	0	155	18	727.4	44.9	2.	6.8
Корниловское	0	15	6	820.0	19.5	3.0	5.9
Кривошеинское	0	50	6	820.0	35.2	2.7	5.9
Молчановское	0	95	13	828.6	0	2.3	18.2
Парабельское	0	265	17	734.4	2.5	1.3	9.4
Первомайское	Единичные обнаружения	80	17	867.4	39.9	3.0	6.4
Тегульдетское	0	120	7	840.0	0	2.0	5.9
Тимирязевское	41.8	0	8	840.0	0	3.3	5.9
Томское	1196.3	0	5	849.0	0.6	3.0	2.1
Улу-Юльское	0	130	23	660.0	78.1	2.3	6.5
Чаинское	0	160	11	780.0	24.5	2.0	5.9
Шегарское	Единичные обнаружения	25	4	840.0	18.7	2.7	5.9

шала 850°С. Схожая картина наблюдалась для юго-восточного Первомайского района. В центральных, северных и восточных районах области сумма эффективных температур в 2016 и 2020 гг. также могла обеспечить развитие трех генераций союзного короеда, в остальные годы тепла хватало для развития лишь двух генераций вредителя (рис. 3б). На крайнем северо-востоке области возможно развитие только двух генераций (рис. 3в).

В группе факторов ослабления кедровых лесов самым значимым показателем риска вспышки размножения союзного короеда при его вселении на территорию лесничества является площадь очагов сибирского шелкопряда. Как по абсолютному значению этого показателя (табл. 4), так и по площади собственно кедровников в поврежденных шелкопрядом темнохвойных насаждениях лидирует Верхнекетское лесничество (223.1 тыс. га), затем следует Бакчарское лесничество (72.4 тыс. га кедровых насаждений) и Улу-Юльское лесничество (65 тыс. га). Тройку аутсайдеров по площади очагов сибирского шелкопряда составляют южные лесничества – Зырянское, Кожевниковское и Томское. При этом в них высока доля нарушенных шелкопрядом кедровых насаждений в общей площади кедровников: в Кожевниковском лесничестве – 78.8%, Зырянском – 34.5%, Томском – 23.7%. Это, в связи с наличием на юге Томской области очагов союзного короеда, может привести к сильному сокращению лесопокрытой площади.

Благоприятным для распространения короеда на территории области фактором могут быть пожары, ослабляющие устойчивость кедровых лесов. Для анализа пожароопасности территории лесничеств использован интегральный показатель, рассчитанный как среднеарифметическая величина трех пирологических характеристик – класса пожароопасности по лесорастительным условиям, класса пожароопасности по погодным условиям и фактической горимости лесов. В соответствии с интегральным показателем этот фактор может иметь наибольшее значение для распространения союзного короеда в Томском, Кожевниковском и Первомайском лесничествах (табл. 4), при этом нарастание объемов мортмассы в очагах союзного короеда приведет к увеличению риска пожаров.

Количество ураганных ветров характеризует степень угрозы массовых ветровалов и буреломов, создающих обильную кормовую базу для короеда. Наряду с этим, ветровалы и буреломы облегчают распространение огня при низовых пожарах, резко повышая пирогенную опасность территории, особенно в весенние месяцы. Главной особенностью ветрового режима Томской области является относительная пространственная однородность случаев с сильными порывистыми ветрами (табл. 4). Чаще это явление наблюдается на севере и северо-востоке области, в Александровском и Верхнекетском лесничествах, и в средней части региона, в Молчановском лесничестве.

Таким образом, в лесничествах Томской области факторы, способствующие возникновению очагов союзного короеда, проявляют себя по-разному, и необходимо использование некоего комплексного показателя для оценки риска массового размножения. С этой целью на первом этапе по каждому фактору фактические величины (табл. 4) были переведены в баллы (табл. 5).

По шкале значимости доминирующее положение занимают два фактора: площадь действующих очагов массового размножения вредителя и расстояние от очага до незаселенных кедровых лесов. В совокупности высокое значение этих показателей свидетельствует о критическом уровне концентрации вредителя и высокой вероятности его распространения в ближайшие насаждения.

На следующем этапе процедуры оценки риска было проведено экспертное ранжирование каждого фактора риска в виде весовых коэффициентов в интервале [0; 1], при сумме всех коэффициентов, равной 1, и рассчитан комплексный показатель риска по формуле :

$$NF = 0.20N_1 + 0.20N_2 + 0.17N_3 + 0.15N_4 + 0.15N_5 + 0.08N_6 + 0.05N_7,$$

где NF – комплексный показатель риска, N_1–N_7 – факторы риска в баллах.

Значения NF 1.13–1.42 балла характеризуют низкую степень риска возникновения на территории лесничества очагов массового размножения союзного короеда в ближайшие годы, значения 1.43–1.81 балла – среднюю степень, 1.82–2.26 балла – высокую степень риска. Районирование территории Томской области по комплексному показателю риска вспышки размножения короеда позволило выделить группы лесничеств с разной степенью подверженности их территорий проникновению инвазивного вида и опасности распространения его очагов в кедровых древостоях (рис. 4).

В ближайшие годы площадь очагов размножения союзного короеда увеличится в Томском и Тимирязевском лесничествах. Новые очаги могут возникнуть в Корниловском, Шегарском, Асиновском, Первомайском, Улу-Юльском и Бакчарском лесничествах, прежде всего, из-за ослабления древостоев в период вспышки сибирского шелкопряда 2016–2018 гг. Возможно вселение чужеродного вида и формирование локальных очагов в поврежденных шелкопрядом насаждениях на территории Зырянского, Кривошеинского, Молчановского, Чаинского, южной части Колпашевского и Верхнекетского лесничеств. В более отдаленном будущем инвайдер может обосноваться и в лесах западных и северных лесничеств, чему бу-

Таблица 5. Шкала экспертных оценок степени воздействия факторов, способствующих распространению вспышки массового размножения союзного короеда

Факторы	Показатели	Значения показателя	Баллы
N_1	Площадь действующих очагов массового размножения вредителя, га	Единичные обнаружения	1
		1–100	2
		Более 100	3
N_2	Расстояние от зоны действующих очагов до границы лесничества, км	Более 100	1
		50–100	2
		0–49	3
N_3	Доля кедровых лесов от общей лесной площади, %	1–10%	1
		11–20%	2
		Более 20%	3
N_4	Погодный оптимум в период развития вредителя, сумма эффективных температур >+10°С	Менее 750	1
		751–800	2
		Более 801	3
N_5	Площадь лесов, поврежденных сибирским шелкопрядом, тыс. га	0.1–50	1
		51–100	2
		Более 100	3
N_6	Степень пожароопасности территории, интегральный показатель	1–1.9	1
		2–2.9	2
		3–3.9	3
N_7	Среднегодовое количество дней с ветром 15 м/с и более	0–4.0	1
		4.1–8.0	2
		Более 8	3

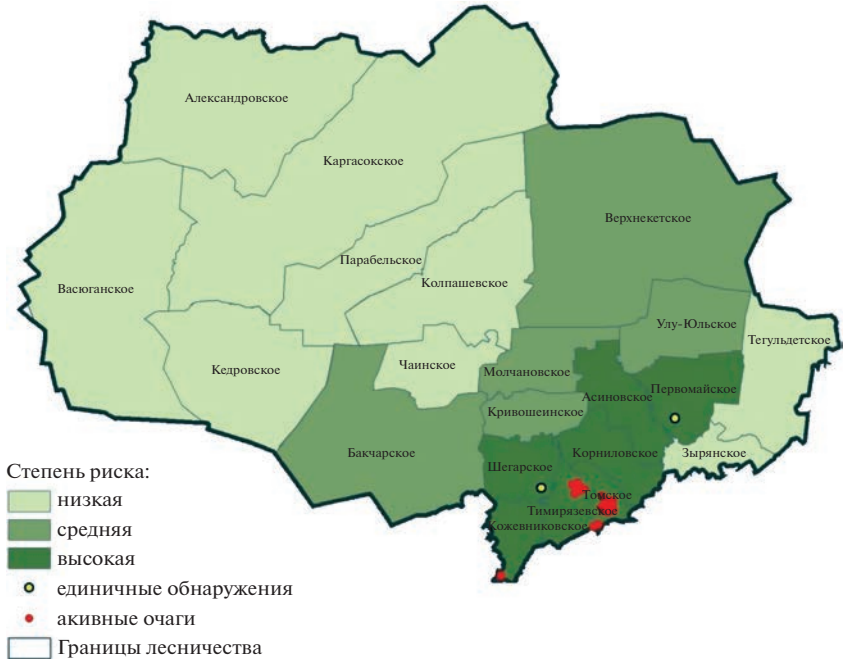

Рис. 4. Районирование Томской области по комплексному показателю риска возникновения очагов массового размножения союзного короеда.

дет способствовать наличие больших площадей кедровых лесов. Здесь образование очагов размножения союзного короеда будет возможно при возникновении экстремальных ситуаций (крупных пожаров, массовых ветровалов, очередного массового размножения сибирского шелкопряда).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные особенности наблюдаемой вспышки размножения союзного короеда в Томской области и вызвавших и поддерживающих ее факторов позволяют прогнозировать рост площади очагов инвайдера на юге региона и распространение их в северо-восточном направлении в ближайшие годы.

Предлагаемая методика оценки риска массового размножения союзного короеда позволяет выделить и оценить наиболее значимые факторы, способствующие дальнейшей его экспансии, и выявить территориальные особенности происходящего процесса. При наличии более детальной информационной базы по представленным факторам ее можно адаптировать для участковых лесничеств и лесных кварталов, и не только для территории Томской области, но и для соседних регионов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

Берриман А. Защита леса от насекомых-вредителей / Пер. с англ. В.Г. Долгополова. М.: Агропромиздат, 1990. 288 с.

Бисирова Э.М., Керчев И.А. Оценка состояния кедра сибирского в очагах массового размножения союзного короеда – нового инвазионного вредителя в Сибири // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. IX Чтения памяти О.А. Катаева, Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. СПб: СПбГЛТУ, 2020. С. 82–83.

Евсеева Н.С. География Томской области (Природные условия и ресурсы). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 223 с.

Волкова Е.С., Кривец С.А., Мельник М.А. Районирование Томской области по опасности распространения уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandf.) – нового вредителя пихты сибирской // География и природные ресурсы. 2013. № 3. С. 41–49.

Ижевский С.С., Никитский Н.Б., Волков О.Г., Долгин М.М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула: Гриф и К., 2005. 220 с.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.

Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 262 с.

Керчев И.А., Кривец С.А. Состав и численность обитающих совместно с уссурийским полиграфом ксилофильных консортов пихты сибирской в Томской области // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Мат. Всеросс. конф., Красноярск, 25–27 сентября 2012 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 57–59.

Керчев И.А., Мандельштам М.Ю., Кривец С.А., Илинский Ю.Ю. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – новый чужеродный вид в Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98. № 3. С. 592–599.

Керчев И.А., Кривец С.А., Бисирова Э.М., Смирнов Н.А. Распространение союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 4. С. 77–84.

Керчев И.А., Кривец С.А., Бабенко А.С., Кривошеина М.Г., Смирнов Н.А., Целих Е.В. Материалы по фауне и биологии насекомых-энтомофагов союзного короеда *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. 2022. Т. 101. № 2. С. 252–270.

Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Виталитетная структура древостоев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 225–231.

Кривец С.А., Керчев И.А. Защита кедровых лесов Сибири от союзного короеда: мифы и реальность // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: Мат-лы Третьей Всеросс. конф. с международным участием, Москва, 11–15 апреля 2022 г. Москва–Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2022. С. 87–88.

Лесной план Томской области на 2019–2028 годы, утвержденный распоряжением губернатора Томской области от 18 февраля 2019 г. № 40-р.

Мандельштам М.Ю., Селиховкин А.В. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны // Энтомологическое обозрение. 2020. Т. 99. № 3. С. 631–665.

Методические рекомендации по нормированию труда на выполнение научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ. Утверждены ФГБУ “НИИ ТСС” Минтруда России 07.03.2014, № 006, шифр 13.01.06. http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_308907/ 576245b522294624269f6888e590b4a30abd1038/

Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 152 с.

Орлов А.И. Экспертные оценки: учебное пособие. М.: МГТУ им. Н.Э. Баумана, 2002. 31 с.

Правила санитарной безопасности в лесах, утвержденные постановлением Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047. https://base.garant.ru/75037636/

Технология мониторинга пихтовых лесов в зоне инвазии уссурийского полиграфа в Сибири / С.А. Кривец, Э.М. Бисирова, Е.С. Волкова, И.А. Керчев, М.А. Мельник и др. Методическое пособие. Томск: УМИУМ, 2018. 74 с.

Чмыр А.Ф., Маркова И.А., Сеннов С.Н. Методология лесоводственных исследований: учебное пособие. СПб.: ЛТА, 2001. 96 с.

Holuša J., Lucášová K., Grodzki W., Kula E., Matoušek P. Is *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae) abundant in wide range of altitudes? // Acta Zoologica Bulgarica. 2012. V. 64. P. 219–228.

https://tomsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/opasnyy-vreditel-kedrovikh-lesov-sibiri

Jurc M., Bojović S. Bark beetle outbreaks during the last decade with special regard to the eight-toothed bark beetle (*Ips amitinus* Eichh.) outbreak in the Alpine region of Slovenia. // Proceedings of the IUFRO (WP7.03.10) Symposium held in Mátrafüred, Hungary, September 12–16, 2004. Biotic Damage in Forests (ed. by G. Csyka, A. Hirka and A. Koltay). Hungarian Forest Research Institute, Hungary. 2006. P. 85–95.

Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Anton J., Miret J., MacLeod A., Navajas Navarro M., Niere B., Parnell S., Potting R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., Van Bruggen A., Van der Werf W., West J., Winter S., Kertesz V., Aukhojee M., and J.C. Gregoire. Pest categorisation of *Ips amitinus* // EFSA Journal. 2017. V. 15. № 11. P. 1–26.

Koponen M. Distribution of *Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytidae) in Finland in 1974–1979 // Notulae Entomologicae. 1980. V. 60. P. 223–225.

Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelshtam M.Y., Vasaitis R., Volkovitsh M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: origin, pathways, damage, and management // Forests. 2022. V. 13. P. 1–60.

Witrylak M. Studies of the biology, ecology, phenology, and economic importance of *Ips amitinus* (Eichh.) (Col., Scolytidae) in experimental forest of Krynica (Beskid Sadecki, southern Poland) // Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria. 2008. № 1. 75–92.

A Mass Reproduction Outbreak and Estimation of the Spreading Risks for the Small Spruce Bark Beetle in Cedar Pine Forests of the Tomsk Region

S. A. Krivets[1, *], I. A. Kerchev[1], E. M. Bisirova[1, 2], E. S. Volkova[1], M. A. Melnik[1], N. A. Smirnov [1], and E. N. Pats[1]

[1]*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the RAS, Academichesky ave. 10/3, Tomsk, 634055 Russia*

[2]*All-Russian Plants Quarantine Centre, Tomsk Branch, Frunze ave. 109A, Tomsk, 634069 Russia*

**E-mail: krivec_sa@mail.ru*

The results of studying the mass reproduction outbreak of a new invasive pest of the Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour), the small spruce bark beetle (*Ips amitinus* (Eichh.)), observed in Siberia for the first time, are presented in this paper. The studies were carried out in the south-eastern part of Western Siberia, within the Tomsk region, in pine forests damaged by an invasive bark beetle. It is shown that the occurrence of the outbreak was provoked by favourable weather conditions of recent decades and the abundance of trees, weakened for various reasons, in the recipient ecosystems of the invasion, among which the outbreak of the Siberian moth in 2016–2018 was of great importance. The small spruce bark beetle population dynamics in new habitats was compared with the native area in Europe, and certain peculiarities were revealed: an increase in the populations' numbers level, a narrowing of trophic specialisation up to a regional monophagy, a decrease in the role of an interspecific competition due to the displacement of local stem dendrophagous species by the invader, the simultaneous existence of outbreak foci in different development stages and the correlation between their characteristics, the species composition of the forest stands and the weakening factors. An original method for assessing the spreading risk for an outbreak of the small spruce bark beetle breeding in the Tomsk region under the influence of a complex of factors that contribute to an increase in its number has been proposed and implemented at the forestries level.

Keywords: small spruce bark beetle, *invasion*, *Western Siberia*, *mass reproduction outbreak*, *spreading risk*.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State budget-funded project No. 121031300226-5 "Dynamical and evolutional processes in natural ecosystems of Siberia: indicators, monitoring, prognosis" and with a partial support from the RFBR (grant No. 20-04-00587).

REFERENCES

Alekseev V.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.

Berriman A., *Zashchita lesa ot nasekomykh-vreditelei* (Protection of the forest from insect pests), Moscow: Agropromizdat, 1990, 288 p.

Bisirova E.M., Kerchev I.A., Otsenka sostoyaniya kedra sibirskogo v ochagakh massovogo razmnozheniya soyuznogo koroeda – novogo invazionnogo vreditelya v Sibiri (Assessment of the state of the Siberian stone pine *Pinus sibirica* in the outbreak foci of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), a new invasive pest in Siberia), *Dendrobiotic Invertebrates and Fungi and their Role in Forest Ecosystems (The Kataev Memorial Readings – XI)*, St. Petersburg, Proc. of the All-Russia Conf. with intl. participation, November 24–27, 2020, St. Petersburg: SPbGLTU, pp. 82–83.

Chmyr A.F., Markova I.A., Sennov S.N., *Metodologiya lesovodstvennykh issledovanii* (Forestry Research Methodology), Saint Petersburg: LTA, 2001, 96 p.

Evseeva N.S., *Geografiya Tomskoi oblasti (Prirodnye usloviya i resursy)* (Geography of Tomsk Oblast: environment and resources), Tomsk: Izd-vo TGU, 2001, 223 p.

Holuša J., Lucášová K., Grodzki W., Kula E., Matoušek P., Is *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae) abundant in wide range of altitudes?, *Acta Zoologica Bulgarica*, 2012, Vol. 64, pp. 219–228.
http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_308907/576245b522294624269f6888e590b4a30abd1038/
https://tomsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/opasnyy-vreditel-kedrovikh-lesov-sibiri

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Y.P., Kiselev V.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh* (Population dynamics of forest insects), Novosibirsk: Nauka, 1984, 223 p.

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2015, 262 p.

Izhevskii S.S., Nikitskii N.B., Volkov O.G., Dolgin M.M., *Illyustrirovannyi spravochnik zhukov-ksilofagov – vreditelei lesa i lesomaterialov Rossiiskoi Federatsii* (Illustrated guide to xylophagous beetles – pests of forests and timber in the Russian Federation), Tula: Grif i K, 2005, 220 p.

Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Anton J., Miret J., MacLeod A., Navajas Navarro M., Niere B., Parnell S., Potting R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., Van Bruggen A., Van der Werf W., West J., Winter S., Kertesz V., Aukhojee M., and Gregoire J.-C., Pest categorisation of *Ips amitinus, EFSA Journal*, 2017, Vol. 15, No. 11, pp. 1–26.

Jurc M., Bojović S., Bark beetle outbreaks during the last decade with special regard to the eight-toothed bark beetle (*Ips amitinus* Eichh.) outbreak in the Alpine region of Slovenia, Biotic *Damage in Forests*, Proc. of the IUFRO (WP7.03.10) Symposium held in Mátrafüred, Hungary, September 12–16, 2004. Hungary: Hungarian Forest Research Institute, 2006, pp. 85–95.

Kerchev I.A., Krivets S.A., Babenko A.S., Krivosheina M.G., Smirnov N.A., Tselikh E.V., Materialy po faune i biologii nasekomykh-entomofagov soyuznogo koroeda *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) v Zapadnoi Sibiri (Contribution to the fauna and bionomics of entomophagous insects feeding on the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in Western Siberia), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2022, Vol. 101, No. 2, pp. 252–270.

Kerchev I.A., Krivets S.A., Bisirova E.M., Smirnov N.A., Rasprostranenie soyuznogo koroeda *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) v Zapadnoi Sibiri (Distribution of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) in Western Siberia), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2021, No. 4, pp. 77–84.

Kerchev I.A., Krivets S.A., Sostav i chislennost' obitayushchikh sovmestno s ussuriiskim poligrafom ksilofil'nykh konsortov pikhty sibirskoi v Tomskoi oblasti (Composition and abundance of xylophilic consorts of Siberian fir living together with the four-eyed fir bark beetle in the Tomsk region), *Ekologicheskie i ekonomicheskie posledstviya invazii dendrofil'nykh nasekomykh* (Ecological and economic consequences of invasions of dendrophilic insects), Krasnoyarsk, Proc. of All-Russian Conf., September 25–27, 2012, Krasnoyarsk: IL SO RAN, pp. 57–59.

Kerchev I.A., Mandel'shtam M.Y., Krivets C.A., Ilinskii Y.Y., Soyuznyi koroed *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – novyi chuzherodnyi vid v Zapadnoi Sibiri (Small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a new alien species in Western Siberia), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2019, Vol. 98, No. 3, pp. 592–599.

Koponen M., Distribution of *Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytidae) in Finland in 1974–1979, *Notulae Entomologicae*, 1980, Vol. 60, pp. 223–225.

Krivets S.A., Bisirova E.M., Demidko D.A., Vitalitetnaya struktura drevostoev kedra sibirskogo Pinus sibirica Du Tour na yugo-vostoke Zapadnoi Sibiri (Vitality structure of Siberian stone pine stands in the southeast of Western Siberia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Prilozhenie № 7, ser. Biologicheskie nauki (biologiya, pochvovedenie, lesovedenie)*, 2008, No. 313, pp. 225–231.

Krivets S.A., Kerchev I.A., Zashchita kedrovykh lesov Sibiri ot soyuznogo koroeda: mify i real'nost' (Protection of Siberian pine forests from small spruce bark beetle: myths and reality), *Monitoring i biologicheskie metody kontrolya vreditelei i patogenov drevesnykh rastenii: ot teorii k praktike* (Monitoring and biological control methods of woody plant pests and pathogens: from theory to practice), Moscow, Proc. of Third All-Russian Conf. with Intl. participation, April 11–15, 2022, Moscow–Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, pp. 87–88.

Lesnoi plan Tomskoi oblasti na 2019–2028 gody, utverzhdennyi rasporyazheniem gubernatora Tomskoi oblasti ot 18 fevralya 2019 g. № 40-r (The forest plan of the Tomsk region for 2019-2028, approved by the order of the Governor of the Tomsk region of February 18, 2019).

Mandel'shtam M.Y., Selikhovkin A.V., Koroedy Severo-Zapada Rossii (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): istoriya izucheniya, sostav i genezis fauny (Bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) of North-Western Russia: history of the study, composition and genesis of the fauna), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2020, Vol. 99, No. 3, pp. 631–665.

Mozolevskaya E.G., Kataev O.A., Sokolova E.S., *Metody lesopatologicheskogo obsledovaniya ochagov stvolovykh vreditelei i boleznei lesa* (Methods of forest patological surveys in centers of mass outbursts of pests and diseases of forests), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984, 152 p.

Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelshtam M.Y., Vasaitis R., Volkovitsh M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V., Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: origin, pathways, damage, and management, Forests, 2022, Vol. 13, pp. 1–60.

Orlov A.I., *Ekspertnye otsenki* (Expert assessments), Moscow: MGTU im. N.E. Baumana, 2002, 31 p.

Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh (Sanitary safety rules in forests. Approved. Decree of the Government of the Russian Federation dated 09.12.2020 No. 2047), 2020, 09.12.2020.

Tekhnologiya monitoringa pikhtovykh lesov v zone invazii ussuriiskogo poligrafa v Sibiri, (Monitoring technology of fir forests in the zone of invasion of the four-eyed fir bark beetle in Siberia), Tomsk: UMIUM, 2018, 74 p.

Volkova E.S., Krivets S.A., Mel'nik M.A., Raionirovanie Tomskoi oblasti po opasnosti rasprostraneniya ussuriiskogo poligrafa (*Polygraphus proximus* Blandf.) – novogo vreditelya pikhty sibirskoi (Regionalization of Tomsk oblast by hazard of four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandf.) invasion – new pest of Siberian fir), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2013, No. 3, pp. 41–49.

Witrylak M., Studies of the biology, ecology, phenology, and economic importance of *Ips amitinus* (Eichh.) (Col., Scolytidae) in experimental forest of Krynica (Beskid Sadecki, southern Poland), *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*, 2008, No. 1, pp. 75–92.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 132–141

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*453*

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА И ЗЕЛЕНОЙ ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ ПРИ СОВМЕСТНОМ МАССОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ

© 2023 г. Н. И. Лямцев*

Всероссийский НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, ул. Институтская, д. 15, Московская обл., Пушкино, 141200 Россия

**E-mail: nilyamcev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 31.05.2022 г.
После доработки 28.07.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Для эффективного прогнозирования и управления популяциями вредных лесных насекомых необходимы многолетние исследования. Целью статьи является количественное описание механизмов динамики численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) и зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) при их совместном и одновременном массовом размножении. Для этого выполнен сравнительный анализ данных стационарных наблюдений за популяциями насекомых в 1975–2021 гг. Установлено, что вспышки массового размножения непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки с образованием комплексных очагов в ослабленных лесостепных порослевых дубравах наблюдаются периодически. Продолжительность массового размножения непарного шелкопряда составляет 10–11 лет, а зеленой дубовой листовертки – около 20 лет. Характерной чертой является постоянная готовность популяций к массовому размножению, численность непарного шелкопряда не стабилизируется на низком уровне и практически не колеблется возле точки равновесия, а сразу начинает увеличиваться. Показаны механизмы, и дана количественная оценка влияния межвидовой конкуренции на динамику популяций. При доминировании в очагах зеленой дубовой листовертки массовое размножение непарного шелкопряда не прекращается, но становится менее интенсивным. Доля популяции непарного шелкопряда в чистых дубовых насаждениях снижается. Вследствие ухудшения условий обитания, повышения смертности гусениц наблюдается медленное нарастание численности и существенно более низкий ее максимальный уровень. Повышается эффективность энтомофагов, популяция непарного шелкопряда не выходит из-под их контроля, поэтому реализуется менее интенсивное массовое размножение. У листовертки, наоборот, биоценотическая регуляция популяции менее эффективна и характеризуется сильной инерционностью. Для зеленой дубовой листовертки характерно образование хронических очагов вследствие увеличения фазы максимума вспышки массового размножения и ее продолжительности в целом. Массовое размножение характеризуется высокой интенсивностью, наблюдается стабилизация популяции на высоком уровне численности. Непарный шелкопряд при одновременном размножении не оказывает на листовертку существенного негативного воздействия.

Ключевые слова: лесостепные дубравы, насекомые-филлофаги, динамика популяций, очаги массового размножения, биоценотические механизмы регуляции.

DOI: 10.31857/S0024114823020043, **EDN:** AKRJSB

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) – одни из наиболее распространенных и хозяйственно опасных вредителей леса. Они относятся к группе эруптивных видов насекомых, массовые размножения которых развиваются преимущественно по типу собственно вспышки (Исаев и др., 2001). Однако по своим экологическим параметрам зеленая дубовая листовертка существенно отличается. Особенностью популяционной экологии листовертки является монофагия, низкая плодовитость (в среднем бабочка откладывает 50 яиц), ограниченная миграция гусениц и бабочек, что является прямой противоположностью характеристикам непарного шелкопряда. Высокая способность зеленой дубовой листовертки к эруптивным вспышкам массового размножения обеспечивается за счет других адаптаций. Листовертка хорошо приспособлена к своему кормовому растению – дубу черешчатому (*Quercus robur* L.) ранней и промежуточных форм (Рубцов, Рубцова, 1984; Лямцев, 2011). Избирательная и не агрегированная откладка яиц в кроне, сложное эмбриональное развитие, синхронизированное с

развитием почек дуба, непродолжительный период развития активных фаз (1.5 месяца), низкая смертность яиц от энтомофагов и болезней, завершение питания в ранневесенний период, невысокая кормовая норма, способность гусениц использовать остатки листьев поврежденных деревьев обеспечивают высокий уровень выживаемости листовертки.

Для эффективного прогнозирования и управления численностью вредных насекомых, снижения негативного воздействия на леса требуется знание механизмов динамики их популяций, в том числе и особенностей взаимодействия при одновременном и совместном массовом размножении. Колебания численности эруптивных видов весьма значительны по амплитуде и проявляются в виде вспышек массового размножения, когда в градационном цикле можно выделить фазы депрессии, подъема, пика и спада численности. Несмотря на значительные успехи в области изучения динамики численности насекомых-филлофагов, многие проблемы еще далеки от решения (Лямцев, Дмитриева, 1998; Гамаюнова и др., 1999; Liebhold et al., 2000; Berryman, 2001; Исаев и др., 2001, 2015; Уткина, Рубцов, 2021). Важным моментом является количественная оценка периодичности и амплитуды колебаний численности вредных организмов. В этой связи большую ценность приобретают многолетние стационарные исследования, которые позволяют выявить не только долговременные тенденции, но и многие особенности популяционных циклов. Для этого необходимы наблюдения, базирующиеся на 40–60-летних временных рядах.

Моделирование возникновения, развития и завершения вспышки массового размножения при разных экологических условиях также остается одной из центральных проблем, в том числе из-за значительной изменчивости факторов, которые могут вызывать эти процессы (Рубцов, Рубцова, 1984; Berryman, 2001; Недорезов, Садыкова, 2005; Исаев и др., 2012, 2015). Накопление массива многолетних данных будет содействовать появлению моделей, адекватно описывающих и прогнозирующих развитие этих процессов. Целью настоящей работы является анализ результатов исследований на стационарных участках особенностей многолетней динамики численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки при их совместном и одновременном массовом размножении.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Экспериментальные данные по динамике численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки получены в дубравах Базарно-Карабулакского лесничества, расположенного на Приволжской возвышенности в северной части Саратовской обл. Дуб произрастает совместно с липой и кленом остролистным (*Acer platanoides* L.). Насаждения характеризуются значительной изменчивостью структуры и условий произрастания вследствие изрезанности рельефа, обилия склонов разной крутизны и экспозиции. Возраст насаждений на начало исследований варьировал от 20 до 90 лет, полнота – от 0.3 до 0.9, класс бонитета – от II до V, доля дуба в составе древостоев – от 0.1 до 1. Преобладали порослевые, одноярусные, с небольшим количеством подроста и подлеска, биологически малоустойчивые древостои. Последние двадцать лет в связи со снижением антропогенного воздействия наметились изменения в структуре насаждений: увеличилась доля клена и липы в их составе, количество подроста и подлеска.

В лесостепных дубравах благоприятные климатические условия и антропогенное изменение способствуют совместному размножению ряда видов насекомых, образованию комплексных и хронических очагов, практически ежегодной дефолиации насаждений (Знаменский, 1972). Изучение динамики численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки на стационарных участках выполнялось с разной степенью детальности в рамках НИР отдела защиты леса ВНИИЛМ с 1974 по 2015 гг. Оно проводилось под руководством В.С. Знаменского, а с 1996 г. осуществлялось самостоятельно. В течение этого периода насаждения пестицидами не обрабатывались.

В 1975–1980 и 1994–2000 гг. в дубравах доминировал непарный шелкопряд, в 1986–1989 и 2005–2015 гг. – зеленая дубовая листовертка. Сопутствующими видами были боярышниковая (*Archips crataegana* Hbn.) и другие листовертки, пяденицы-шелкопряды, златогузка (*Euproctis chrysorrhoea*), зимняя пяденица (*Operophthera brumata* L.) (Знаменский, 1972; Знаменский, Лямцев, 1990).

Популяционные показатели на постоянных участках оценивали методом случайной выборки. Расчет необходимой величины выборки для получения достоверных данных проводили с учетом характера варьирования параметров популяции (Знаменский, Белов, 1976; Белов, 1978; Знаменский, Лямцев, 1989; Панина, Белов, 2012).

Плотность популяции непарного шелкопряда на начальном этапе работ оценивали на 30 постоянных участках, затем их количество сократилось до 16. Кладки яиц учитывали на каждом участке ежегодно, осматривая комлевые части стволов при высокой численности кладок не менее 50, а при низкой – до 400 деревьев.

Численности кладок яиц зеленой дубовой листовертки учитывали на трех модельных деревьях на трех, двух и одной ветвях из верхней, средней и

нижней части кроны соответственно. В качестве унифицированной единицы учета использовали 100 побегов текущего года (точек роста) (Знаменский, Полякова, 1978). Для оценки количества яиц на единицу учета число кладок умножали на среднее число яиц в них, для листовертки использовали коэффициент 1.8.

Дефолиацию деревьев определяли глазомерно по 10%-м классам относительно полностью облиственного дерева. Степень объедания оценивали отдельно для верхней, средней и нижней части кроны, для характеристики дефолиации насаждения рассчитывали среднюю арифметическую.

Для интерпретации данных использовали методы анализа временных рядов, фазовые портреты популяций насекомых, классификацию типов динамики численности и вспышек массового размножения, терминологию градационных фаз, предложенных А.С. Исаевым (Исаев и др., 2001).

Общую картину взаимодействия популяций насекомых в лесных биогеоценозах дает исследование фазовых портретов фитофагов, где выявляются характерные точки и кривые, разграничивающие различные области и зоны, отражающие качественные варианты динамики популяций (Исаев и др., 2001). Воздействие на фитофагов других компонентов биоценозов здесь просматривается лишь в общем виде – через специфику областей, характеризующих наличие и тип (инерционный и безынерционный) регуляции численности. Для количественной оценки регуляторных механизмов использовали другую систему координат, анализировали зависимость между плотностью популяции фитофага и энтомофага (Лямцев, 2013).

Важное значение имеет сравнительный анализ фазовых портретов за разные периоды времени, различных популяций и видов насекомых (Семевский, 1972; Исаев и др., 2001; Лямцев, Исаев, 2005). Интегральной характеристикой популяции является ее плотность. Изменение этой величины изображается точкой на фазовой плоскости, на которой по оси абсцисс отложена плотность популяции, а по оси ординат скорость ее изменения (коэффициент размножения). Для более эффективного представления данных использована логарифмическая шкала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность популяции непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки рассчитывали как среднюю оценку результатов ежегодных учетов численности их зимующих стадий в различных насаждениях (локальных участках). Плотность популяции непарного шелкопряда в насаждении характеризовали количеством кладок яиц на дерево, а зеленой дубовой листовертки – количеством кладок яиц на 100 точек роста (т. р.). Многолетняя динамика плотности популяции насекомых в дубравах Базарно-Карабулакского лесничества по данным осенних учетов 1975–2021 гг. представлена на рисунке 1.

За этот период наблюдалось два длительных массовых размножения зеленой дубовой листовертки и пять массовых размножений непарного шелкопряда. Три из них (2002–2010 и 2011–2018 гг., а особенно 1983–1991 гг.) реализовались одновременно с размножением зеленой дубовой листовертки, формировали комплексные очаги и отличались существенно меньшей интенсивностью. Массовые размножения 1973–1981 и 1992–2001 гг. были эруптивного типа (по классификации А.С. Исаева (2001)). Максимальная численность насекомых в каждом из циклов массового размножения была следующей: 3.364 кладки на дерево (1976 г.), 0.663 – 1988 г., 4.769 – 1995 г., 1.485 – 2007 г. и 1.125 кладок яиц на дерево (2014 г.). Минимальная численность была в 1981 г. – 0.009 кладок на дерево, в 1991 г. – 0.025, в 2002 г. – 0.007, в 2010 г. – 0.003 и в 2019 г. – 0.006 кладок на дерево.

Оценки плодовитости непарного шелкопряда как популяционного параметра в дубравах Саратовской обл. варьировали (в разные годы) от 172.0 до 427.2 яиц в кладке Плодовитость оказалась минимальной, когда численность насекомого была наибольшей, что обусловлено неблагоприятным влиянием высокой плотности популяции и связанного с этим недостатком корма, ухудшением микроклиматических условий. Максимальная плодовитость наблюдалась при низкой плотности популяции на фазе роста численности (Лямцев, 2013).

Очаги непарного шелкопряда в лесостепных порослевых дубравах наблюдаются практически ежегодно. В целом для популяционной динамики характерно отсутствие длительных межвспышечных периодов и интенсивного снижения численности непарного шелкопряда, сравнительно невысокие размах колебания плотности популяции и ее максимальная величина. Насаждения в сильной степени повреждаются в основном один раз. Это свидетельствует о перманентном характере массовых размножений непарного шелкопряда в дубравах южной части лесостепи (Лямцев, Исаев, Зукерт, 2000).

Уровень изменчивости численности насекомого характеризуется антилогарифмом утроенного стандартного отклонения логарифма плотности популяции (antilog 3σ), равным 820. При интенсивном массовом размножении плотность популяции колебалась от 0.009 до 4.8 кладок на дерево, при менее интенсивном – от 0.023 до 0.663 кладок на дерево.

Реализация наименее интенсивного массового размножения непарного шелкопряда (продромальный тип вспышки) была обусловлена нега-

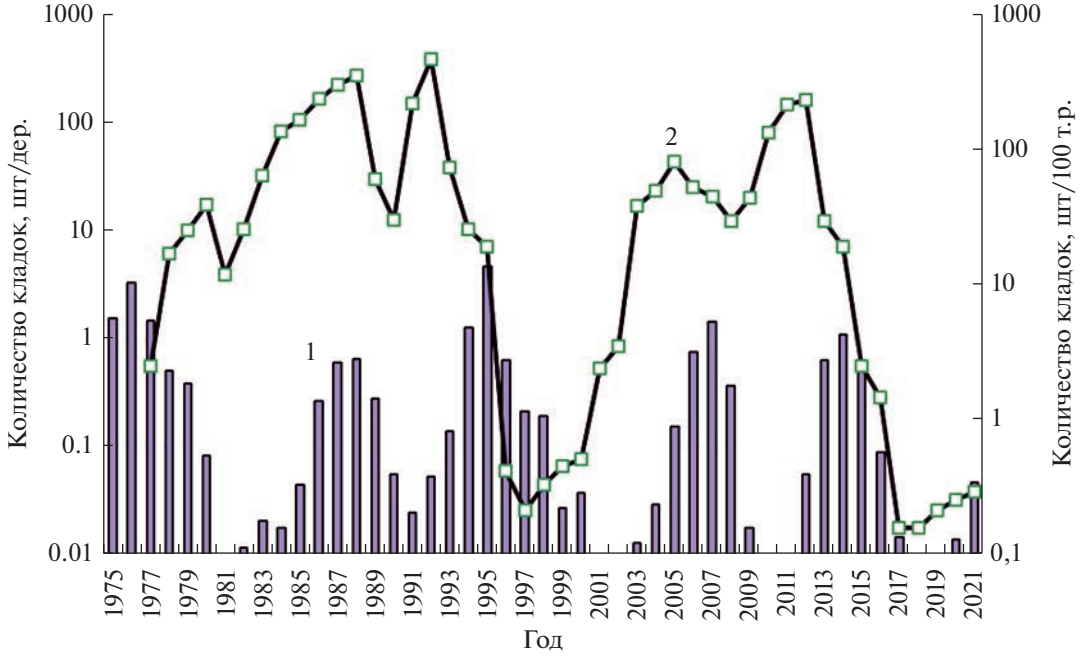

Рис. 1. Динамика численности непарного шелкопряда (1) и зеленой дубовой листовертки (2) по данным учетов осенью 1975–2021 гг.

тивным влиянием проходившего одновременно в этих насаждениях массового размножения зеленой дубовой листовертки.

В результате сильного заморозка 19 мая 1981 г. и обмерзания листьев численность листовертки резко снизилась с 71.7 до 21.6 яиц на 100 точек роста. Однако она не только быстро восстановилась за два последующих года, но и превысила уровень 1981 г. в 1.66 раз (118.9 яиц на 100 точек роста). Плотность популяции непарного шелкопряда и дефолиация деревьев также стали увеличиваться. При этом в 1981–1985 гг. средняя степень объедания насаждений (5–17%) в формирующихся комплексных очагах оставалась еще низкой (табл. 1). Поэтому межвидовая конкуренция существенно не лимитировала развитие и размножение зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда. При увеличении численности листовертки за 1984–1985 гг. до 309 яиц на 100 точек роста дефолиация в 1986 г. достигла среднего уровня, а на следующий год стала сильной (71%). К 1987 г. листовертка заняла все насаждения с дубом, в том числе и наиболее благоприятные для развития непарного шелкопряда. Степень объедания насаждений на различных участках составила 55–85%, когда гусеницы листовертки заканчивали питание, а гусеницы непарного шелкопряда достигали только III возраста. Это вынуждало гусениц непарного шелкопряда развиваться в нижней части кроны дуба или сосредоточиваться на других древесных породах и подлеске.

При высокой численности листовертка объедала листья не только в верхней, но и средней частях крон деревьев. Она внедрялась в раскрывающиеся почки и повреждала их еще до начала питания гусениц непарного шелкопряда. Это снижало количество и качество корма. Она оказалась более конкурентоспособной и по мере роста численности популяций вытеснила непарного шелкопряда в менее пригодные для развития местообитания. К ним относятся смешанные, более высоко полнотные насаждения из дуба, липы, клена, осины, в которых доля дуба составляла менее 70%. Однако благодаря тому, что экологические ниши дубовой листовертки и непарного шелкопряда перекрываются лишь частично, обе популяции смогли реализовать одновременное и совместное массовое размножение и сформировали комплексные очаги.

При максимальном насыщении местообитаний (1986–1989 гг.) численность отродившихся гусениц листовертки была в 50 раз выше, чем непарного шелкопряда. За 1988 г. плотность ее популяции увеличилась с 557.8 до 654 яиц на 100 точек роста, а непарного шелкопряда стала снижаться. В комплексных очагах максимальная плотность популяции шелкопряда (12.63 и 11.6 яиц на 100 точек роста весной 1988 и 1989 г.) составила лишь около 20% от численности, наблюдавшейся в предыдущую вспышку (55.65 яиц на 100 точек роста весной 1977 г.).

Гусеницы непарного шелкопряда были вынуждены концентрироваться в нижней, еще не

Таблица 1. Изменение численности зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда весной 1981–1990 гг., а также степени объедания насаждений

Год	Количество яиц на 100 точек роста, шт.		Дефолиация, %	
	листовертки	шелкопряда	средняя	наибольшая
1981	71.7	1.10	5	15
1982	21.6	0.18	7	20
1983	47.3	0.22	10	25
1984	118.9	0.43	17	35
1985	248.6	0.44	15	30
1986	308.9	1.03	34	45
1987	436.4	6.56	71	85
1988	557.8	12.68	81	95
1989	654.0	11.60	56	85
1990	110.9	4.58	25	30

Таблица 2. Изменение численности зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда (яиц на 100 точек роста) в чистых и смешанных дубравах весной 1977–1991 гг.

Год	Плотность популяции непарного шелкопряда в дубравах			а/б	Коэффициент размножения шелкопряда в дубравах	
	чистых (а)	смешанных (б)	средняя		чистых	смешанных
1977	64.79	44.47	55.65	1.46	0.22	0.29
1978	14.02	13.09	13.63	1.07	0.70	0.35
1979	9.88	4.65	7.68	2.13	0.98	0.37
1980	9.71	1.70	6.24	5.70	0.18	0.18
1981	1.71	0.21	1.10	5.73	0.17	0.13
1982	0.28	0.04	0.18	7.59	1.09	2.77
1983	0.31	0.10	0.22	2.95	2.20	1.04
1984	0.68	0.11	0.44	6.21	0.77	3.14
1985	0.53	0.34	0.44	1.54	2.49	1.84
1986	1.32	0.63	1.03	2.06	7.48	3.09
1987	9.88	1.96	6.56	5.04	1.28	6.47
1988	12.59	12.68	12.63	0.99	0.78	1.11
1989	9.85	14.02	11.60	0.70	0.57	0.22
1990	5.64	3.10	4.58	1.82	0.19	0.13
1991	1.10	0.36	0.80	3.06	0.46	1.12

поврежденной листоверткой части кроны, или частично питаться вторичной листвой. Они мигрировали в рядом расположенные менее благоприятные для своего развития насаждения. Поэтому осенью 1988 г., когда численность листовертки достигла пика (363.4 кладок или 654 яйца на 100 точек роста), плотность популяции непарного шелкопряда в менее благоприятных для его развития насаждениях (14.02 яиц на 100 точек роста) была существенно (на 40%) выше, чем в благоприятных условиях (9.85 яиц на 100 точек роста) (табл. 2).

При отсутствии листовертки на такой же фазе предыдущей градации заселенность шелкопрядом благоприятных для развития насаждений (64.79 яиц на 100 точек роста), наоборот, была в 1.46 раза выше, чем менее благоприятных (44.47 яиц на 100 точек роста). Более высокий (почти в 5 раз) уровень численности шелкопряда на фазе макси-

мума этого массового размножения тоже приводил к миграциям и росту заселенности менее благоприятных насаждений. Однако после снижения плотности популяции заселенность чистых дубрав быстро восстанавливалась. Это свидетельствует о том, что проявление межвидовой конкуренции (с зеленой дубовой листоверткой) более значительно, чем внутривидовой. Так, в 1979–1982 гг. плотность популяции непарного шелкопряда в чистых дубравах была в 2–7 раз выше, чем в смешанных насаждениях, а в сопоставимых условиях, но при совместном размножении с листоверткой (1988–1991 гг.) – только в 0.7–3.1 раза (табл. 2), т.е. листовертка в комплексных очагах массового размножения вытесняет непарного шелкопряда из наиболее оптимальных для развития чистых дубрав.

О вынужденной концентрации непарного шелкопряда в совместных очагах с листоверткой в менее благоприятных для своего развития насаждениях свидетельствует и анализ динамики его коэффициентов размножения (табл. 2). Так, за 1987 г. при сильной дефолиации (до 85%) в чистых дубравах плотность популяции выросла только 1.28 раза, в то время как в смешанных насаждениях она увеличилась в 6.47 раз, что существенно выше. За 1988 г. при дефолиации (до 95%) в чистых дубравах плотность популяции шелкопряда стала снижаться (коэффициент размножения 0.78), а в смешанных насаждениях несколько выросла (коэффициент размножения 1.11).

Дальнейшее ухудшение трофических и микроклиматических условий в комплексных очагах, увеличение площади насаждений с высокой степенью объедания листоверткой способствовали снижению коэффициента размножения (0.22 в 1989 г.) уже и в смешанных дубравах.

Таким образом, при увеличении численности насекомых происходит постоянное перераспределение популяции в пространстве, направленное на снижение внутри- и межвидовой конкуренции. Данный лесной массив – ленточного типа, сравнительно небольшой по площади (около трех тысяч гектаров). Поэтому в нем смещение зоны очага в виде образования типичных миграционных очагов по мере развития массового размножения не выражено. В связи с этим территория была объективно дифференцирована на два типа локальных очагов (чистые и смешанные дубравы), но они все являются очагами одного массового размножения. В неблагоприятных для развития непарного шелкопряда насаждениях амплитуда колебания плотности популяции меньше, период депрессии больше, но продолжительность цикла сохраняется. Пространственная дифференциация очагов зеленой дубовой листовертки существенно меньше, они формировались преимущественно в чистых дубравах, и стабилизация ее численности на высоком уровне обусловлена спецификой (недостаточной эффективностью) механизмов регуляции.

Ухудшение условий обитания приводило к росту смертности непарного шелкопряда. Для фазы максимума вспышки массового размножения характерна высокая зараженность специализированными паразитами (табл. 3). Наибольшее значение в динамике численности непарного шелкопряда имели паразитические двукрылые: тахины *Parasetigena silvestris* R.D. и *Blepharipoda scutellata* R.D. (Лямцев, 2013). В комплексных очагах при медленном росте и невысоком уровне численности непарного шелкопряда зараженность гусениц в 1988–1989 гг. была существенно выше (38.5–52.4%), чем на фазе максимума интенсивных вспышек – 28.0–30.0% в 1976–1977 гг. и 26.8–31.2% в 1995–1996 гг. Зараженность куколок характеризовалась той же тенденцией и была 48.3–53.7%, 24.0–34.4% и 23.6–37.5% соответственно. Таким образом, в очагах с доминированием листовертки при менее интенсивной вспышке массового размножения непарного шелкопряда (1982–1991 гг.) паразитоиды действовали фактически без запаздывания, что явилось одной из причин завершения вспышки.

Для лесостепных дубрав Саратовской обл. характерны перманентные вспышки массового размножения непарного шелкопряда (Лямцев, 2013). Их формированию способствуют высокая частота и интенсивность засух (модифицирующих воздействий), низкая биологическая устойчивость насаждений, высокая эффективность внутрипопуляционных регуляторов и достаточно эффективный комплекс специализированных энтомофагов. Такой тип динамики популяции является оптимальным для дубрав южной части лесостепи, так как не вызывает существенной дестабилизации лесных экосистем.

Для зеленой дубовой листовертки условия в дубравах лесостепи и степи также наиболее благоприятны. Ее эруптивные массовые размножения специфичны и значительно отличаются от динамики популяций других насекомых. Анализ многолетней динамики численности показывает, что для зеленой дубовой листовертки характерен более продолжительный (4–5 лет), чем у непарного шелкопряда, межвспышечный (межочаговый) период. Наиболее важным отличием являются чрезвычайно продолжительные массовые размножения. Листовертка хорошо приспособлена к своему кормовому растению и наиболее конкурентоспособна по сравнению с листогрызущими насекомыми, развивающимися медленнее, ее гусеницы устойчивы к неблагоприятным воздействиям биотических и абиотических факторов.

Полученные нами данные, как и результаты других исследований (Рубцов, Рубцова, 1984), по-

Таблица 3. Динамика плотности популяции и коэффициента размножения непарного шелкопряда, его зараженности паразитическими двукрылыми на фазе максимума трех последовательных массовых размножений

Год	Количество кладок яиц весной, шт./дер.	Зараженность гусениц и куколок, %		Коэффициент размножения
		P. silvestris	*Bl. scutellata*	
Массовое размножение 1973–1981 гг.				
1975	0.520	–	–	4.2
1976	2.200	30.0	24.0	1.5
1977	3.364	28.0	34.4	0.45
Массовое размножение 1982–1991 гг.				
1987	0.270	35.1	54.0	2.3
1988	0.613	38.5	53.7	1.1
1989	0.663	52.4	48.3	0.43
Массовое размножение 1992–2000 гг.				
1994	0.142	21.6	9.4	9.3
1995	1.322	31.2	23.6	3.6
1996	4.769	26.8	37.5	0.14

казывают, что массовые размножения листовертки затягиваются до 10 и даже 20 лет. Дубравы не повреждаются листоверткой одновременно, ежегодно происходит территориальное перераспределение очагов, внутрипопуляционные регуляторы предотвращают сильную (сплошную) дефолиацию, что позволяет восстанавливать листву и предотвращает массовое усыхание деревьев. В Саратовской обл. неблагоприятные метеорологические условия (поздние заморозки и морозы в декабре–феврале) снижали численность листовертки (1981 г.), но не прерывали ее массового размножения (Знаменский, Лямцев, 1990). Гусеницы дубовой листовертки при высокой их численности слабо поражались инфекционными болезнями. Большое значение в динамике численности имели неинфекционные болезни, смертность от которых увеличивается с ростом плотности популяции листовертки, особенно в период полного объедания листьев кормовых пород (Schwerdtfeger, 1961; Знаменский, Куприянова, 1980; Horstmann, 1984; Лямцев, 2011). 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 качестве регулирующего фактора гусеничные паразиты могут выступать при плотности популяций листовертки менее 10 особей на 100 побегов текущего года. Самым многочисленным и эффективным паразитом листовертки, заражая около 37% куколок, является наездник феогенес (*Dirophanes invisor* (=*Phaeogenes invisor* Thund.)). Однако увеличение зараженности наездником происходит лишь в интервале от 5 до 20 куколок на 100 побегов текущего года.

Таким образом, при сильном ослаблении дубрав комплекс энтомофагов листовертки осуществляет регуляцию только в узком интервале ее численности. Зона действия безынерционных механизмов регуляции (неинфекционных болезней) также недостаточно широка и не пересекается с зоной действия инерционных механизмов регуляции (энтомофагов). Поэтому при высокой плотности популяции листовертки начавшееся ее снижение часто прекращается и происходит восстановление численности. Безынерционные механизмы не сокращают популяцию настолько сильно, чтобы в процесс включились энтомофаги и завершили его, что приводит к колебаниям плотности популяции на фазе максимума массового размножения и образованию хронических очагов (Лямцев, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесостепные порослевые дубравы наиболее благоприятны для массового размножения листогрызущих насекомых. Доминирующими видами являются дубовая зеленая листовертка и непарный шелкопряд. Экологические ниши этих насекомых перекрываются лишь частично, что дает возможность им существовать на одних и тех же участках и создавать комплексные очаги. Это приводит к формированию специфических особенностей динамики популяций. Периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда составляет 10–11 лет, а зеленой дубо-

вой листовертки – около 20 лет. Характерным (особенно для непарного шелкопряда) является постоянная готовность популяций к массовому размножению, так как численность насекомых не стабилизируется на низком уровне и практически не колеблется возле точки равновесия, а сразу начинает увеличиваться.

Специфической особенностью массовых размножений листовертки является стабилизация численности на высоком уровне и продолжительный период существования популяций с повышенной плотностью (образование затяжных массовых размножений, хронических очагов). Они характерны для популяций листовертки в ослабленных, теряющих биологическую устойчивость дубравах, где воздействие человека ведет к снижению численности энтомофагов и ослаблению их регулирующей роли.

При доминировании в очагах зеленой дубовой листовертки массовое размножение непарного шелкопряда не прекращается, но становится существенно менее интенсивным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белов А.Н. Размер выборки при учете кладок яиц непарного шелкопряда в дубовых древостоях // Лесоведение. 1978. № 3. С. 77–83.

Гамаюнова С.Г., Новак Л.В., Войтенко Ю.В., Харченко А.Е. Массовые хвое- и листогрызущие вредители леса. Харьков, 1999. 173 с.

Знаменский В.С. О формировании и развитии комплексных очагов листогрызущих насекомых в дубравах // Биологические науки. 1972. № 11. С. 19–23.

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

Знаменский В.С., Белов А.Н. Оптимизация системы учета гусениц и куколок непарного шелкопряда // Экспресс-информация. М.: ЦБНТИлесхоз, 1976. Вып. II. С. 14–15.

Знаменский В.С., Куприянова В.А. Роль паразитических насекомых и болезней в динамике численности зеленой дубовой листовертки // Защита леса от вредителей и болезней: Сборник научных трудов. М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 83–93.

Знаменский В.С., Лямцев Н.И. Оптимизация методов учета листоверток и пядениц в дубовых древостоях // Лесное хозяйство. 1989. №6. С. 38–41.

Знаменский В.С, Лямцев Н.И. Особенности динамики численности непарного шелкопряда в комплексных очагах листогрызущих насекомых // Защита леса от вредителей и болезней: Сборник научных трудов. М.: ВНИИЛМ. 1990. С. 11–21.

Знаменский В.С., Полякова Л.А. Учет численности кладок яиц зеленой дубовой листовертки // Лесное хозяйство. 1978. № 3. С.75–79.

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

Исаев А.С., Лямцев Н.И., Ершов Д.В. Контроль численности лесных насекомых в системе лесоэнтомологического мониторинга // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Кн. 1. С. 383–421.

Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 262 с.

Лямцев Н.И. Многолетняя динамика численности зеленой дубовой листовертки в Европейской России // Лесоведение. 2011. № 6. С. 79–85.

Лямцев Н.И. Динамика численности непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 98 с.

Лямцев Н.И., Дмитриева И.В. Влияние солнечной активности на изменение численности непарного шелкопряда // Биофизика. 1998. Т. 43. Вып. 4. С. 603–609.

Лямцев Н.И., Исаев А.С. Модификация типов вспышек массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от эколого-климатической ситуации // Лесоведение. 2005. № 5. С. 3–9.

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

Недорезов Л.В., Садыкова Д.Л. К проблеме выбора математической модели динамики популяции (на примере зеленой дубовой листовертки) // Евразиатский энтомологический журн. 2005. № 4. С. 263–272.

Панина Н.Б., Белов А.Н. Эффективность энтомофагов непарного шелкопряда в комплексных очагах насекомых-фитофагов в дубравах Приволжской возвышенности // Лесохозяйственная информация. 2012. Вып. 1. С. 26–34.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 183 с.

Семевский Ф.Н. Оценка регуляторной роли факторов динамики численности // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33. № 5. С. 569–578.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Взаимоотношения разных видов дуба и филлофагов как объект биогеоценотических исследований // Лесоведение. 2021. № 5. С. 547–554.

Berryman A.A. Functional web analysis: Detecting the structure of population dynamics from multi-species time series. Basic and Applied Ecology. 2001. № 2. P. 311–321.

Horstmann K. 16. Untersuchungen zum Massenwechsel des Eichenwicklers, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) in Unterfranken // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 1984. V. 98. № 1. S. 73–95.

Liebhold A., Elkinton J., Williams D., Muzika R.M. What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? // Population Ecology. 2000. V. 42. № 3. P. 0257–0266.

Schwerdtfeger F. Das Eichenwickler als Problem // Forschung und Beratung. Reihe C. Heft 1, 1961. 174 s.

The Gypsy Moths and the Green Oak Moths Population Dynamics during a Joint Mass Reproduction Outbreak

N. I. Lyamtsev*

All-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry, Institutskaya st., 15, Pushkino, Moscow Oblast, 141200 Russia

**E-mail: nilyamcev@yandex.ru*

Long-term studies are necessary for effective forecasting and management of the harmful forest insects populations. This article is aimed at the quantitative description of the population dynamics mechanisms of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) and the green oak moth (*Tortrix viridana* L.) during their joint and simultaneous mass reproduction. To do this, a comparative analysis of data from stationary observations of insect populations in 1975–2021 was carried out. It has been established that outbreaks of mass reproduction of gypsy moth and green oak moth with the formation of complex foci in weakened forest-steppe oak forests have a periodic nature. The duration of a mass reproduction of the gypsy moth is 10–11 years, and of the green oak moth – about 20 years. A characteristic feature is the constant readiness of populations for mass reproduction, the number of gypsy moth does not stabilise at a low level and practically does not fluctuate around the equilibrium point, but immediately begins to increase. The mechanisms of the interspecific competition are shown, and its impact on population dynamics is assessed quantitatively. With the dominance of the green oak moth in the foci, the mass reproduction of the gypsy moth does not stop, but becomes less intense. The proportion of the gypsy moth population in pure oak plantations is declining. Due to the deterioration of living conditions and an increase in the caterpillars' mortality, a slow increase in numbers and a significantly lower maximum level are observed. The efficiency of entomophages increases, the gypsy moth population does not get out of their control, therefore, a less intensive mass reproduction scheme is realised. For the green oak moth, on the contrary, the biocenotic regulation of the population is less effective and is characterized by a strong inertia. The green oak moth is characterised by the formation of chronic foci due to an increase in the maximum outbreak of mass reproduction stage and its duration as a whole. Mass reproduction is very intensive, the population stabilises at a high level of abundance. Gypsy moth with simultaneous reproduction does not have a significant negative impact on the green oak moth.

Keywords: forest-steppe oak forests, phyllophagous insects, population dynamics, mass reproduction outbreaks, biocenotic regulation mechanisms.

REFERENCES

Belov A.N., Razmer vyborki pri uchete kladok yaits neparnogo shelkopryada v dubovykh drevostoyakh (Sample size in studies of Gypsy moth's egg laying number in oak stands), *Lesovedenie*, 1978, No. 3, pp. 77–83.

Berryman A.A., Functional web analysis: Detecting the structure of population dynamics from multi-species time series, *Basic and Applied Ecology*, 2001, No. 2, pp. 311-321.

Gamayunova S.G., Novak L.V., Voitenko Y.V., Kharchenko A.E., *Massovye khvoe- i listogryzushchie vrediteli lesa* (Mass needle- and leaf-eating forest insects), Khar'kov: 1999, 173 p

Horstmann K., 16. Untersuchungen zum Massenwechsel des Eichenwicklers, Tortrix viridana L. (Lepidoptera, Tortricidae) in Unterfranken, *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 1984, Vol. 98, No. 1, pp. 73–95.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Sukhovol'skii V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (*Population dynamics of the forest insects*), Moscow: Nauka, 2001, 373 p.

Isaev A.S., Lyamtsev N.I., Ershov D.V., Kontrol' chislennosti lesnykh nasekomykh v sisteme lesoentomologicheskogo monitoringa (Regulation of the forest insect poulation as a part of the system of enthomological monitoring of forests), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Forest ecosystems of Russia: diversity and dynamics), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2012, Vol. 1, pp. 383–421.

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2015, 262 p

Liebhold A., Elkinton J., Williams D., Muzika R.M., What causes outbreaks of the gypsy moth in North America?, *Population Ecology*, 2000, Vol. 42, No. 3, pp. 0257–0266.

Lyamtsev N.I., *Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada v lesostepnykh dubravakh Evropeiskoi Rossii* (Population dynamics of gypsy moth in the oak stands of the forest-steppe in European part of Russia), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2013, 98 p.

Lyamtsev N.I., Dmitrieva I.V., Vliyanie solnechnoi aktivnosti na izmenenie chislennosti neparnogo shelkopryada (Effect of the solar activity on variations in population of gypsy moth), *Biofizika*, 1998, Vol. 43, No. 4, pp. 603–609.

Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo razmnozheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoi situatsii (Modification of gypsy moth outbreaks related to ecological-climatic situation), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 3–9.

Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Zukert N.V., Vliyanie klimata i pogody na dinamiku chislennosti neparnogo shelkopryada v evropeiskoi Rossii (Effects of climate and weather on pop-

ulation dynamics of gypsy moth in European part of Russia), *Lesovedenie*, 2000, No. 1, pp. 62–67.

Lyamtsev N.I., Mnogoletnyaya dinamika chislennosti zelenoi dubovoi listovertki v Evropeiskoi Rossii (Long-term population dynamics of the European oak leafroller in the European part of Russia), *Lesovedenie*, 2011, No. 6, pp. 79–85.

Nedorezov L.V., Sadykova D.L., K probleme vybora matematicheskoi modeli dinamiki populyatsii (na primere zelenoi dubovoi listovertki) (A contribution to the problem of selecting a mathematical model of population dynamics with particular reference to the green oak tortrix), *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal*, 2005, No. 4, pp. 263–272.

Panina N.B., Belov A.N., Effektivnost' entomofagov neparnogo shelkopryada v kompleksnykh ochagakh nasekomykh-fitofagov v dubravakh Privolzhskoi vozvyshennosti (Gypsy moth entomophage efficiency in integrated outbreaks of insects-phytophages in Volga region highlands oak woods), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2012, No. 1, pp. 26–34.

Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., *Analiz vzaimodeistviya listogryzushchikh nasekomykh s dubom* (Analysis of the interaction between leaf-eating insects and oaks), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.

Schwerdtfeger F., Das Eichenwickler als Problem, *Forschung und Beratung*, Reihe C, Heft 1, 1961, 174 p.

Semevskii F.N., Otsenka regulyatornoi roli faktorov dinamiki chislennosti (Contribution of controls of the population dynamics), *Zhurnal obshchei biologii*, 1972, Vol. 33, No. 5, pp. 569–578.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Vzaimootnosheniya raznykh vidov duba i fillofagov kak ob"ekt biogeotsenoticheskikh issledovanii (Relationship of different types of oak and phillophages as an object of biogeocenotic research), *Lesovedenie*, 2021, No. 5, pp. 547–554.

Znamenskii V.S., Belov A.N., Optimizatsiya sistemy ucheta gusenits i kukolok neparnogo shelkopryada (Optimization of the accounting system for gypsy moth caterpillars and pupae), *Ekspress-informatsiya*, 1976, Vol. II, pp. 14–15.

Znamenskii V.S., Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada v dubravakh lesostepi (Population dynamics of gypsy moth in oak forests of forest-steppe), *Lesovedenie*, 1984, No. 4, pp. 12–20.

Znamenskii V.S., Kupriyanova V.A., Rol' paraziticheskikh nasekomykh i boleznei v dinamike chislennosti zelenoi dubovoi listovertki (The role of parasitic insects and diseases in the dynamics of the number of green oak leafworm), In: *Zashchita lesa ot vreditelei i boleznei (Protection of the forest from pests and diseases)* Moscow: VNIILM, 1980, pp. 83–93.

Znamenskii V.S., Lyamtsev N.I., Optimizatsiya metodov ucheta listovertok i pyadenits v dubovykh drevostoyakh (Optimization of accounting methods for leafworms and moths in oak stands), *Lesnoe khozyaistvo*, 1989, No. 6, pp. 38–41.

Znamenskii V.S., Lyamtsev N.I., Osobennosti dinamiki chislennosti neparnogo shelkopryada v kompleksnykh ochagakh listogryzushchikh nasekomykh (Features of population dynamics of the gypsy moth in complex centers of reproduction of leaf eating insects), In: *Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh i boleznei* (Protection of forests from pest insects and diseases), Moscow: Izd-vo VNIILM, 1990, pp. 11–21.

Znamenskii V.S., O formirovanii i razvitii kompleksnykh ochagov listogryzushchikh nasekomykh v dubravakh (On the formation and development of complex foci of leaf-eating insects in oak forests), *Biologicheskie nauki*, 1972, No. 11, pp. 19–23.

Znamenskii V.S., Polyakova L.A., Uchet chislennosti kladok yaits zelenoi dubovoi listovertki (Accounting for the number of egg raftings of the green oak leafworm), *Lesnoe khozyaistvo*, 1978, No. 3, pp. 75–79.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 142–149

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 632.787:632.937

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ФЕРОМОННЫЙ МОНИТОРИНГ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА[1]

© 2023 г. В. И. Пономарев[a], *, Г. И. Клобуков[a], В. В. Напалкова[a]

[a] *Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, Екатеринбург, 620134 Россия*

**E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.06.2022 г.
После доработки 18.08.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Метод феромонного мониторинга в системе надзора за плотностью вредителей приобрел широкую популярность ввиду его относительной простоты. Целью исследования был анализ степени соответствия результатов феромонного мониторинга и динамики плотности популяции непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)), а также внешних факторов, влияющих на результаты феромонного мониторинга. Феромонный мониторинг проводили на ареале зауральской популяции в Свердловской области, в двух районах – с высокой плотностью популяции и периодическими вспышками массового размножения и очень низкой плотностью, с отсутствием периодических вспышек массового размножения в течение 10 лет. Параллельно с феромонным мониторингом проводили мониторинг плотности популяции на основании осеннего учета кладок. Результаты многолетнего феромонного мониторинга непарного шелкопряда позволяют прийти к следующим выводам. Основное влияние на уловистость ловушек оказывают погодные условия, в том числе температура воздуха и устойчивость воздушных потоков в период лета самцов. Плотность кладок и коэффициент размножения популяции непарного шелкопряда могут оказывать влияние на результаты феромонного мониторинга, но они не являются определяющими. Делать прогнозы изменения плотности популяции этого вида можно только при детальном феромонном мониторинге с точным фиксированием периода основного лета самцов и на основании поправочных коэффициентов, учитывающих погодные условия. Экономическая целесообразность такого рода работ с целью оценки плотности вредителя и слежения за динамикой численности представляется авторам сомнительной.

Ключевые слова: непарный шелкопряд, феромонный мониторинг, динамика плотности популяции, погодные факторы.

DOI: 10.31857/S0024114823020067, **EDN:** ALPTPR

Половые феромоны насекомых в последние десятилетия широко используются в практике лесозащиты как для обнаружения и контроля инвазивных видов, так и для мониторинга динамики плотности основных лесных насекомых-филлофагов (Grant, 1991; Маслов и др., 2013). Метод феромонного мониторинга в системе надзора за плотностью вредителей приобрел широкую популярность ввиду относительной простоты и низкой трудоемкости метода. В связи с тем, что устойчивая корреляция между плотностью популяции и уловистостью ловушек не прослеживается (Суховольский и др., 2021), при проведении лесопатологического мониторинга рекомендуется ориентироваться на пороговую (или критическую) уловистость, по достижении которой необходимо осуществлять детальный надзор (Маслов и др., 2013). Феромонный мониторинг непарного шелкопряда активно проводят как в России, так и за рубежом, особенно на Североамериканском континенте (Elkinton et al., 1981; Tobin et al., 2016). Однако проведение феромонного мониторинга в России и на Североамериканском континенте имеет разную специфику. Так как непарный шелкопряд на этом континенте является инвазивным, наибольшее внимание при феромонном мониторинге уделяется контролю распространения этого вида и ориентировочного определения плотности популяции (Tobin et al., 2007; Regniere et al., 2009). В связи с тем, что, в отличие от подавляющего большинства районов ареала непарного шелкопряда в России, где самки откладывают яйцекладки на комли деревьев, и только в отдельных регионах откладка яиц возможна на скалы, под камни, на листья и по всему стволу (Дальний Восток, Бурятия, Тыва, Алтай) (Юрченко, Турова, 1988; Фомин и др., 2022), и верификация плот-

[1] Статья подготовлена в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН.

ности популяции на основании учета кладок относительно проста, характер откладки яйцекладок на Североамериканском континенте (по всему стволу, на ветвях, на строениях и т.п.) (Doan et al., 1981) не позволяет достаточно корректно верифицировать данные феромонного мониторинга по результатам осеннего учета кладок. В зависимости от концентрации феромона (диспарлюр), типа ловушки, региона, рельефа, гидротермических условий, называют разные цифры порогового (или критического) значения уловистости – от 50 до 500 самцов на ловушку (Бедный, 1984; Прибылова, 1986; Sharov et al., 1997; Кобзарь и др., 2012; и др.). В рекомендациях по применению феромонов при ведении лесопатологического мониторинга (Маслов и др., 2013), в зависимости от типа леса и бонитета, указана критическая уловистость в количестве от 20 до 100 самцов на ловушку. Однако средняя уловистость однотипной ловушки за сезон может различаться на порядок и более при сопоставимой плотности популяции как в разных частях ареала, так и в одном районе в разные сезоны (Пономарев и др., 2014).

Целью исследования был анализ степени соответствия результатов многолетнего феромонного мониторинга и динамики плотности зауральской популяции непарного шелкопряда, а также внешних факторов, влияющих на результаты феромонного мониторинга.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Феромонный мониторинг непарного шелкопряда проводили в зауральской популяции в двух районах Свердловской области: в Екатеринбурге и его окрестностях (N 56°51′, E 60°36′), в Каменск-Уральском районе (Свердловское лесничество, Покровский мастерский участок), на юге Свердловской области (N 56°28′ E 61°36′).

В насаждениях Каменск-Уральского района периодически возникают вспышки массового размножения непарного шелкопряда с сильной и сплошной дефолиацией насаждений. Насаждения представлены в основном двумя видами берез – основной кормовой породой непарного шелкопряда в этом регионе: березой повислой (*Betula pendula* (Roth)) и березой пушистой (*Betula pubescens* (Ehrh)) – с преобладанием первого вида.

В Екатеринбурге и его окрестностях за все годы наблюдений за непарным шелкопрядом вспышек массового размножения с сильной и сплошной дефолиацией насаждений не отмечено, очень высокая плотность кладок (до одной кладки на дерево березы) зафиксирована в 2016 г. Насаждения смешанные, с долей березы не более 10%.

В ходе мониторинга применяли феромонно-инсектицидные ловушки типа “молочный пакет” с диспенсерами, содержащими 500 мкг (+)–диспарлюра, и инсектицидными пластинами, пропитанными 2.2-дихлорвинилом-диметилфосфатом (производство США). В обоих районах в разные годы выставляли от 3 до 4 ловушек. Время экспозиции было всегда одинаково: вывешивали ловушки в конце июня, снимали – в конце сентября.

В насаждениях Каменск-Уральского района мониторинг проводили в двух пунктах учета, удаленных между собой на 4 км. В каждом пункте в разные годы вывешивали от одной до двух ловушек. В период с 2009 по 2012 гг. учет отловленных самцов осуществляли не реже раза в 3 дня, с 2013 по 2018 гг. – с периодичностью в две недели.

В Екатеринбурге и его окрестностях мониторинг проводили с 2010 по 2018 гг. в трех пунктах учета: 1) городские насаждения, доля кормовой породы (березы) до 10%, в разные годы от двух до трех ловушек; 2) пригород, 1 км от черты города в западном направлении, сосново-березовые насаждения, доля березы 10% и менее, одна ловушка; 3) пригород, 10 км от черты города в западном направлении, сосново-березовые насаждения, доля березы более 10%, две ловушки. Ловушки всегда вывешивали в одном и том же месте. Учет отловленных самцов в городе и пригороде (1 км от черты города) во все годы проводили ежедневно, в пункте пригород, 10 км от черты города в западном направлении – с периодичностью в две недели.

Учет плотности популяции по кладкам в пунктах феромонного мониторинга осуществляли осенью. В каждом пункте осматривали не менее 500 стволов березы.

Анализ метеоусловий в период лета выполняли на основании метеоданных, размещенных на сайте “Погода и климат”, обработку полученных результатов проводили с использованием программы Excel. Для удобства анализа, по аналогии с общепринятым показателем “коэффициент размножения”, который рассчитывается как частное от деления плотности кладок предыдущего года к плотности кладок текущего года, ввели показатель “коэффициент уловистости”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты феромонного мониторинга и учета плотности кладок (табл. 1) свидетельствуют о том, что в Каменск-Уральском районе в течение 10 лет, несмотря на значительное изменение плотности популяции (на 1–2 порядка), уловистость ловушек сохранялась на очень высоком уровне. Исключение составили 2009 и 2010 гг. – период вспышки с очень высокой плотностью кладок (до 10 на дерево), когда уловистость ловушек была в 2 раза и более ниже по сравнению с периодом кризиса (2012 г.) и депрессии (с 2013 г.

Таблица 1. Уловистость феромонных ловушек, плотность кладок в местах установок ловушек, коэффициент размножения и коэффициент уловистости

Годы	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Каменск-Уральский район										
Уловистость на ловушку, шт.	543	590	1164	859	1958	969	225	1530	1905	874
Плотность кладок, шт./дер.	16	10	11	0.19	0.13	0.016	0.03	0.36	0.06	0.015
Коэффициент размножения	2.9	0.65	1.03	0.017	0.70	0.12	1.95	11.7	0.17	0.25
Коэффициент уловистости	–	1.08	2	0.73	2.27	0.49	0.23	6.8	1.24	0.46
Екатеринбург (город)										
Уловистость на ловушку, шт.	–	209	38	17	664	8	3	648	67	3
Плотность кладок*, шт./дер.	0.2	0.04	0.005	0.005	0.04	0.008	0.005	0.76	0.04	0.005
Коэффициент размножения	–	0.2	0.13	1	8	0.2	0.63	152	0.05	0.13
Коэффициент уловистости	–	–	0.18	0.45	39.06	0.01	0.38	216	0.1	0.04
Пригород (1 км от черты города в западном направлении)										
Уловистость на ловушку, шт.	–	237	169	46	800	27	5	137	388	12
Коэффициент уловистости	–	–	0.71	0.27	17.39	0.03	0.19	27.4	2.83	0.03
Пригород (10 км от черты города в западном направлении)										
Уловистость на ловушку, шт.	–	913	528	114	638	209	8	202	2364	149
Плотность кладок*, шт./дер.	0.02	0.01	0.01	0.005	0.01	0.005	0.005	0.04	0.02	0.005
Коэффициент размножения	–	0.5	1	0.5	2	0.5	1	8	0.5	0.25
Коэффициент уловистости	–	–	0.58	0.22	5.6	0.33	0.04	66.67	11.7	0.06

Примечание. Плотность кладок приведена на осень текущего года; * для Екатеринбурга и окрестностей плотность кладок дана на одно дерево основного кормового растения (березы); – нет данных.

по настоящее время); а также 2015 г. с уловистостью чуть более 200 самцов на ловушку, что, по всей видимости, связано с низкой температурой воздуха в период лета самцов (об этом будет сказано ниже). В то же время результаты феромонного мониторинга в Екатеринбурге и его окрестностях показывают, что, несмотря на крайне низкую плотность популяции непарного шелкопряда в этом районе, отличающуюся на порядок, а в отдельные годы и больше (плотность приведена на кормовое дерево, березу, а ее состав в насаждениях около 10%), от плотности популяции в Каменск-Уральском районе, уловистость ловушек часто очень высока и иногда выше, чем в Каменск-Уральском районе. Эти данные свидетельствуют о крайней сложности определения пороговой или критической уловистости.

Расчет корреляции между уловистостью ловушек и плотностью популяции по кладкам показал, что для Каменск-Уральского района коэффициент корреляции составляет –0.37 при $P = 0.299$; для Екатеринбурга – 0.67 при $P = 0.0501$; для окрестностей Екатеринбурга – 0.24 при $P = 0.541$. Результаты расчета крайне неоднозначны. В районе, где феромонный мониторинг имеет практическое значение для контроля численности популяции (Каменск-Уральский район), корреляция отрицательная, а в районе, где такой мониторинг практического значения не имеет (Екатеринбург и окрестности), она положительная и для Екатеринбурга высокая (на грани значимости, но не значимая).

В связи с тем, что одна из основных задач феромонного мониторинга при контроле плотности популяции заключается в анализе ее изменения (увеличения или снижения), мы посмотрели соответствие изменения плотности популяции на основании учета кладок изменению уловистости ловушек. Для этого сравнили коэффициент размножения и коэффициент уловистости.

В Каменск-Уральском районе в четырех из девяти случаев коэффициент уловистости имел схожий вектор изменения при отклонении коэффициента размножения от единицы (рост или снижение плотности популяции) с коэффициентом размножения (2012, 2014, 2016, 2018 гг.). В четырех случаях из девяти уловистость указывала на обратную картину: в 2010, 2013, 2017 гг. при увеличении уловистости самцов произошло снижение плотности по сравнению с предыдущим годом; в 2015 г. при двукратном увеличении плотности уловистость сократилась в 4 раза. В одном случае (2011 г.) при отсутствии изменений в плотности популяции уловистость выросла двукратно.

В Екатеринбурге в 7 случаях за 8 лет коэффициент уловистости изменяется синхронно с коэффициентом размножения, в 2012 г. при коэффициенте размножения, равном 1, уловистость падает. В пригороде коэффициент уловистости изменяется синхронно с коэффициентом размножения в 5 случаях за 8 лет. В двух случаях (2011 и 2015 гг.) коэффициент уловистости меньше 1 при коэффициенте размножения 1, и только в одном случае (2017 г.) коэффициент уловистости

больше 1 при снижении плотности популяции. Проведенное исследование показывает, что сравнение векторов коэффициента размножения и коэффициента уловистости позволяет более объективно оценить изменение плотности популяции на основании феромонного мониторинга, по сравнению с корреляционным анализом или прямым сравнением уловистости ловушек в разные годы (особенно при низкой плотности популяции), равно как и ориентацией на пороговую (критическую) уловистость.

Такие различия в синхронности изменения данных феромонного мониторинга и численности популяции в районах с разной плотностью популяции подтверждают корректность математической модели (Суховольский и др., 2021) зависимости уловистости феромонных ловушек от плотности популяции: уловистость ловушки растет с увеличением плотности популяции, а далее, достигая критического значения, падает.

Несмотря на положительную корреляцию уловистости ловушек и плотности популяции при ее крайне невысокой численности (Екатеринбург и его окрестности), в отдельные годы происходят очень значительные изменения уловистости, не коррелирующие с соответствующим изменением плотности. Возможное объяснение этому может быть связано с погодными условиями в период лета самцов.

При анализе динамики уловистости ловушек в разные годы, в первую очередь, необходимо понять, почему во всех пунктах учета значительно снизилась уловистость в 2015 г., несмотря на не изменившуюся по сравнению с 2014 г. плотность популяций. Согласно сайту “Погода и климат”, в этом году отмечена очень низкая температура воздуха в июле-августе. В июле температура была на 3.6°С ниже нормы и составила 15.4°С. В августе на 2.6°С ниже нормы и составила 13.3°С. Лет самцов во всех пунктах учета проходил с конца июля до середины августа. Пороговый уровень температуры, необходимой для активного лета самцов непарного шелкопряда, составляет 15°С (Бедный, 1984). В 2014 г. во всех пунктах учета лет самцов проходил в августе при среднемесячной температуре 17.2°С, что выше нормы на 1.2°С.

В данных по уловистости самцов в Екатеринбурге обращает на себя внимание значительное ее увеличение в 2013 и в 2016 гг. Если увеличение уловистости в 2016 г. можно объяснить значительным увеличением плотности популяции, то в 2013 г. плотность популяции увеличилась на порядок по сравнению с 2012 г. и была сопоставима с плотностью популяции в 2010 г., а уловистость оказалась значительно выше. Температура воздуха в период лета самцов с 2010 по 2014 гг. была в пределах нормы или выше и повлиять на их лет не могла. Согласно проведенному нами анализу (Пономарев и др., 2014), значительное увеличение уловистости в 2013 г. связано с тем, что в тот год в период лета самцов дули устойчивые ветры восточного направления (более 70% всего времени). Изменение уловистости коррелировало с длительностью устойчивости воздушных потоков одного направления. Значительное влияние устойчивых воздушных потоков на уловистость феромонных ловушек позже было подтверждено феромонным мониторингом в горных условиях Южного Кыргызстана (Пономарев и др., 2021).

Таким образом, погодные условия в период лета самцов могут оказывать значительное влияние на результаты феромонного мониторинга.

В данных по феромонному мониторингу в Екатеринбурге и его окрестностях обращает на себя факт того, что в одни годы уловистость в городе и окрестностях сопоставима, в другие она различается, иногда очень существенно, несмотря на то, что мониторинг проводили на относительно небольшой территории. В 2011, 2016 и 2017 гг. наблюдаются существенные различия в уловистости в городе и в окрестностях (1 км от черты города в западном направлении) в отличие от других годов мониторинга.

В окрестностях города (1 км и 10 км от черты города) не отмечено различий в уловистости в 2012, 2013, 2015 и в 2016 гг.

Результаты фенологии лета в местах ежедневного мониторинга (город и его окрестности на удалении в 1 км от черты города в западном направлении) показывают (табл. 2), что в одни годы фенология лета самцов в городе и пригороде была синхронной, в другие – сроки лета в городе и пригороде значительно различались. Причины этого явления были проанализированы нами ранее (Пономарев и др., 2016). Они связаны с разным температурным режимом в городе и окрестностях (Ландсберг, 1983) и ускорением развития гусениц при снижении суммы эффективных температур при раннеэмбриональном развитии.

В 2010, 2012, 2013 и 2016 гг. лет самцов в городе и его окрестностях проходил почти одновременно, с небольшой задержкой в пригороде. Относительно небольшие различия в сроках лета были и в 2018 г. Около 40% самцов в пригороде летело позже. Существенных различий в уловистости ловушек за период наблюдений, за исключением 2016 г., не отмечено. В 2016 г. плотность популяции в городе была на порядок больше, по сравнению с пригородом, и это единственный год за все время мониторинга, когда уловистость в городе оказалась намного выше, чем в пригороде.

Значительные различия в фенологии лета в городе и пригороде были зафиксированы в 2011, 2014, 2015 и 2017 гг.

В 2015 г., как уже указано выше, температурные условия были очень неблагоприятны в пери-

Таблица 2. Фенология лета самцов непарного шелкопряда в городе и пригороде Екатеринбурга в 2010–2018 гг. (% от отловленных самцов)

Даты учета	Годы учета																	
	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018	
	1*	2**	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
	Улов самцов за сезон, шт.																	
	209	237	38	169	17	46	664	800	8	27	3	5	648	137	66	388	3	12
	Распределение улова самцов по датам учета, %																	
4.07	7	3	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.07	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.07	7	0	3	0	35	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16.07	9	0	0	0	41	41	0	0	0	0	33	0	0	1	0	0	0	0
20.07	14	2	5	0	12	44	0	0	0	0	0	0	82	8	0	0	0	0
24.07	30	15	8	1	0	9	0	0	0	0	67	0	18	90	0	0	0	8
28.07	16	14	40	10	0	2	38	31	0	0	0	20	0	0	6	0	0	0
1.08	12	38	29	20	0	2	47	41	20	0	0	0	0	0	15	0	67	0
5.08	5	21	0	6	0	0	15	25	20	0	0	40	0	0	20	1	0	8
9.08	1	4	0	16	0	0	0	2	40	24	0	0	0	0	9	10	33	43
13.08	0	1	13	39	0	0	0	1	0	8	0	20	0	1	9	5	0	8
17.08	0	0	0	9	0	0	0	1	20	11	0	0	0	0	23	17	0	25
21.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	20	0	0	8	19	0	0
25.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	9	36	0	8
29.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1	9	0	0
2.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	3	0	0

Примечание. * Город; **пригород, 1 км от черты города.

од лета самцов во всех пунктах учета. Уловистость крайне низка.

Отсутствуют существенные различия в уловистости в 2014 г. Значительные различия отмечены в 2011 г. и очень значительные – в 2017 г. Какого-либо преобладания воздушных потоков в эти годы в период лета самцов в городе и пригороде не отмечено (табл. 3), и они не могли оказать существенного влияния на результаты мониторинга.

Таблица 3. Розы ветров в период лета самцов непарного шелкопряда в Екатеринбурге и окрестностях в 2014 и 2017 гг.

Пункты учета	Направление ветра, % от всего времени							
	С	СВ	В	ЮВ	Ю	ЮЗ	З	СЗ
2011 г.								
Город	7	5	23	16	9	7	11	22
Пригород	15	2	13	10	4	9	26	21
2014 г.								
Город	3	4	10	20	24	10	12	17
Пригород	11	11	15	20	7	6	20	10
2017 г.								
Город	13	0	3	4	8	7	36	29
Пригород	8	1	4	7	15	15	30	20

Примечание. С – северный; СВ – северо-восточный; В – восточный; ЮВ – юго-восточный; Ю – южный; ЮЗ – юго-западный; З – западный; СЗ – северо-западный.

Среднесуточная температура воздуха в 2011 г. составляла в период основного лета самцов в городе и пригороде 22°С и 17°С соответственно, в 2014 г. – 17°С и 19°С и в 2017 г. – 16°С и 19°С. То есть, за исключением 2017 г., температурные условия были в пределах нормы и также не могли оказать существенного влияния на уловистость ловушек.

Особенно сложно интерпретировать результаты мониторинга в 2017 г., учитывая очень значительные различия в уловистости в пригороде, особенно в 10 км от черты города в западном направлении, по сравнению с городом (67 и 2364 самца на ловушку). Возможно, на результаты повлияла более высокая (на порядок) выживаемость до имаго в пригороде: в городе коэффициент размножения составил 0.05, в пригороде – 0.5. Также в период активного лета в городе температурные условия были близки к пороговым для имагинальной стадии (порог летной активности имаго – 15°С), тогда как в период лета особей в пригороде температура была в пределах нормы. Эти факторы могли повлиять на столь значительную разницу в уловистости в городе и пригороде в 2017 г.

В связи с тем, что значительные различия в уловистости ловушек в городе и пригороде были

выявлены только в годы с различной фенологией лета самцов в этих пунктах учета, а ранее установленные погодные факторы (температура воздуха и устойчивость воздушных потоков) на этот показатель решающего влияния оказать не могли, существует большая вероятность влияния других погодных факторов, в частности осадков и влажности воздуха.

Согласно расчетам В.Г. Суховольского с соавторами (2021), диспарлюр (феромон непарного шелкопряда) устойчив к ультрафиолетовому излучению, но неустойчив к молекулам воды в воздухе, то есть повышенная влажность воздуха и (или) осадки могут снижать насыщенность воздуха молекулами феромона и, таким образом, понижать уровень "информационного шума", способного дезориентировать свежевышедших самцов, и, соответственно, снижать размер информационного облака вокруг ловушки, влияя на поисковую активность самцов. Такие различия по влажности и осадкам в период основного лета самцов в городе и пригороде были отмечены в 2017 г. – 70% влажности воздуха и 35 мм осадков – в городе и 65% влажности и 9 мм осадков – в пригороде. В 2011 и 2014 гг. различий по этим погодным факторам не отмечено.

Являлся ли какой-то из факторов доминирующим или их действия носили кумулятивный эффект, на настоящий момент ответить невозможно, но такие значительные различия в уловистости в 2017 г. при сопоставимой плотности на ограниченной территории-еще раз указывают на крайне низкую объективность феромонного мониторинга.

На большей части ареала непарного шелкопряда на территории Российской Федерации самки откладывают яйца на комли деревьев. Для осеннего мониторинга плотности в этих частях ареала достаточно одного учета, при его относительно низкой трудоемкости и возможности контроля значительных площадей насаждений.

При проведении феромонного мониторинга в действующем методическом руководстве (Маслов и др., 2013) рекомендуется проводить осмотр ловушек не реже, чем каждые 3–5 дней, ловушки необходимо вывешивать с середины июня сроком на 2 мес. Исходя из рекомендаций, при проведении феромонного мониторинга непарного шелкопряда необходимо не менее двенадцати учетов. Экономическая целесообразность такого рода работ с целью оценки плотности вредителя и слежения за динамикой численности представляется сомнительной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов многолетнего феромонного мониторинга лета самцов непарного шелкопряда показал, что на результаты мониторинга значительное влияние оказывают погодные факторы в период лета. Наиболее существенными из них являются воздушные потоки и их устойчивость в период лета самцов, а также температура воздуха. Отмечено отсутствие корреляции между плотностью популяции и уловистостью ловушек при относительно высокой плотности популяции (более 0.01 кладки на дерево). При более низкой плотности популяции такая корреляция может наблюдаться, но при такой плотности она не имеет практического значения. Полученные результаты также указывают на высокую степень сложности определения пороговой или критической уловистости. Плотность кладок и коэффициент размножения популяции непарного шелкопряда могут оказывать влияние на результаты феромонного мониторинга, но они не являются определяющими.

Делать прогнозы изменения плотности популяции этого вида можно только при детальном феромонном мониторинге с точным фиксированием периода основного лета самцов и на основании поправочных коэффициентов, учитывающих погодные условия. Для их уточнения необходимы многолетние детальные учеты. Но даже при этих условиях объективность таких прогнозов крайне относительна и будет требовать верификации на основании осеннего учета кладок.

Феромонный мониторинг может быть использован в качестве вспомогательного инструмента мониторинга в тех частях ареала непарного шелкопряда, где осенний учет по кладкам сопряжен с трудностями их обнаружения, обусловленными откладкой яиц под камни, в расщелины скал, высоко по стволу или на листья деревьев (Алтай, Бурятия, Тыва, Дальний Восток и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бедный В.Д. Технология применения диспарлюра в лесозащите. Кишинев: Штиинца, 1984. 113 с.

Кобзарь В.Ф., Данилов Р.Ю., Кобзарь М.И. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.) в Краснодарском крае: мониторинг и прогнозирование изменения плотности популяции // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2012. № 200. С. 42–50.

Ландсберг Г.Е. Климат города. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 248 с.

Маслов А.Д., Лямцев Н.И., Сергеева Ю.А., Комарова И.А., Демаков Ю.П., Шеховцов В.П., Поповичев В.В., Ковалева О.А., Серый Г.А., Юрченко Г.И., Турова Г.И., Вендило Н.В., Лебедева К.В., Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Мозолевская Е.Г., Яковенко А.К., Пятнова Ю.Б. Применение феромонов важнейших вредителей леса при ведении лесопатологического мониторинга. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 36 с.

Пономарев В.И. Клобуков Г.И., Орозумбеков А.А., Серый Г.А. Влияние погодных факторов на результатив-

ность феромонного мониторинга непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2014. № 207. С. 202–211.

Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Напалкова В.В. Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) от температурных условий в период эмбрионального развития // Вестник Томского государственного университета. Сер. Биология. 2016. № 3(35). С. 107–127.

Пономарев В.И., Мамытов А.М., Ашимов К.С. Влияние расстояния между ловушками на результаты феромонного мониторинга непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidae) в горных условиях Южного Кыргызстана // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2021. № 236. С. 185–197.

Прибылова М.В. Эффективность диспарлюровых ловушек для надзора и прогноза численности непарного шелкопряда // Лесное хозяйство. 1986. № 7. С. 68–70.

Сайт “Погода и климат”. Метеостанция Екатеринбурга. URL: http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=28440

Суховольский В.Г., Артюшенко П.В., Томилин Ф.Н., Цикалова П.Е., Ковалев А.В. Феромоны лесных насекомых: системный и квантовохимический анализ. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 150 с.

Фомин С.Н., Баринов В.В., Мыглан В.С. Вспышки массового размножения Lymantria dispar в Республике Тыва, история исследований, результаты и дендрохронологические перспективы // Журн. Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2022. № 15(1). С. 48–71.

Юрченко Г.И., Турова Г.И. Временные рекомендации по надзору за непарным шелкопрядом на Дальнем Востоке // Хабаровск: ДальНИИЛХб, 1988. 19 с.

Doane C.C., McManus M.L. The gypsy moth: research toward integrated pest management // U.S. Dept. of Agriculture. Technical bulletin. 1981. 1584 p.

Elkinton J.S., Cardé R.T. The use of pheromone traps to monitor distribution and population trends of the gypsy moth // Management of Insect Pests with Semiochemicals. Springer, Boston, MA. 1981. P. 41–55.

Grant G.G. Development and use of pheromones for monitoring lepidopteran forest defoliators in North America // Forest Ecology and Management. 1991. № 39. P. 153–162.

McManus M.L., Liebhold A.M. Gypsy moth IPM // Integrated Pest Management: Concepts, Tactics, Strategies and Case Studies. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2009. P. 414–423.

Régnière J., Nealis V.G., Porter K.B. Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada // Biological Invasions. 2009. № 11. P. 135–148.

Sharov A.A., Liebhold A.M., Roberts E.A. Correlation of counts of gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae) in pheromone traps with landscape characteristics // Forest Science. 1997. № 43(4). P. 483–490.

Tobin P.C., Blackburn L.M. Slow the Spread: a national program to manage the gypsy moth // General Technical Report NRS-6. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 2007. 109 p.

Tobin P.C., Cremers, K.T., Hunt, L. Dillan P. All quiet on the western front? Using phenological inference to detect the presence of a latent gypsy moth invasion in Northern Minnesota // Biological Invasions. 2016. № 18. P. 3561–3573.

External Factors Affecting the Pheromone Monitoring of the Spongy Moth

V. I. Ponomarev[1], *, G. I. Klobukov[1], and V. V. Napalkova[1]

[1]Institute Botanic Garden, Ural Branch of the RAS, 8-Marta st. 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia

**E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru*

The method of pheromone monitoring in the pest density management system has gained wide popularity due to its relative simplicity. The aim of the study was to analyze the degree of conformity between the results of pheromone monitoring and population density dynamics of the spongy moth (*Lymantria dispar* (L.)), as well as external factors affecting the results of pheromone monitoring. The pheromone monitoring was carried out in the area of the Trans-Ural moth population in the Sverdlovsk region, in two areas – the one with a high population density and periodic outbreaks and other one with a very low density and no periodic outbreaks over the last 10 years. Simultaneously with the pheromone monitoring, population density was monitored based on autumn counts of egg masses. The results of long-term pheromone monitoring of the spongy moth allow us to come to the following conclusions. The catching capacity of traps is mainly influenced by weather conditions, including air temperature and the stability of air currents during the males' flight. The masses' density and the reproduction rate of the spongy moth population can influence the results of pheromone monitoring, but they are not the decisive factors. It is possible to make predictions of changes in the population density of this species only with detailed pheromone monitoring with accurate recording of main males' flight period, using correction factors that take into account weather conditions. However, the authors doubt the economic feasibility of this kind of measures for the purpose of assessing the pest's population's density and monitoring its dynamics.

Keywords: spongy moth, *pheromone monitoring*, *population density dynamics*, *weather factor*.

Acknowledgements: The paper was prepared within the framework of the State contract with the Botanical Garden of the Ural Branch of the RAS.

REFERENCES

Bednyi V.D., *Tekhnologiya primeneniya disparlyura v lesozashchite* (Technology of disparlure application in forest protection), Kishinev: Shtiintsa, 1984, 167 p.

Doane C.C., McManus M.L., The gypsy moth: research toward integrated pest management, Technical bulletin, U.S. Dept. of Agriculture, 1981, 1584 p.

Elkinton J.S., Cardé R.T., The use of pheromone traps to monitor distribution and population trends of the gypsy moth, In: *Management of Insect Pests with Semiochemicals*, Boston, MA: Springer, 1981, pp. 41–55.

Fomin S.N., Barinov V.V., Myglan V.S., Vspyshki massovogo razmnozheniya Lymantria dispar v Respublike Tyva, istoriya issledovanii, rezul'taty i dendrokhronologicheskie perspektivy (Outbreaks of *Lymantria dispar* (L.) in Tyva, research history), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta, Ser. Biologiya*, 2022, No. 15(1), pp. 48–71.

Grant G.G., Development and use of pheromones for monitoring lepidopteran forest defoliators in North America, *Forest Ecology and Management*, 1991, No. 39, pp. 153–162. http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=28440

Kobzar' V.F., Danilov R.Y., Kobzar' M.I., Neparnyi shelkopryad *Lymantria dispar* (L.) v Krasnodarskom krae: monitoring i prognozirovanie izmeneniya plotnosti populyatsii (Gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) in Krasnodar region: monitoring and forecasting of population density dynamics), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2012, No. 200, pp. 42–50.

Landsberg G.E., *Klimat goroda* (The urban climate), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983, 248 p.

Maslov A.D., Lyamtsev N.I., Sergeeva Yu.A., Komarova I.A., Demakov Yu.P., Shekhovtsov V.P., Popovichev V.V., Kovaleva O.A., Seryi G.A., Yurchenko G.I., Turova G.I., Vendilo N.V., Lebedeva K.V., Baranchikov Yu.N., Pet'ko V.M., Mozolevskaya E.G., Yakovenko A.K., Pyatnova Yu.B., *Primenenie feromonov vazhneishikh vreditelei lesa pri vedenii lesopatologicheskogo monitoringa* (The use of pheromones of the most important forest pests in forest pathological monitoring), Pushkino: VNIILM, 2013, 36 p.

McManus M.L., Liebhold A.M., *Gypsy moth IPM, Integrated Pest Management: Concepts, Tactics, Strategies and Case Studies*, Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2009, pp. 414–423.

Ponomarev V.I., Klobukov G.I., Napalkova V.V., Zavisimost' morfofiziologicheskikh pokazatelei postembrional'nykh stadii neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) ot temperaturnykh uslovii v period embrional'nogo razvitiya (The dependence of the morphological and physiological indices of *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) postembryonic stages from temperature conditions during embryogenesis), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya*, 2016, No. 3(35), pp. 107–127.

Ponomarev V.I., Klobukov G.I., Orozumbekov A.A., Seryi G.A., Vliyanie pogodnykh faktorov na rezul'tativnost' feromonnogo monitoringa neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* (L.) (Influence of climate factors on the efficiency of gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) pheromone monitoring), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2014, No. 207, pp. 202–211.

Ponomarev V.I., Mamytov A.M., Ashimov K.S., Vliyanie rasstoyaniya mezhdu lovushkami na rezul'taty feromonnogo monitoringa neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidae) v gornykh usloviyakh Yuzhnogo Kyrgyzstana (The influence of the distance between traps on the results of pheromone monitoring of the gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidae) in the Southern Kyrgyzstan mountain region), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2021, No. 236, pp. 185–197.

Pribylova M.V., Effektivnost' disparlyurovykh lovushek dlya nadzora i prognoza chislennosti neparnogo shelkopryada (Efficiency of Disparlure Traps for Surveillance and Prediction of Gypsy Moth Abundance), *Lesnoe khozyaistvo*, 1986, No. 7, pp. 68–70.

Régnière J., Nealis V.G., Porter K.B., Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada, *Biological Invasions*, 2009, No. 11, pp. 135–148.

Sharov A.A., Liebhold A.M., Roberts E.A., Correlation of counts of gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae) in pheromone traps with landscape characteristics, *Forest Science*, 1997, No. 43(4), pp. 483–490.

Sukhovol'skii V.G., Artyushenko P.V., Tomilin F.N., Tsikalova P.E., Kovalev A.V., Feromony *lesnykh nasekomykh: sistemnyi i kvantovokhimicheskii analiz* (Forest Insect Pheromones: Systemic and Quantum Chemical Analysis), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2021, 150 p.

Tobin P.C., Blackburn L.M., Slow the Spread: a national program to manage the gypsy moth, *General Technical Report NRS-6*, Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, 2007, 109 p.

Tobin P.C., Cremers, K.T., Hunt, L. Dillan P., All quiet on the western front? Using phenological inference to detect the presence of a latent gypsy moth invasion in Northern Minnesota, *Biological Invasions*, 2016, No. 18, pp. 3561–3573.

Yurchenko G.I., Turova G.I., *Vremennye rekomendatsii po nadzoru za neparnym shelkopryadom na Dal'nem Vostoke* (Temporary recommendations for the surveillance of gypsy moths in the Far East), Khabarovsk: Dal'NIILKhb, 1988, 19 p.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 150–160

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 595.7:591.53

ПРЕДИКТОРЫ ПОВРЕЖДЕНИЯ НАСЕКОМЫМИ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ ПО СПУТНИКОВЫМ ДАННЫМ НА ПРИМЕРЕ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА[1]

© 2023 г. А. В. Ковалев[a], *, П. Е. Цикалова[a]

[a]*Красноярский научный центр СО РАН, Академгородок, д. 50, Красноярск, 660036 Россия*

**E-mail: sunhi.prime@gmail.com*

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.
После доработки 18.06.2022 г.
Принята к публикации 18.06.2022 г.

Вспышки массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) в таежных лесах Сибири начинаются с очагов площадями в единицы га и достигают площадей в сотни тысяч га, что ведет к значительным повреждениям лесов. Границы очагов изменяются во времени и пространстве в зависимости от внешних факторов, динамики популяции и состояния кормовых деревьев. Борьбу с вредителем необходимо начинать за 1–2 года до достижения пика плотности популяции насекомого. В связи с этим важно знать предикторы повышения численности вредителя, заблаговременно определять момент начала вспышек и зоны, в пределах которых возникают вспышки. Для оценки необходимых условий возникновения вспышки предлагается метод оценки состояния лесных насаждений по данным дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ).

Ключевые слова: тайга, лесные насаждения, насекомые-вредители, сибирский шелкопряд, вспышки, мониторинг, дистанционные методы.

DOI: 10.31857/S002411482302002X, **EDN:** AKBVXY

Насекомые являются одним из основных факторов повреждении и гибели лесов. Так, на территории США в период с 2000 по 2016 гг. насекомые повредили около 8 миллионов га (Kosiba et al., 2018). Для многих видов характерны колебания плотности популяции, происходящие синхронно в нескольких местах, иногда с удивительной регулярностью во времени (Liebhold et al., 2004). Лесные насекомые, например: еловая листовертка (*Choristoneura fumiferana* Clem.), лиственничная листовертка (*Zeiraphera griseana* Hb.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), осенне-зимняя огневка – подвержены сильным повторяющимся колебаниям численности с повышением плотности популяции на несколько порядков (Williams, Liebhold, 2000; Bjørnstad et al., 2002; Ims et al., 2004; Johnson et al., 2006; Tenow et al., 2012). Вспышки лесных насекомых вызывают крупномасштабную дефолиацию и гибель видов деревьев-хозяев, некоторые из поврежденных лесных насаждений простираются на миллионы гектаров. Вспышки насекомых изменяют сукцессию и состав лесов, а также круговорот питательных веществ, что имеет серьезные последствия для функций и услуг экосистемы (Boyd et al., 2013).

Вспышки вредителей могут сильно повлиять на состояние экосистемы и, следовательно, иметь далеко идущие последствия для местной экономики, зависящей от конкретных экосистемных услуг (Lewis et al., 2010; Fahse, Heurich, 2011; Nelson et al., 2013). В настоящее время установлено, что вспышки обусловлены факторами разного масштаба, т. е. численностью паразитов на уровне древостоя, взаимосвязанностью на уровне ландшафта и влиянием климата на региональном уровне (Senf et al., 2017; Seidl et al., 2016). Эти выводы совпадают с глобальным ростом повреждений от насекомых, в том числе под влиянием антропогенного изменения климата (Seidl et al., 2017; Kautz et al., 2017). Эмпирические данные подтверждают актуальность этих многочисленных факторов, но комплексное понимание их соответствующих ролей, их взаимодействий и результирующей сложной динамики все еще отсутствует, что ограничивает способность прогнозировать вспышки вредителей. В связи с этим существует потребность в лучшем количественном понимании причинно-следственных связей и межмасштабных взаимодействий, ведущих к крупномасштабным вспышкам (Raffa et al., 2008; Senf et al., 2017).

Как правило, динамика популяций вредителей описывается на уровне насаждений с использова-

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант 22-24-00148).

нием моделей популяций или системной динамики (Fernández, Fort, 2009; Lewis et al., 2010; Fahse, Heurich, 2011). Разработка, параметризация и проверка моделей динамики численности лесных насекомых, основанных на процессах, связанных с динамикой на уровне местной популяции, сопровождаются двумя основными трудностями: (1) построение таких моделей требует всестороннего знания многих процессов, происходящих на уровне местной популяции, и (2) для моделирования необходима оценка плотности насекомых. Однако эти требования трудно выполнимы, поскольку взаимосвязь между процессами в насаждениях и динамикой популяций насекомых в основном изучается в отдельных местах (Royama, 1984). Более того, полученные выводы могут быть слабыми или ненадежными (Peters et al., 2004).

Это, однако, не показывает, как локальные явления трансформируются в крупномасштабную динамику. Хотя существуют модели, описывающие пространственную динамику (Zhou, Liebhold, 1995; Logan et al., 1998), многомасштабная перспектива вспышек вредителей в основном представлена через феноменологию (Peters et al., 2004; Raffa et al., 2008) или эмпирический подход (Bjørnstad et al., 2002; Seidl et al., 2016; Senf et al., 2017).

Сибирские леса являются одним из крупнейших на нашей планете экологических объектов. Они занимают площадь 2.6 млн км^2, а запас древесины превосходит 30–36 млрд м^3. В Восточно-Сибирской тайге преобладают светлохвойные лиственничные леса. Основными факторами гибели хвойных лесов Сибири являются лесные пожары, а на втором месте по площадям повреждения находится воздействие лесных насекомых. В лесах Сибири и Дальнего Востока наиболее вредоносным насекомым-фитофагом является сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) (Коломиец, 1962; Рожков, 1965; Болдаруев, 1969; Плешанов, 1982; Эпова, Плешанов, 1995; Юрченко, Турова, 2002; Михайлов, Сумина, 2012; Павлов и др., 2018). Суммарные площади очагов массового размножения сибирского шелкопряда на территории Сибири составляют десятки миллионов гектаров леса (Эпова, Плешанов, 1995).

Однако для успешной борьбы с вредителями необходима комплексная количественная оценка перспективы вспышек вредителей, которая может быть получена как сумма вероятностей необходимых условий реализации вспышки на данной территории. Развитие вспышек определяется совокупностью факторов: погодных (температурой и осадками в течение сезона), трофических (состоянием корма), физиологических (состоянием особей вредителей и устойчивостью древесных растений к нападению вредителей), а также численностью популяций вредителей (Кондаков, 1974). Для сохранения лесов важно оценить риски вспышек и заблаговременно определить моменты начала вспышек и территории, в пределах которых начинаются вспышки.

Однако для обширных лесов Сибири вести регулярный наземный мониторинг на всей территории и регулярно оценивать плотность популяций вредителей технически и экономически невозможно. В связи с этим необходимы методы, позволяющие заблаговременно выявить территории, на которых в ближайшее время возможны вспышки массового размножения и в пределах которых можно вести локальный мониторинг. Настоящая работа посвящена описанию метода, позволяющего заблаговременно выявить насаждения, в которых за счет ослабления регуляторных механизмов снижается устойчивость к ослаблению насекомыми, что является одним из основных условий вспышки вредителя. Исходные сведения для такой оценки будут получены по данным дистанционного зондирования земли, что позволяет проводить обследования на удаленных участках сибирской тайги.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В настоящей работе в качестве объектов исследования выступали популяции сибирского шелкопряда. Анализ проводился для пихтовых насаждений таежной зоны в очаге массового размножения сибирского шелкопряда на территории Енисейского района Красноярского края. Вспышка массового размножения произошла в 2015–2017 гг. В ходе вспышки насекомые повредили и уничтожили около 1 млн га насаждений пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* (Loud.)).

Для оценки состояния насаждений изучались две трансекты. На рис. 1 показано расположение начальных точек изучаемых трансект. Направление и длина трансект выбирались так, чтобы получить максимально однотипные по рельефу и растительному покрову точки наблюдений.

Расстояние между начальными точками трансект – 46 км. Шаг между точками для каждой трансекты – 1 км. Трансекта 1 длиной около 11 км – в юго-западном направлении, все насаждения на трансекте одновременно повреждались с 2015 года; трансекта 2 длиной 23 км – в западном направлении с неповрежденными до 2020 года насаждениями.

В настоящий момент спутниковые дистанционные оценки состояния насаждений используются в основном для определения нанесенного насекомыми ущерба. При этом одним из основных методов, используемых при анализе, является измерение различных вариантов вегетационного индекса растительности, основанного на

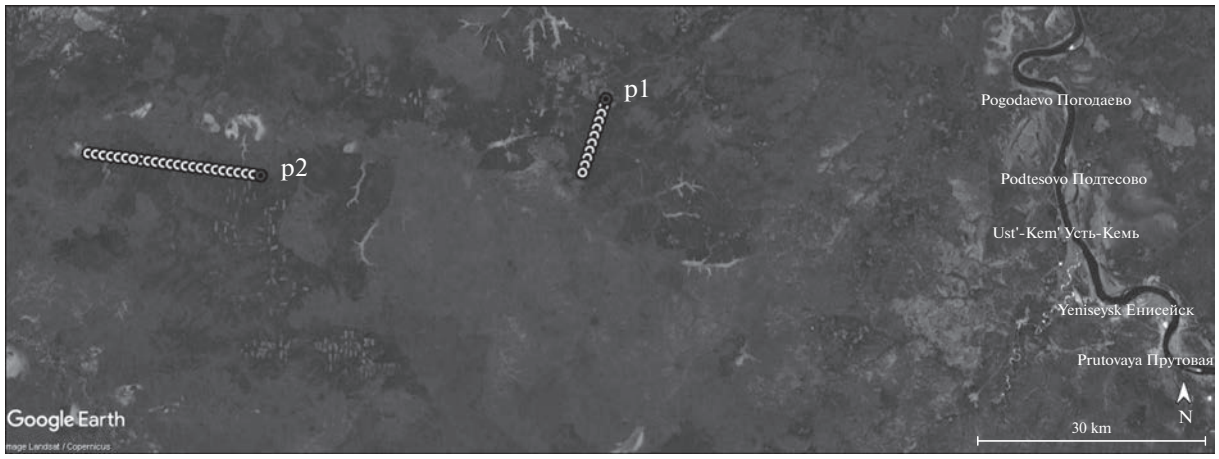

Рис. 1. Расположение начальных точек изучаемых трансект. p1 – (58°42′19.15″ N; 91°1′44.60″ E), трансекта с поврежденными древостоями с 2015 года. p2 – (58°36′55.40″ N; 90°15′1.00″ E), тренсекта с неповрежденными древостоями.

разнице отражения красного и ближнего инфракрасного излучения (Tucker, Sellers 1986). Вегетационный индекс позволяет оценить продуктивность и физиологические свойства растительной компоненты экосистемы (Liu et al., 2017; Rechid et al., 2009) и представляет собой спектральный индикатор фотосинтеза и интенсивности метаболизма растений (Bayarjargal et al., 2006; Cunha, Richter, 2014). Данные ДЗЗ широко используются для картирования пространственной динамики очагов вспышек насекомых (Verbesselt et al., 2012; Liang et al., 2014; Senf et al., 2017). Однако основной целью таких исследований является оценка ущерба, нанесенного вспышкой, и расчет площади потери. Такой индекс достоверно и оперативно показывает деградацию кроны деревьев в ходе развития вспышки массового размножения насекомых. В то же время ослабление древостоев и снижение противодействия дерева насекомым развиваются в течение нескольких лет до начала резкого подъема численности вредителя, но не регистрируются по показателям NDVI, и попытки использовать данные дистанционного зондирования для оценки устойчивости лесных насаждений к внешним воздействиям не приводят к успеху (Spruce et al., 2011; Thayn, 2013; Olsson et al., 2016).

В настоящей работе при использовании дистанционных данных делается попытка перейти от количественных измерений биомассы растений по показателям абсолютных значений вегетативного индекса к оценке реакции фотосинтезирующего аппарата на изменения состояния окружающей среды. Входные и выходные параметры для такой модели могут быть получены одновременно по данным ДЗЗ и быть синхронизированы по времени и месту наблюдения. Мы использовали данные спутников Terra/Aqua, действующих в рамках программы NASA EOS (Earth Observing System). Исходные данные ДЗЗ со спутников Terra/Aqua доступны для свободного скачивания на сервере NASA. Основным прибором для сбора необходимой информации на спутнике является спектрорадиометр среднего разрешения MODIS (Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer). В качестве показателя, характеризующего состояние насаждений, в настоящей работе предложено использовать показатель восприимчивости вегетационного индекса растительность (NDVI) в течение сезона к изменению радиационной температуры земной поверхности (LST). В данной работе показатель NDVI вычисляется по стандартной формуле:

$$\mathrm{NDVI} = \frac{\mathrm{NIR} - \mathrm{RED}}{\mathrm{NIR} + \mathrm{RED}}, \qquad (1)$$

где NIR и Red – нормализованные значения интенсивности отражения в ближнем инфракрасном и красном диапазонах спектра для данной точки земной поверхности. Пространственное разрешение для данных показателей составляет 250 × 250 м. Типичные временные ряды годичной динамики NDVI и LST приведены на рис. 2.

Поскольку рост и состояние кроны деревьев существенно зависит от изменений температуры окружающей среды, то анализ связей между NDVI и LST позволит оценить адаптивный ресурс деревьев в насаждении. В этом случае изменение NDVI можно рассматривать как некоторую функцию от изменений погодных условий и для отдельного года, переменную LST – как входную в системе, а переменную NDVI – как выходную. Если предполагать, что выходной сигнал с некоторым запаздыванием τ зависит от входного, то эту связь можно записать через некоторый оператор F:

$$\mathrm{NDVI}(t) = F(\mathrm{LST}(t - \tau). \qquad (2)$$

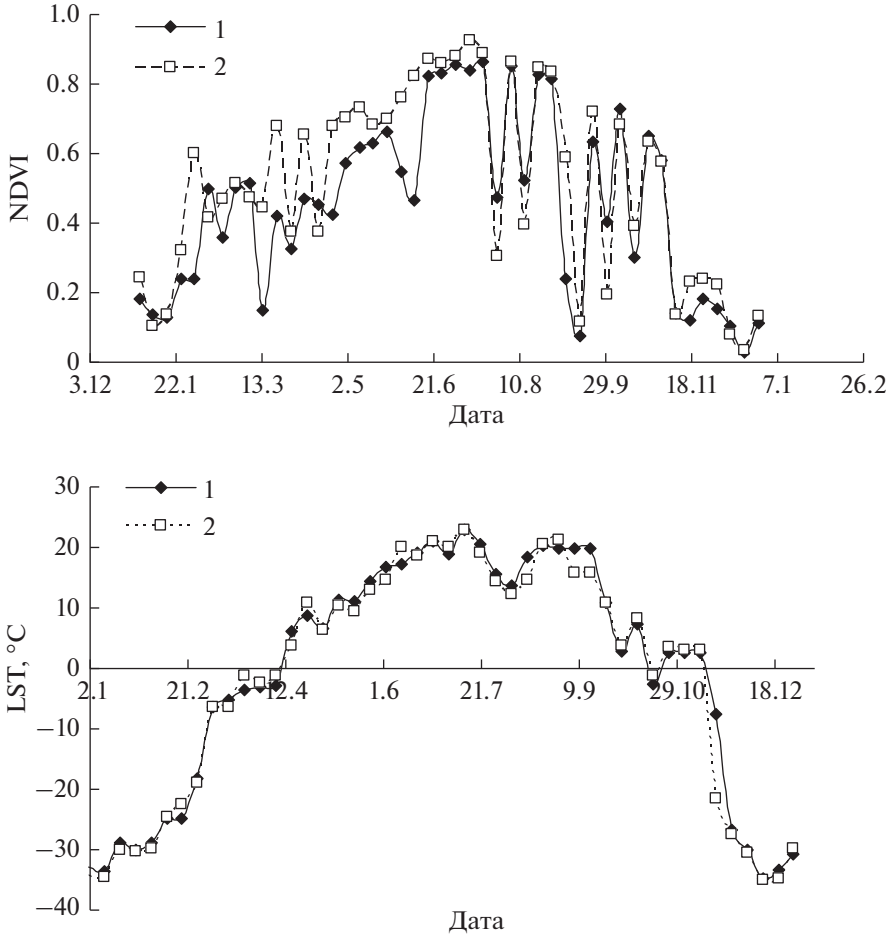

Рис. 2. Типичные временные ряды годичной динамики NDVI и LST. (2010 г.), 1 – проба р101 (очаг с 2015 г.), 2 – проба р201 (контроль).

Ранее было показано, что по сезонным временным рядам NDVI и LST можно оценить оператор F в виде спектральной функции отклика $H(f)$ (Kovalev, Soukhovolsky, 2021):

$$H(f) = \frac{\mathrm{FT}(\Phi_{yx})}{\mathrm{FT}(\Phi_{xx})}, \qquad (3)$$

где Φ_{yx} – кросс-корреляционная функция, связывающая ряды первых разностей NDVI(t) и LST(t) в течение сезона, Φ_{xx} – автокорреляционная функция ряда первых разностей LST, FT – спектральное преобразование Фурье.

Полученная спектральная функция $H(f)$ характеризует скорость и интенсивность воздействия погоды на состояние фотосинтетического аппарата древостоя. Типичный вид спектра функции отклика $H(f)$ представлен на рис. 3.

Значение спектральной функции отклика $H(f_0)$ на некоторой частоте f_0 характеризуют интенсивность и скорость $v = 1/f_0$ отклика NDVI на изменение LST. Составляющие спектра функции отклика на низких частотах (не более $f = 0.16$) характеризуют сильно инерционную реакцию NDVI на изменение LST; составляющие спектра на высоких частотах (от $f = 0.35$ до $f = 0.5$) характеризуют быстрый отклик NDVI на изменение LST. При изменении физиологических свойств деревьев в насаждении реакции на внешние изменения тем-

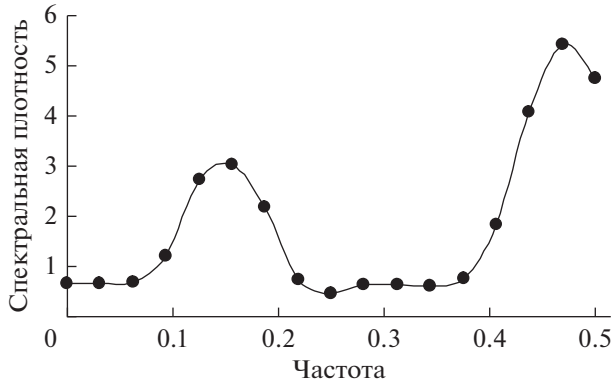

Рис. 3. Типичный вид спектра функции H(f) отклика NDVI на изменение LST (пробная площадь р103 в очаге массового размножения сибирского шелкопряда, 2016 г.).

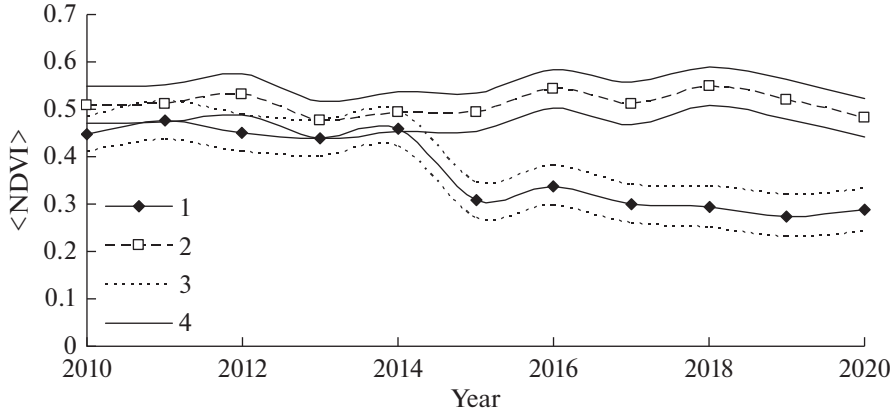

Рис. 4. Динамика средних сезонных значений ⟨NDVI⟩ в очагах массового размножения сибирского шелкопряда (1) и в неповрежденном насаждении (2). 3 – стандартные ошибки ⟨NDVI⟩ для насаждений в зоне вспышки; 4 – стандартные ошибки ⟨NDVI⟩ для неповрежденных насаждений.

пературы ускоряются или замедляются, что меняет соотношение высокочастотных и низкочастотных компонентов спектра.

В дальнейшем анализе используются мощность низкочастотной составляющей LF спектра (частоты от 0 до 0.16 1/день) и мощность высокочастотной составляющей спектра SH в диапазоне $f = 0.35–0.50$ 1/день).

$$\mathrm{LF} = \int_{0}^{0.16} H(f)df, \quad \mathrm{HF} = \int_{0.35}^{0.50} H(f)df. \qquad (4)$$

Пары этих значений сравниваются для поврежденных и контрольных насаждений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Насколько величины NDVI в течение сезона характеризуют состояние насаждений? Для поврежденных и контрольных пробных площадей были вычислены средние значения ⟨NDVI⟩ фотосинтетического индекса в течение сезона продолжительностью t_0:

$$\langle \mathrm{NDVI} \rangle = \frac{1}{t_0}\int_{0}^{t_0} \mathrm{NDVI}(\tau)d\tau. \qquad (5)$$

Полученные данные NDVI и LST усреднялись для поврежденных и контрольных участков. На рис. 4 приведены отношения средних сезонных значений ⟨NDVI⟩ для насаждений в очаге и в контроле.

Из рис. 4 следует, что до начала вспышки (2015 г.) значимых различий NDVI деревьев в будущих очагах массового размножения и в контрольных неповрежденных насаждениях не наблюдалось. Только после повреждений хвои такие различия появились. Таким образом, по суммарным показателям NDVI не удается получить заблаговременную оценку рисков нападения насекомых на насаждения.

Далее рассмотрим возможность использования для заблаговременной оценки рисков нападения вредителей на насаждения спектральных функций отклика. Для сопоставления спектральных функций отклика поврежденных и неповрежденных пробных площадей удобно “свернуть” эту функцию и представить ее в виде двух параметров, характеризующих мощности спектра на низких LF и высоких HF частотах (4). В дальнейшем анализе использовались усредненные показатели по трансектам 1 и 2. На рис. 5 приведены средние характеристики компонентов LF и HF для трансект 1 и 2 в течение 2010–2020 гг.

Как видно из рис. 5, данные для неповрежденных насаждений на трансекте 1 за все годы исследований характеризуются кластером в границах LF = 4–10 и HF = 7–22. Для насаждений, поврежденных в 2015 г., характеристики в 2010–2011 гг. близки к характеристикам насаждений для трансекты 1. Значения LF и HF для насаждений на трансекте 2 перед началом вспышки в 2012–2014 гг. отличаются от характеристик насаждений на трансекте 1. После сильных повреждений, когда насаждения потеряли хвою, характеристики LF и HF очень сильно отличались от соответствующих показателей неповрежденных насаждений.

Результаты более детального анализа показателей LF и HF для поврежденных сибирским шелкопрядом насаждений вдоль трансекты 2, начиная с 2015 г., приведены на рис. 6.

Как видно, характеристики функции отклика отличаются в разные периоды воздействия насекомых на насаждения. Для различения данных разных лет использовался линейный дискриминантный анализ. Анализ по критерию Wilks’

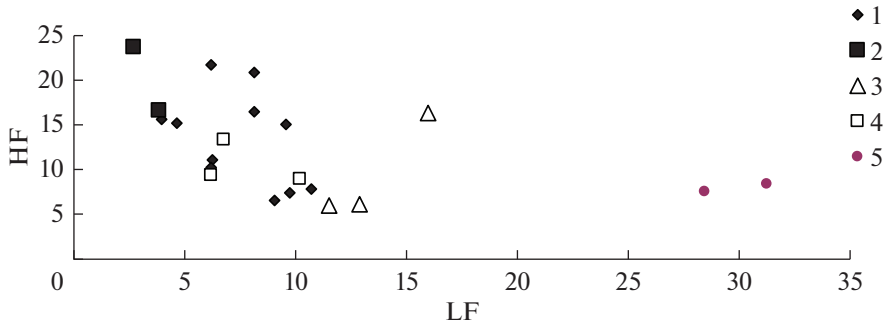

Рис. 5. Низкочастотные (LF) и высокочастотные (HF) характеристики функций отклика для насаждений на трансектах 1 и 2. 1 – трансекта 1, 2010–2020 гг.; 2 – трансекта 2, 2010–2011 гг.; 3 – трансекта 2, 2012–2014 гг.; 4 – трансекта 2, 2015–2017 гг.; 5 – трансекта 2, 2018, 2020 гг.

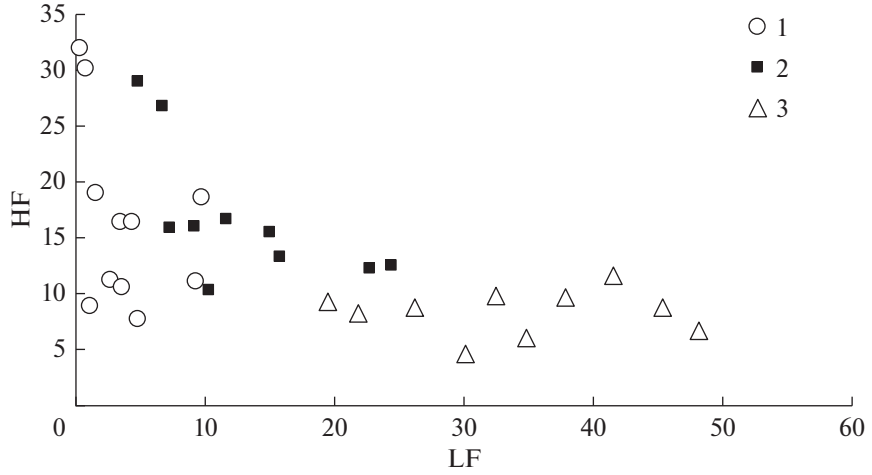

Рис. 6. Низкочастотные (LF) и высокочастотные (HF) характеристики функций отклика для насаждений на трансекте 2. 1 – до вспышки, 2011г.; 2 – перед вспышкой, 2013 гг.; 3 – после повреждений, 2020 г.

Lambda λW = 0.2040, при F (4.54) = 16.387 и $p < 0.00001$ показал значимость различий значений LF и HF для разных лет. Согласно классификационной матрице (табл. 1), по показателям LF и HF возможно разделить более 80% насаждений вдоль трансекты 2.

Таким образом, в 2013 г., т.е. за два года до начала вспышки, характеристики функций отклика уже отличались от соответствующих показателей за 4 года до начала вспышки. Это позволяет использовать данные дистанционного зондирования для заблаговременной оценки рисков повреждений насаждений.

Насколько пространственно однородны характеристики насаждений вдоль трансекты? Если значимых различий величин LF и HF в насаждениях вдоль трансекты нет, то регрессионное уравнение связи значений LF или HF с номером насаждения вдоль трансекты будет незначимым. Если насаждения вдоль трансекты 1, не повреждавшиеся сибирским шелкопрядом, будут однородны по характеристикам функций отклика, то связи между средними многолетними значениями ⟨LF⟩ и ⟨HF⟩ и номером n ($n = 1, \ldots 24$) насаждения вдоль трансекты 1 будут незначимыми. На рис. 7 отражены эти связи между ⟨LF⟩, ⟨HF⟩ и n.

Как следует из рис. 7, пространственные корреляции показателей LF и HF вдоль трансекты 1 незначимы, то есть характеристики не поврежденных сибирским шелкопрядом насаждений однородны на протяжении по меньшей мере 24 км, и

Таблица 1. Классификационная матрица для дискриминации насаждений вдоль трансекты 2

	Percent	G_1:1	G_2:2	G_3:3
G_1:1	90.91	10	1	0
G_2:2	70.00	2	7	1
G_3:3	80.00	0	2	8
Total	80.65	12	10	9

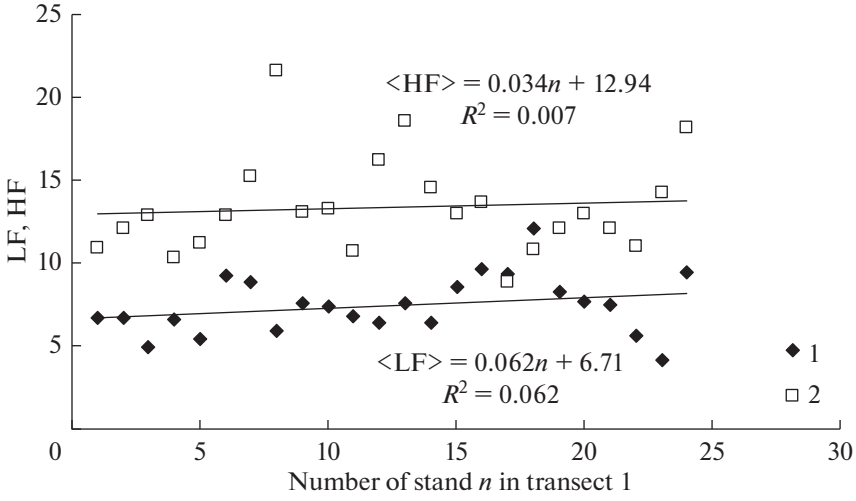

Рис. 7. Пространственные связи для показателей ⟨LF⟩ (1) и ⟨HF⟩ (2) для отдельных участков вдоль трансекты 1.

можно полагать, что состояние насаждений вдоль этой трансекты достаточно однородно.

Эффективный энтомологический мониторинг должен позволять определить локальную зону и время начала вспышки. Одним из условий начала вспышки массового размножения вредителей являются необходимые показатели погоды. Однако воздействие погодных факторов может оказать влияние на все таежные территории, и выделить зону возможных вспышек по этим показателям невозможно. Площади зон эффективного воздействия погодных факторов также могут быть очень велики – до 90000 км^2 (Исаев и др., 2015), что затрудняет определение зон будущих вспышек. К тому же снижение ГТК ниже 1 не является необходимым условием развития вспышки, и часто информация о сухой и теплой погоде на территории не позволяет однозначно говорить о будущей реализации вспышки сибирского шелкопряда (Тарасова, Волков, 2021).

Более надежным показателем места развития будущей вспышки сибирского шелкопряда являются характеристики низко- и высокочастотных составляющих функции отклика NDVI на изменение LST в течение сезона. Выполненные расчеты показывают, что характеристики функций отклика начинают отличаться от нормы за два сезона до начала вспышки. Таким образом, по дистанционным данным показателей LF, HF можно определить изменения состояния насаждений и предсказать возможные повреждения древостоя. Относительный рост значений LF и снижение HF по сравнению с контрольными насаждениями можно трактовать как уменьшение скорости реакции деревьев в насаждении в ответ на возможное изъятие листового аппарата деревьев и использовать как индикатор ухудшения состояния насаждения и повышения риска атаки на него насекомых-вредителей. Использование методов дистанционного зондирования для оценки состояния и устойчивости древесных растений открывает возможность диагностики состояния древесных растений в любой точке планеты без необходимости наземного обследования территорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенный метод позволяет достаточно надежно оценить риски вспышек сибирского шелкопряда. Для выявления зоны вспышки необходимы расчеты значений компонентов функций отклика на территории. Следует отметить, что используемые дистанционные данные разрешением 250м доступны и могут быть получены с сайта NASA для любой точки на планете. Но в настоящее время активно вводятся в эксплуатацию отечественные и зарубежные спутники с разрешение до 1 м. Наличие подобных регулярных наблюдений показателей NDVI и LST позволит существенно повысить точность оценки состояния насаждений. При использовании мощных вычислительных возможностей это открывает возможность для мониторинга рисков вспышек сибирского шелкопряда на всей территории тайги. Для проверки возможности оценки рисков возникновения вспышек других видов лесных насекомых необходимы дополнительные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болдаруев В.О. Динамика численности сибирского шелкопряда и его паразитов. Улан-Удэ: Бурят. книж. из-во, 1969. 162 с.

Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-

филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 276 с.

Коломиец Н.Г. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск: Наука, 1962. 172 с.

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

Михайлов Ю.З., Сумина Н.Ю. Сибирский шелкопряд Dendrolimus superans (Butler, 1877) и борьба с ним в Иркутской области // Байкальский зоологический журн. 2012. № 3(11). С. 25–29.

Павлов И.Н., Литовка Ю.А., Голубев Д.В., Астапенко С.А., Хромогин П.В. Новая вспышка массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в Сибири (2012–2017 гг.): закономерности развития и перспективы биологического контроля // Сибирский экологический журн. 2018. № 4. С. 462–478.

Плешанов А.С. Насекомые – дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. 209 с.

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

Тарасова О.В., Волков В.Е. Влияние погодных условий на развитие вспышек массового размножения сибирского шелкопряда в Средней Сибири // Сибирский лесной журн. 2021. № 5. С. 49–59.

Эпова В.И., Плешанов А.С. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН. 1995. 147 с.

Юрченко Г.И., Турова Г.И. Паразиты сибирского и белополосого шелкопрядов на Дальнем Востоке России // Энтомологические исследования в Сибири. Вып. 2. Красноярск: КФ РЭО. 2002. С. 75–86.

Bayarjargal Y., Karnieli A., Bayasgalan M., Khudulmur S., Gandush C., Tucker C.J. A comparative study of NOAA-AVHRR derived drought indices using change vector analysis // International J. Remote Sensing. 2006. V. 105. № 1. P. 9–22.

Bjørnstad O.N., Peltonen M., Liebhold A.M., Baltensweiler W. Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps // Science. 2002. V. 298. № 5595. P. 1020–1023.

Boyd I.L., Freer-Smith P.H., Gilligan C.A., Godfray H.C.J. The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services // Science. 2013. V. 342. P. 823.

Cunha M., Richter C. A time-frequency analysis on the impact of climate variability with focus on semi-natural montane grassland meadows // IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 2014. V. 52. № 10. P. 6156–6164.

Fahse L., Heurich M. Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level // Ecological Modelling. 2011. V. 222. № 11. P. 1833–1846.

Fernández A., Fort H. Catastrophic phase transitions and early warnings in a spatial ecological model // J. Statistical Mechanics: Theory and Experiment. 2009. V. 9. P. P09014.

Ims R.A., Yoccoz N.G., Hagen S.B. Do sub-Arctic winter moth populations in coastal birch forest exhibit spatially synchronous dynamics? // J. Animal Ecology. 2004. V. 73. P. 1129–1136.

Johnson D.M., Liebhold A.M., Tobin P.C. Bjørnstad O.N. Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth // Nature. 2006. V. 444. P. 361–363.

Kautz M., Meddens A.J.H., Hall R.J. Arneth A. Biotic disturbances in northern hemisphere forests-a synthesis of recent data, uncertainties and implications for forest monitoring and modeling // Global Ecology and Biogeography. 2017. V. 26. № 5. P. 533–552.

Kosiba A.M., Meigs G.W., Tait E.R. Spatiotemporal patterns of forest damage and disturbance in the northeastern United States: 2000–2016 // Forest Ecology and Management. 2018. V. 430. P. 94–104.

Kovalev A., Soukhovolsky V. Analysis of Forest Stand Resistance to Insect Attack According to Remote Sensing Data // Forests. 2021. V. 12. P. 1188.
https://doi.org/10.3390/f12091188

Lewis M.A., Nelson W., Xu. C. A structured threshold model for mountain pine beetle outbreak // Bulletin of Mathematical Biology. 2010. V. 72. P. 565–589.

Liang L., Chen Y., Hawbaker T., Zhu Z., Gong P. Mapping mountain pine beetle mortality through growth trend analysis of time-series landsat data // Remote Sens. 2014. V. 6. P. 5696–5716.

Liebhold A.M., Koenig W.D., Bjørnstad O.N. Spatial synchrony in population dynamics // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2004. V. 35. P. 467–490.

Liu Yan, Hill M.J., Zhang Xiaoyang, Wang Zhuosen, Richardson A.D., Hufkens K., Filippa G., Baldocchi D.D., Ma Siyan, Verfaillie J., Schaaf C.B. Using data from Landsat, MODIS, VIIRS and Pheno Cams to monitor the phenology of California oak/grass savanna and open grassland across spatial scales // Agricultural and Forest Meteorology. 2017. V. 237–238. P. 311–325.

Logan J.A., White P., Bentz B.J., Powell J.A. Model analysis of spatial patterns in mountain pine beetle outbreaks // Theoretical Population Biology. 1998. V. 53. № 3. P. 236–255.

Nelson W.A., Bjørnstad O.N., Yamanaka T. Recurrent insect outbreaks caused by temperature-driven changes in system stability // Science. 2013. V. 341. № 6147. P. 796–799.

Olsson P.O., Lindstrom J., Eldundh L. Near real-time monitoring of insect induced defoliation in subalpine birch forests with MODIS derived NDVI // Remote Sensing of Environment. 2016. V. 181. P. 42–53.

Peters D.P.C., Pielke R.A., Bestelmeyer B.T., Allen C.D., Munsonmcgee S., Havstad K.M. Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2004. V. 101. P. 15130–15135.

Raffa K.F., Aukema B.H., Bentz B.J., Carroll A.L., Hicke J.A., Turner M.G., Romme W.H. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions // Bioscience. 2008. V. 58. № 6. P. 501–517.

Rechid D., Raddatz T.J., Jacob D. Parameterization of snow-free land surfacealbedo as a function of vegetation phenology based on MODIS data and appliedin climate

modelling // Theoretical and Applied Climatology. 2009. V. 95. P. 245–255.

Royama T. Population dynamics of the spruce budworm Choristoneura fumiferana // Ecological Monographs. 1984. V. 54. № 4. P. 429–462.

Seidl R., Müller J., Hothorn T., Bässler C., Heurich M., Kautz M. Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the european spruce bark beetle // J. Applied Ecology. 2016. V. 53. № 2. P. 530–540.

Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J. Forest disturbances under climate change // Nature Climate Change. 2017. V. 7. № 6. P. 395.

Senf C., Campbell E.M., Pflugmacher D., Wulder M.A., Hostert P. A multi-scale analysis of western spruce budworm outbreak dynamics // Landscape Ecology. 2017. P. 1–14.

Spruce J.P., Sader S., Ryan R.E., Smoot J., Kuper P., Ross K., Prados D., Russell J., Gasser G., McKellip R., Hargrove W. Assessment of MODIS NDVI time series data products for detecting forest defoliation by gypsy moth outbreaks // Remote Sensing of Environment. 2011. V. 115. P. 427–437.

Tenow O., Nilssen A.C., Bylund H. Geometrid outbreak waves travel across Europe // J. Animal Ecology. 2012. V. 82. № 1. P. 84–95.

Thayn J.B. Using a remotely sensed optimized Disturbance Index to detect insect defoliation in the Apostle Islands, Wisconsin, USA // Remote Sensing of Environment. 2013. V. 136. P. 210–217.

Tucker C.J., Sellers P.J. Satellite remote sensing of primary production // J. Remote Sensing. 1986. V. 7. P. 1395–1416.

Verbesselt J., Zeileis A., Herold M. Near real-time disturbance detection using satellite image time series // Remote Sensing of Environment. 2012. V. 123. P. 98–108.

Williams D.W., Liebhold A.M. Spatial synchrony of spruce budworm outbreaks in eastern North America // Ecology. 2000. V. 81. P. 2753–2766.

Zhou G., Liebhold A.M. Forecasting the spatial dynamics of gypsy moth outbreaks using cellular transition models // Landscape Ecology. 1995. V.10. № 3. P. 177–189.

Predictors of Insect Damage to Forest Stands According to Satellite Data on Example of Siberian Silkmoth Dendrolimis Sibiricus Tschetv

A. V. Kovalev[1, *] and P. E. Tsikalova[1]

[1]Krasnoyarsk Scientific Center, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russia
**E-mail: sunhi.prime@gmail.com*

Population outbreaks of such species as *Dendrolimus sibiricus* Tschetv., in Siberian taiga forests begin with areas of several hectares and develop up to hundreds of thousands of hectares, resulting in significant damage to forests. Boundaries of foci change with time depending on external factors, population dynamics, and the state of forage trees. In this regard, it is important to determine the beginning of an outbreak and the affected area in advance as predictors of increasing pest numbers. To assess necessary conditions for an outbreak, a method for assessing state of forest stands is proposed based on remote sensing data. In this regard, it is important to assess risks of outbreaks and to determine in advance their onset times and starting zones. In order to evaluate necessary conditions for an outbreak, a "cascade" of factors is considered: geophysical (solar activity), weather, and the state of forest stands. Each of these factors is characterized by its own area, within the bounds of which any changes in this particular factor affect the insect population.

Keywords: taiga, forest stands, insect pests, Siberian silk moth, population dynamics, outbreaks, factors, monitoring, remote sensing methods.

Acknowledgements: The work has been carried out with the financial support of the RSF (grant No. 22-24-00148).

REFERENCES

Bayarjargal Y., Karnieli A., Bayasgalan M., Khudulmur S., Gandush C., Tucker C.J., A comparative study of NOAA-AVHRR derived drought indices using change vector analysis, *International J. Remote Sensing*, 2006, Vol. 105, No. 1, pp. 9–22.

Bjørnstad O.N., Peltonen M., Liebhold A.M., Baltensweiler. W., Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps, Science, 2002, Vol. 298, No. 5595, pp. 1020–1023.

Boldaruev V.O., *Dinamika chislennosti sibirskogo shelkopryada i ego parazitov* (Population dinamics of white-lined silk moth and its parasites), Ulan-Ude: Buryatskoe knizhnoe izd-vo, 1969, 164 p.

Boyd I.L., Freer-Smith P.H., Gilligan C.A., Godfray H.C.J., The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services, *Science*, 2013, Vol. 342, p. 823.

Cunha M., Richter C., A time-frequency analysis on the impact of climate variability with focus on semi-natural montane grassland meadows, *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens*, 2014, Vol. 52, No. 10, pp. 6156–6164.

Epova V.I., Pleshanov A.S., *Zony vredonosnosti nasekomykh-fillofagov Aziatskoi Rossii* (Areas of harmfulness of phytophagous insects in Asian part of Russia), Novosibirsk: Nauka, 1995, 147 p.

Fahse L., Heurich M., Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the

stand level, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 11, pp. 1833–1846.

Fernández A., Fort H., Catastrophic phase transitions and early warnings in a spatial ecological model, *J. Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2009, Vol. 9, pp. P09014.

Ims R.A., Yoccoz N.G., Hagen S.B., Do sub-Arctic winter moth populations in coastal birch forest exhibit spatially synchronous dynamics?, *J. Animal Ecology*, 2004, Vol. 73, pp. 1129–1136.

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2015, 262 p.

Johnson D.M., Liebhold A.M., Tobin P.C. Bjørnstad O.N., Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth, *Nature*, 2006, Vol. 444, pp. 361–363.

Kautz M., Meddens A.J.H., Hall R.J., Arneth A. Biotic disturbances in northern hemisphere forests-a synthesis of recent data, uncertainties and implications for forest monitoring and modeling, *Global Ecology and Biogeography*, 2017, Vol. 26, No. 5, pp. 533–552.

Kolomiets N.G., *Parazity i khishchniki sibirskogo shelkopryada* (Parasites and predators of Siberian moth), Novosibirsk: Izd-vo SO AN SSSR, 1962, 172 p.

Kondakov Y.P., Zakonomernosti massovykh razmnozhenii sibirskogo shelkopryada (Regularities of the outbreaks of Siberian silk moth), In: *Ekologiya populyatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri* (Population ecology of the forest animals in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1974, pp. 206–265.

Kosiba A.M., Meigs G.W., Tait E.R., Spatiotemporal patterns of forest damage and disturbance in the northeastern United States: 2000–2016, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 430, pp. 94–104.

Kovalev A., Soukhovolsky V., Analysis of Forest Stand Resistance to Insect Attack According to Remote Sensing Data, *Forests*, 2021, Vol. 12, p. 1188.
https://doi.org/10.3390/f12091188

Lewis M.A., Nelson W., Xu. C., A structured threshold model for mountain pine beetle outbreak, *Bulletin of Mathematical Biology*, 2010, Vol. 72, pp. 565–589.

Liang L., Chen Y., Hawbaker T., Zhu Z., Gong P., Mapping mountain pine beetle mortality through growth trend analysis of time-series landsat data, *Remote Sens*, 2014, Vol. 6, pp. 5696–5716.

Liebhold A.M., Koenig W.D., Bjørnstad O.N., Spatial synchrony in population dynamics, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, Vol. 35, pp. 467–490.

Liu Yan, Hill M.J., Zhang Xiaoyang, Wang Zhuosen, Richardson A.D., Hufkens K., Filippa G., Baldocchi D.D., Ma Siyan, Verfaillie J., Schaaf C.B., Using data from Landsat, MODIS, VIIRS and Pheno Cams to monitor the phenology of California oak/grass savanna and open grassland across spatial scales, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, Vol. 237–238, pp. 311–325.

Logan J.A., White P., Bentz B.J., Powell J.A., Model analysis of spatial patterns in mountain pine beetle outbreaks, *Theoretical Population Biology*, 1998, Vol. 53, No. 3, pp. 236–255.

Mikhailov Y.Z., Sumina N.Y., Sibirskii shelkopryad *Dendrolimus superans* (Butler, 1877) i bor'ba s nim v Irkutskoi oblasti (Siberian moth *Dendrolimus superans* (Butler, 1877) and control of it in Irkutsk region), *Baikal'skii zoologicheskii zhurnal*, 2012, No. 3(11), pp. 25–29.

Nelson W.A., Bjørnstad O.N., Yamanaka T., Recurrent insect outbreaks caused by temperature-driven changes in system stability, *Science*, 2013, Vol. 341, No. 6147, pp. 796–799.

Olsson P.O., Lindstrom J., Eldundh L., Near real-time monitoring of insect induced defoliation in subalpine birch forests with MODIS derived NDVI, *Remote Sensing of Environment*, 2016, Vol. 181, pp. 42–53.

Pavlov I.N., Litovka Y.A., Golubev D.V., Astapenko S.A., Chromogin P.V., New outbreak of Dendrolimus sibiricus Tschetv. in Siberia (2012–2017): monitoring, modeling and biological control, *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, Vol. 11, No. 4, pp. 406–419.

Peters D.P.C., Pielke R.A., Bestelmeyer B.T., Allen C.D., Munsonmcgee S., Havstad K.M., Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, Vol. 101, pp. 15130–15135.

Pleshanov A.S., *Nasekomye-defolianty listvennichnykh lesov Vostochnoi Sibiri* (Defoliator insects of the larch forests of Eastern Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1982, 209 p.

Raffa K.F., Aukema B.H., Bentz B.J., Carroll A.L., Hicke J.A., Turner M.G., Romme W.H., Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions, *Bioscience*, 2008, Vol. 58, No. 6, pp. 501–517.

Rechid D., Raddatz T.J., Jacob D., Parameterization of snow-free land surfacealbedo as a function of vegetation phenology based on MODIS data and appliedin climate modelling, *Theoretical and Applied Climatology*, 2009, Vol. 95, pp. 245–255.

Royama T., Population dynamics of the spruce budworm Choristoneura fumiferana, *Ecological Monographs*, 1984, Vol. 54, No. 4, pp. 429–462.

Rozhkov A.S., *Massovoe razmnozhenie sibirskogo shelkopryada i metody bor'by s nim* (Siberian moths outbreaks and the control measures), Moscow: Nauka, 1965, 180 p.

Seidl R., Müller J., Hothorn T., Bässler C., Heurich M., Kautz M., Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the european spruce bark beetle, *J. Applied Ecology*, 2016, Vol. 53, No. 2, pp. 530–540.

Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Forest disturbances under climate change, *Nature Climate Change*, 2017, Vol. 7, No. 6, p. 395.

Senf C., Campbell E.M., Pflugmacher D., Wulder M.A., Hostert P., A multi-scale analysis of western spruce budworm outbreak dynamics, *Landscape Ecology*, 2017, pp. 1–14.

Spruce J.P., Sader S., Ryan R.E., Smoot J., Kuper P., Ross K., Prados D., Russell J., Gasser G., McKellip R., Hargrove W., Assessment of MODIS NDVI time series data products for

detecting forest defoliation by gypsy moth outbreaks, *Remote Sensing of Environment*, 2011, Vol. 115, pp. 427–437.

Tarasova O.V., Volkov V.E., Vliyanie pogodnykh uslovii na razvitie vspyshek massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopryada v Srednei Sibiri (Influence of weather conditions on the development of Siberian silkmoth outbreaks in Central Siberia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2021, No. 5, pp. 49–59.

Tenow O., Nilssen A.C., Bylund H., Geometrid outbreak waves travel across Europe, *J. Animal Ecology*, 2012, Vol. 82, No. 1, pp. 84–95.

Thayn J.B., Using a remotely sensed optimized Disturbance Index to detect insect defoliation in the Apostle Islands, Wisconsin, USA, *Remote Sensing of Environment*, 2013, Vol. 136, pp. 210–217.

Tucker C.J., Sellers P.J., Satellite remote sensing of primary production, *J. Remote Sensing*, 1986, Vol. 7, pp. 1395–1416.

Verbesselt J., Zeileis A., Herold M., Near real-time disturbance detection using satellite image time series, *Remote Sensing of Environment*, 2012, Vol. 123, pp. 98–108.

Williams D.W., Liebhold A.M., Spatial synchrony of spruce budworm outbreaks in eastern North America, *Ecology*, 2000, Vol. 81, pp. 2753–2766.

Yurchenko G.I., Turova G.I., Parazity sibirskogo i belopolosogo shelkopryadov na Dal'nem Vostoke Rossii (The outbreaks of Siberian moth in the forests of Krasnoyarsk Krai), In: *Entomologicheskie issledovaniya v Sibiri* (Parasites of the Siberian silk moth and the White-lined silk moth in the Far East of Russia), Krasnoyarsk: Izd-vo KF SO REO, 2002, Vol. 2, pp. 75–86.

Zhou G., Liebhold A.M., Forecasting the spatial dynamics of gypsy moth outbreaks using cellular transition models, *Landscape Ecology*, 1995, Vol. 10, No. 3, pp. 177–189.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 161–173

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 595.7:591.53

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ НА ПРИМЕРЕ КРАСНОТУРАНСКОГО БОРА[1]

© 2023 г. О. В. Тарасова[a], *, П. А. Краснoперова[a]

[a]*Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 76, Красноярск, 660041 Россия*

**E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru*

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.
После доработки 31.08.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Изучена сопряженность динамики численности различных видов лесных насекомых при неравноценных ландшафтных условиях на территории Краснотуранского бора (юг Красноярского края). Сопряженность популяционной динамики указывает на наличие экологического механизма, приводящего к согласованию временных рядов популяционной динамики различных видов в одном местообитании или одного вида в разных местообитаниях. Это означает, что по показателям сопряженности динамики насекомых можно косвенно оценить и влияние различных факторов, воздействующих на эти популяции. Для оценки пространственно-временной синхронизации динамики численности насекомых в различных ландшафтных условиях использованы данные учетов насекомых-филлофагов с 1979 по 2016 гг. Анализ данных многолетних учетов показывает, что даже на достаточно близких расстояниях характеристики динамики численности насекомых-филлофагов различаются как по абсолютным значениям, так и по фазам динамики, хотя периоды циклических колебаний филлофагов в различных урочищах близки. “Память” системы, выражающаяся в порядке авторегрессионной модели динамики численности, для изученных комплексов видов филлофагов достаточно велика: на текущее значение плотности популяций филлофагов оказывают значимое влияние плотности популяций даже за четыре года до учетов. Подобные значения “памяти” приводят к повышению запаса по устойчивости популяций и снижению рисков развития вспышек массового размножения. Близкие к 1 коэффициенты детерминации R^2 для моделей динамики филлофагов в урочищах Краснотуранского бора указывают на слабое влияние модифицирующих (в частности, погодных) факторов на динамику численности популяций.

Ключевые слова: лесные насаждения, насекомые-филлофаги, динамика численности, сопряженность, синхронность, модели, авторегрессия, миграция, запас по устойчивости модели.

DOI: 10.31857/S0024114823020109, **EDN:** ARSUEQ

Изучение сопряженности динамики численности различных видов лесных насекомых важно при оценке влияния различных факторов на их популяционную динамику. Сопряженность популяционной динамики указывает на наличие экологического механизма, приводящего к согласованию временных рядов популяционной динамики различных видов в одном местообитании или одного вида в разных местообитаниях. Это означает, что по показателям сопряженности динамики насекомых можно косвенно оценить и влияние различных факторов, воздействующих на популяции.

Сопряженность и пространственно-временная синхронизация динамики численности изучались многими авторами в течение последних десятилетий (Henttonen et al., 1985; Miller, Epstein, 1986; Hanski, Woiwood, 1993; Haydon, Steen, 1997; Sutcliffe et al., 1997; Bascompte, Sole, 1998; Myers, 1998; Ranta et al., 1998; Bjornstad et al., 1999; Bjornstad, 2000; Liebhold, Kamata, 2000; Buonaccorsi et al., 2001; Peltonen et al., 2002; Choi et al., 2011; Kapeller et al., 2011; Haynes et al., 2012; Herrero et al., 2012; Schowalter, 2012; Van Rossum, Triest, 2012; Bone et al., 2013; Foster et al., 2013).

Показано, что степень сопряженности популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях монотонно уменьшается с увеличением расстояния между этими местообитаниями. Если же уровень сопряженности динамики популяций не уменьшается при увеличении расстояния между местообитаниями, а расстояние между

[1] Работа поддержана Российским Научным Фондом (грант 22-24-00148).

Таблица 1. Расстояния (км) между пробными площадями в различных урочищах Краснотуранского бора

Урочище	Урочище				
	“Плакор”	“Вершина сопки”	“Дюна”	“Терраса”	“Озеро”
“Плакор”	0.00	1.6	1.2	1.8	2.9
“Вершина сопки”		0.00	2.3	2.1	3.8
“Дюна”			0.00	1.0	3.9
“Терраса”				0.00	4.7

ними существенно превосходит радиус перемещения особей изучаемого вида, то следует говорить о его глобальной пространственной когерентности, связанной с реакцией популяции на воздействие мощного модифицирующего фактора (Liebhold et al., 2004).

Предполагается, что причиной синхронизации вспышек массового размножения насекомых может быть некоторый внешний фактор, воздействие которого приводит к одновременному развитию локальных вспышек. В частности, такими синхронизирующими факторами могут быть изменение активности Солнца (Чижевский, 1973), летние засухи на обширной территории (Кондаков, 1974, 2002) и др. Так как ритм солнечной активности определяет динамику воздействия солнечной радиации одновременно на всей планете, а вспышки численности различных видов насекомых все же не синхронизированы во времени и пространстве, то предполагается, что синхронизирующий фактор и есть сочетание ритма солнечной активности и локальных планетарных ритмов (Максимов, 1989). По мнению разных авторов, причиной сопряженности популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях может быть эффект Морана, связанный с однородностью климатических условий на значительной территории и сходством реакции популяций на изменение погоды в различных местообитаниях (Moran, 1953; Чижевский, 1973; Baars, Van Dijk, 1984; Pollard, 1991; Maron, Harrison, 1997; Bjornstad et al., 1999; Volney, Fleming, 2000; Bjornstad, Bascompte, 2001; Williams, Liebhold, 1995).

Для количественной оценки сопряженности популяционной динамики отдельного вида в различных местообитаниях или нескольких видов в одном местообитании необходимы длительные (в течение нескольких десятков лет) наблюдения за данными видами насекомых на постоянных пробных площадях. К сожалению, такие полевые исследования проводятся достаточно редко, а для коротких временных рядов получить достоверные оценки сопряженности не представляется возможным (Дженкинс, Ваттс, 1971; Андерсон, 1976; Кендалл, Стьюарт, 1976; Марпл, 1990). Однако в настоящей работе для оценки пространственно-временной синхронизации динамики численности насекомых использованы данные учетов насекомых-филлофагов с 1979 по 2016 гг., что позволяет использовать стандартные статистические методы анализа временных рядов для оценки пространственной и популяционной сопряженности динамики комплекса видов лесных насекомых в близких местообитаниях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Популяционная динамика комплекса насекомых-филлофагов в различных ландшафтных структурах на территории Краснотуранского ленточного бора (юг Средней Сибири, 54°16.315′ N, 91°37.757′ E) изучалась в течение 1979–2016 гг. (Пальникова и др., 2002; Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017). Основная лесообразующая порода ленточного бора – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) На момент начала исследований возраст деревьев в насаждениях бора составлял 60–80 лет. Более 80% сосняков были представлены II–III классами бонитета (Пальникова и др., 2002). Местообитания в пределах Краснотуранского бора классифицировались по характеристикам ландшафта как урочища. На рис. 1 приведена пространственная структура урочищ на территории Краснотуранского бора, выполненная Д.М. Киреевым на основе оригинальной методики (Киреев, 1977). В табл. 1 приведены расстояния между пробными площадями в пределах урочищ.

Комплекс видов насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору типичен для сосновых лесов Сибири (Кондаков, Сорокопуд, 1982; Тарасова, 1982; Пальникова, 1987; Пальникова, 1998; Эпова, 1999; Яновский, 2003). Список изученных видов включает в себя пяденицу сосновую *Bupalus piniarius* L., пяденицу сосновую углокрылую *Semiothisa liturata* Cl. (Geometridae), соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* L. (Lasiocampidae) и два вида пилильщиков – гильпинию зеленоватую *Gilpinia virens* Kl. и пилильщика соснового бледноногого *Microdiprion pallipes* Fall. (Diprionidae).

В течение 1979–2016 гг. плотность популяций этих видов определялась в первой декаде августа методом околота на матерчатый полог. Ежегодные учеты численности филлофагов проводились в пяти типах урочищ: “Вершина сопки”, “Пла-

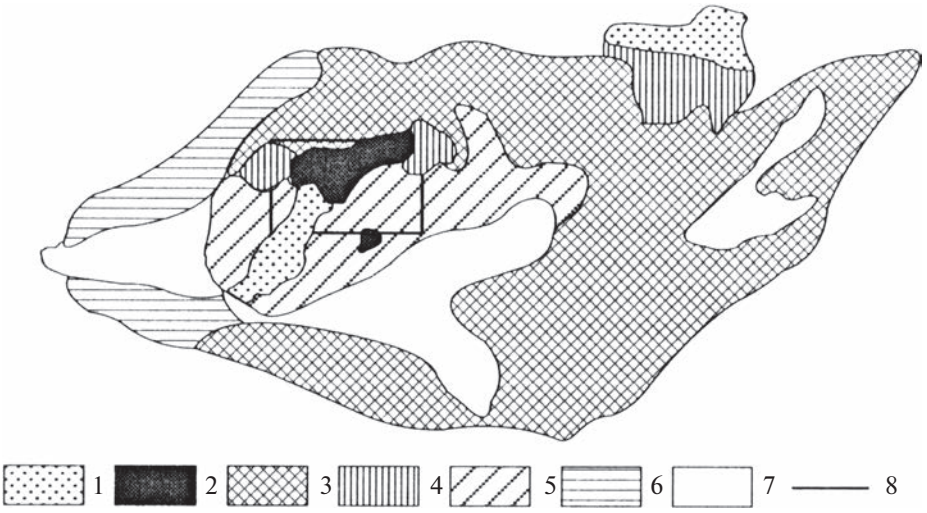

Рис. 1. Ландшафтная структура Краснотуранского бора (Пальникова и др., 2002). 1 – вершины и крутые прямые склоны сопок (“Вершина Сопки”); 2 – узкие плакоры (“Плакор”); 3 – пологие склоны; 4 – крутые склоны балок и логов (“Дюна”); 5 – вогнутые покатые и пологие склоны южной и западной экспозиций; 6 – пологонаклоненные террасовидные поверхности (“Терраса”); 7 – плоские пролювиальные днища (“Озеро”).

кор”, “Дюны”, “Терраса”, “Озеро”. Данные учетов плотности популяций изученных видов в различных местообитаниях-рассмотрены в работе А.С. Исаева с соавторами (Исаев и др., 2015).

В табл. 2 приведены значения средних многолетних суммарной плотности (особей на дерево) популяций всех изученных видов, стандартные отклонения от средних значений, минимальные и максимальные значения плотностей и разница между максимальным и минимальным значениями плотностей в различных урочищах.

Как видно из табл. 2, суммарная плотность популяций изученных видов филлофагов во всех местообитаниях в течение всего времени исследований была низка и не превышала 2.5 особей на дерево. Тем не менее такая низкая плотность филлофагов наблюдалась не всегда, и в 1976–1978 гг. на территории Краснотуранского бора в районе урочища “Плакор” происходила вспышка массового размножения сосновой пяденицы, в ходе которой были повреждены значительные массивы сосны обыкновенной (Пальникова и др., 2002). Далее в работе изучены сопряженные пространственно-временные характеристики рядов суммарных плотностей популяций исследуемых насекомых. Анализ рядов динамики отдельных видов был опубликован ранее (Soukhovolsky et al., 2022).

Расчет модельной динамики суммарных плотностей популяций филлофагов в урочищах

Расчет популяционной динамики насекомых-филлофагов выполнялся по следующей схеме:

– ряд динамики “ремонтировался”, и нулевые значения плотностей популяций заменялись значениями, в два раза меньшими минимальных значений плотности насекомых;

– для уменьшения разброса данных производился переход к логарифмической шкале (именно для этого выполнялась замена нулевых значений плотности);

– для уменьшения ошибок учетов численности насекомых производилась фильтрация высоко-

Таблица 2. Значения статистических характеристик временных рядов динамики суммарной численности филлофагов в различных урочищах

Статистические характеристики, особи/дерево$^{-1}$	Урочище				
	“Плакор”	“Вершина сопки”	“Озеро”	“Дюна”	“Терраса”
Среднее	1.07	1.21	0.91	2.20	0.85
Стандартное отклонение	1.52	2.01	1.31	3.47	1.24
Максимальное	5.87	11.16	6.80	13.78	6.56
Минимальное	0.01	0.00	0.01	0.04	0.02
Размах колебаний (макс–мин)	5.86	11.16	6.79	13.74	6.54

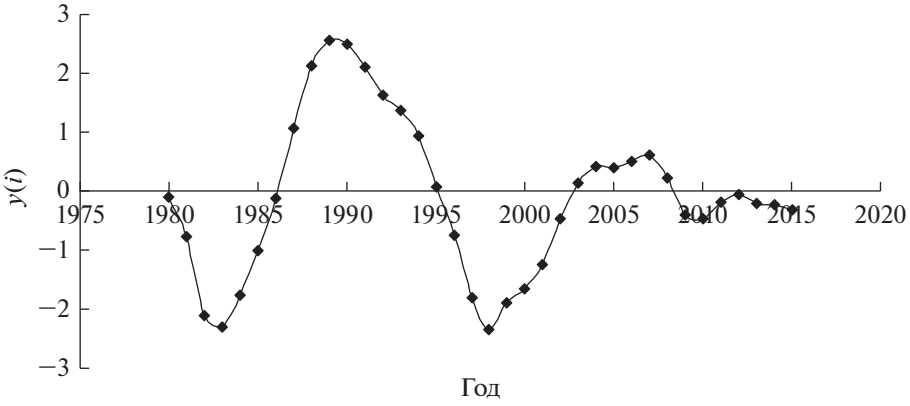

Рис. 2. Динамика численности филлофагов в урочище “Дюна” после логарифмирования и высокочастотной фильтрации.

частотной составляющей ряда с использование фильтра Ганна (Хемминг, 1987):

$$y(i) = 0.24 \ln x(i-1) + 0.52 \ln x(i) + \\ + 0.24 \ln x(i+1); \quad (1)$$

– предполагалось, что текущая численность насекомых в урочище (в логарифмической шкале) зависит от k значений предыдущих учетов, т.е. временной ряд динамики можно рассматривать как авторегрессионный (AR) (Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017):

$$y(i) = a_0 + \sum_{j=1}^{k} a_j y(i-j); \quad (2)$$

– для определения порядка k авторегрессии вычислялась парциальная автокорреляционная функция ПАКФ (Дженкинс, Ваттс, 1971). Значение порядка авторегрессии характеризуется максимальным значением ПАКФ, большим значений доверительного интервала ПАКФ;

– модель (2) рассматривалась как регрессионное уравнение с известными из данных учетов значениями $\{y(i)\}$, и стандартными методами находили неизвестные коэффициенты a_0, ..., a_k;

– точность расчетов модельного уравнения динамики численности насекомых в урочище оценивалась по величине коэффициента детерминации R^2, характеризующего долю дисперсии значений логарифмов численности насекомых, рассчитываемую AR-моделью, значимостью коэффициентов AR-модели, оцениваемую по t-критерию и F-критерию Фишера (Поллард, 1982);

– синхронность временного ряда трансформированных данных и модельного ряда оценивалась по величине кросс-корреляционной функции (ККФ) (Дженкинс, Ваттс, 1971). Для синхронных временных рядов максимальное значение ККФ ($k = 0$) близко к 1;

– цикличность колебаний временных рядов трансформированных данных оценивалась по спектру временного ряда (Бокс, Дженкинс, 1974; Кендалл, Стьюарт, 1976; Марпл, 1990);

– стабильность временного ряда суммарной динамики численности для данного урочища оценивалась по запасу устойчивости, вычисляемому по значениям коэффициентов a_1, ..., a_k модели (2) для этого урочища (Гайдук и др., 2011). Чем больше значение запаса по устойчивости, тем выше устойчивость ряда динамики.

Расчеты выполнялись для всех временных рядов суммарных численностей насекомых в урочищах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим полный цикл расчетов для временного ряда динамики суммарной численности насекомых в урочище “Дюна”.

На рис. 2 приведена кривая популяционной динамики филлофагов в урочище “Дюна” после логарифмирования и высокочастотной фильтрации.

На следующем этапе расчетов определялся порядок k авторегрессии по виду ПАКФ (рис. 3).

Как видно из рис. 3, порядок авторегрессии для анализируемого ряда равен 4. Это означает, что текущее значение трансформированного ряда зависит от четырех предыдущих значений и AR-модель можно записать в следующем виде:

$$y(i) = a_0 + a_1 y(i-1) + a_2 y(i-2) + \\ + a_3 y(i-3) + a_4 y(i-4). \quad (3)$$

Расчеты коэффициентов уравнения (3) производились с помощью статистического пакета Statistica 10. Результаты расчетов представлены в табл. 3.

На рис. 4 сопоставлен трансформированный временной ряд общей плотности популяций филлофагов в урочище “Дюна” и модельный ряд,

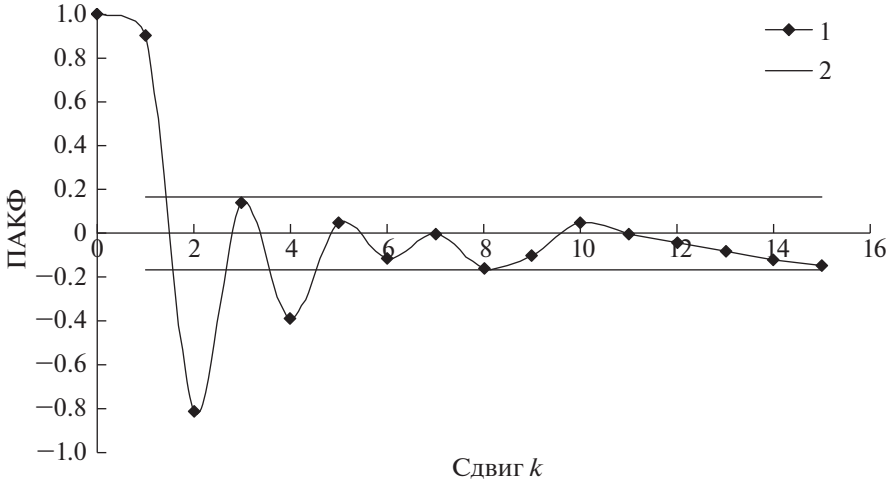

Рис. 3. Парциальная автокорреляционная функция временного ряда численности насекомых в урочище “Дюна”. 1 – ПАКФ; 2 – доверительный интервал стандартной ошибки ПАКФ.

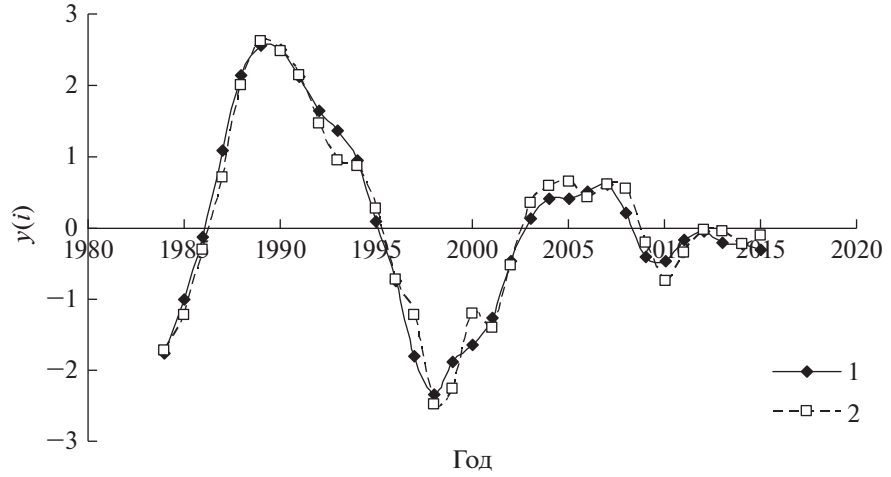

Рис. 4. Трансформированный временной ряд общей плотности популяций филлофагов в урочище “Дюна” (1) и модельный ряд (2).

значения коэффициентов которого представлены в табл. 3.

Как следует из табл. 3, предложенная модель позволяет учесть 96% дисперсии значений плотностей популяций в урочище “Дюна”. Для количественной оценки сопряженности временного ряда учетов и модельного ряда применялась кросс-корреляционная функция (ККФ). Для расчета кросс-корреляционной функции $\rho_{xy}(k)$ двух стационарных временных рядов $\{x\}$ и $\{y\}$ со средними значениями μ_x и μ_y и стандартными отклонениями σ_x и σ_y использовалось следующее выражение (Бокс, Дженкинс, 1974):

$$\rho_{xy}(k) = \frac{E\left|(x(t-k)-\mu_x)(y(t)-\mu_y)\right|}{\sigma_x\sigma_y}, \qquad (4)$$

где E – оператор математического ожидания, $k = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots$ – временной сдвиг.

Если сравниваемые временные ряды синхронны, то в этом случае максимумы и минимумы совпадают во времени; максимум взаимной корреляционной функции наблюдается при временном сдвиге $k = 0$ между рядами, и значение $\rho_{xy}(0) \to 1$. Для рядов со сдвигом k по фазе максимум взаимной корреляционной функции и значение $\rho_{xy}(k) \to 1$. Для несопряженных рядов $\rho_{xy}(k) \to 0$ при любых значениях k.

Как показывает расчет кросс-корреляционной функции (ККФ), ряд данных и модельный ряд для урочища “Дюна” изменяются во времени синхронно (рис. 5).

Аналогично тому, как это было рассчитано для урочища “Дюна”, были выполнены расчеты и для других урочищ на территории Краснотуранского бора (табл. 3). Как следует из табл. 3, для всех популяций почти во всех урочищах (кроме урочища

Таблица 3. Параметры AR-моделей рядов динамики филлофагов в различных урочищах Краснотуранского бора

	B	Std.Err.	$t(26)$	p-value
		"Дюна"		
a_0	0.006	0.044	0.131	0.897
$y(i-4)$	−0.346	0.134	−2.585	0.015
$y(i-3)$	0.718	0.269	2.673	0.013
$y(i-2)$	−1.372	0.292	−4.694	0.000
$y(i-1)$	1.790	0.162	11.045	0.000
adjR^2		0.96		
F		200.5		
η		0.046		
		"Плакор"		
a_0	−0.243	0.071	−3.445	0.002
$y(i-4)$	−0.575	0.139	−4.139	0.000
$y(i-3)$	0.915	0.269	3.406	0.002
$y(i-2)$	−1.155	0.270	−4.278	0.000
$y(i-1)$	1.437	0.150	9.556	0.000
adjR^2		0.95		
F		138.6		
η		0.109		
		"Вершина сопки"		
a_0	−0.180	0.076	−2.384	0.024
$y(i-4)$	−0.591	0.141	−4.207	0.000
$y(i-3)$	1.177	0.277	4.246	0.000
$y(i-2)$	−1.637	0.283	−5.775	0.000
$y(i-1)$	1.753	0.150	11.653	0.000
adjR^2		0.94		
F		112.3		
η		0.07		
		"Озеро"		
a_0	−0.270	0.122	−2.215	0.035
$y(i-2)$	−1.325	0.336	−3.944	0.001
$y(i-1)$	1.685	0.184	9.156	0.000
adjR^2		0.905		
F		75.3		
η		0.111		
		"Терраса"		
a_0	−0.146	0.073	−1.994	0.056
$y(i-4)$	−0.291	0.121	−2.410	0.023
$y(i-3)$	0.936	0.264	3.550	0.001
$y(i-2)$	−1.808	0.306	−5.903	0.000
$y(i-1)$	1.979	0.171	11.544	0.000
adjR^2		0.94		
F		120.0		
η		0.102		

"Озеро") характерны модели AR (4), согласно которым текущая плотность филлофагов зависит от плотностей популяций в предыдущие четыре года, а соответствующие коэффициенты этих моделей совпадают по знакам и близки по абсолютным значениям. Значения коэффициента a_j в AR-модели характеризует восприимчивость текущей плотности популяции к изменениям плотностей в год $(i-j)$: $a_j = \dfrac{\partial y(i)}{\partial y(i-j)}$. Положительные значения коэффициентов AR-моделей можно трактовать как наличие положительных обратных связей между популяциями в разные годы. Так как все изученные виды характеризовались однолетним циклом генерации, то положительный коэффициент a_1 описывает зависимость плотностей потомков от плотностей родительской популяции. Отрицательное значение коэффициента a_2 можно трактовать как существования отрицательной обратной связи между популяциями в i-ом и $(i-2)$-м годами. В качестве причины обратной связи можно говорить о влиянии паразитов, отрицательно воздействующих с лагом 2 года на изучаемые популяции. Ранее было показано, что влияние паразитов на изучаемые виды филлофагов достаточно сильно (Пальникова и др., 2002; Пальникова, Суховольский, 2016).

Для популяций филлофагов в Краснотуранском бору характерно наличие циклических колебаний численности, что подтверждается расчетами спектров плотностей популяций во всех урочищах бора (рис. 6).

Как видно из рис. 6, периоды колебаний плотностей популяций (максимумы спектральной мощности) во всех урочищах близки (от 12 до 16 лет). Собственно говоря, циклические колебания с подобной периодичностью обычно наблюдаются для видов, дающих вспышки массового размножения (Исаев и др., 2001), однако плотность филлофагов в изученном местообитании за все время наблюдений была, как это следует из табл. 2, низка. Что может быть причиной таких колебаний: влияние модифицирующих факторов (погодных условий либо изменений солнечной активности (Чижевский, 1973)) или же регулирующих факторов? В качестве объяснения наблюдаемых колебаний можно указать, что для авторегрессионных рядов в общем случае характерны циклические колебания с характерными частотами, определяемыми коэффициентами авторегрессионных уравнений (Андерсон, 1976). Так как из табл. 3 видно, что коэффициенты AR-моделей насекомых во всех урочищах близки по значениям, это и приводит к близости значений циклических колебаний.

Коэффициенты детерминации для AR-моделей всех урочищ очень близки к 1, что указывает на следующее: предложенные AR-модели позво-

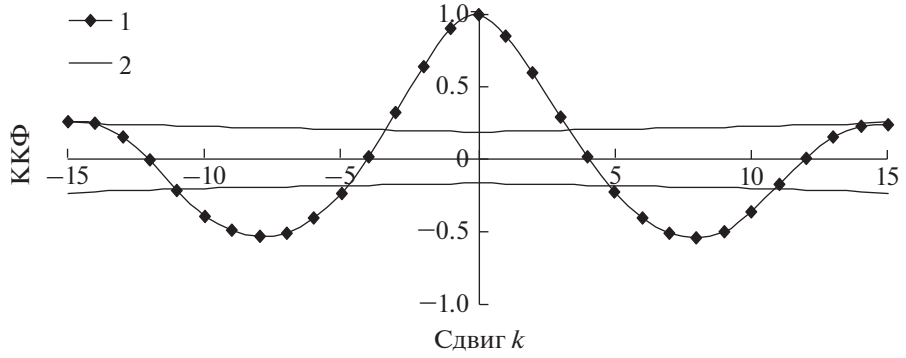

Рис. 5. Кросс-корреляционная функция ряда данных и модельного ряда для урочища “Дюна”.

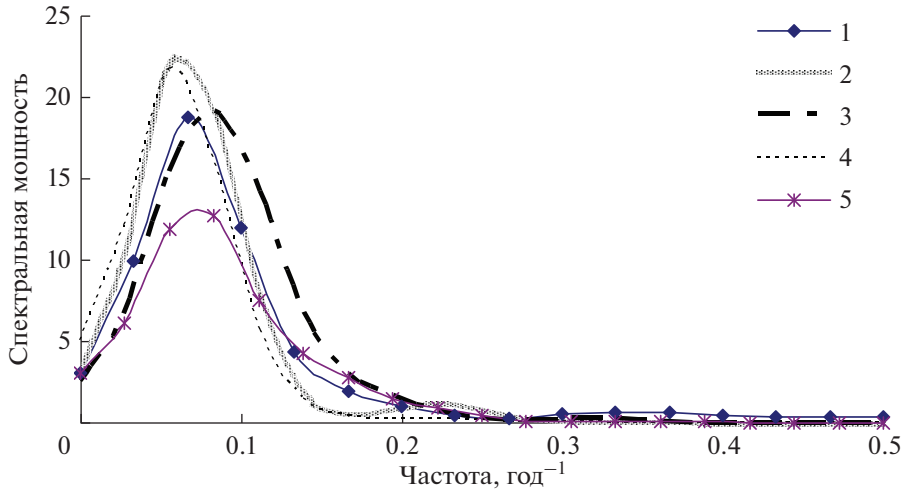

Рис. 6. Спектры временных рядов плотностей популяций филлофагов в различных урочищах Краснотуранского бора (1 – “Плакор”, 2 – “Вершина сопки”, 3 – “Озеро”, 4 – “Дюна”, 5 – “Терраса”).

ляют учитывать практически всю дисперсию наблюдаемых значений численности популяций. Из этого следует, что погодные факторы (по крайней мере, при низкой плотности популяций) не будут оказывать сильного влияния на динамику численности филлофагов.

В классической работе Морана (Moran, 1953) утверждается, что для близких по расположению местообитаний одного вида должны наблюдаться синхронные изменения плотностей популяций этого вида. Для оценки синхронности динамики популяций в разных урочищах были вычислены кросс-корреляционные функции (ККФ) временных рядов динамики филлофагов в разных урочищах. Для синхронных по динамике популяций максимум ККФ, близкий к 1, должен достигаться при сдвиге $k = 0$. Если ряды динамики сдвинуты по фазе, максимум ККФ будет достигаться при $k \neq 0$. Расчеты парных ККФ для всех урочищ приведены в табл. 4, где выше главной диагонали рассмотрены максимальные значения ККФ(i, j) между рядами динамики урочищ m и 1, а ниже главной диагонали – сдвиг во времени (в годах) между рядами динамики численности.

Как видно из данных табл. 4, для филлофагов в Краснотуранском бору полной синхронности динамики численности насекомых во всех урочищах бора не наблюдается. Возможно, эта десинхронизация динамики и привела к тому, что вспышка массового размножения мажоритарного вида в комплексе филлофагов – сосновой пяденицы в урочище “Плакор” не привела к возникновению очагов вспышки во всех урочищах. С другой стороны, если подобные эффекты десинхронизации характерны не только для изученных видов филлофагов в пределах достаточно ограниченной территории, но носят общий характер, то при проведении учетов численности насекомых-вредителей нельзя быть уверенным, что данные по плотности учитываемого вида на некоторой пробной площади могут давать информацию о плотностях популяций насекомых

Таблица 4. Синхронизация временной динамики численности филлофагов в различных урочищах

Урочище	Урочище				
	“Плакор”	“Вершина сопки”	“Озеро”	“Дюна”	“Терраса”
“Плакор”	1	0.831	0.747	0.823	0.857
“Вершина сопки”	0	1	0.865	0.937	0.787
“Озеро”	–1	0	1	0.745	0.693
“Дюна”	0	0	0	1	0.770
“Терраса”	–1	–1	0	–1	1

даже на достаточно близких расстояниях от пробной площади, на которой проводились расчеты.

Важным фактором динамики численности филлофагов в расположенных достаточно близко друг к другу урочищах Краснотуранского бора могут стать миграционные процессы. Если миграция существует, то текущая численность популяций филлофагов может зависеть не только от плотностей популяций в предыдущие годы, но и от плотности популяций в соседнем урочище в предыдущий год. Тогда для оценки влияния миграционных процессов в m-ом урочище следует рассмотреть AR-модель, в которую включена численность насекомых $y_1(i-1)$ в урочище s:

$$y_m(i) = a_{m0} + a_{m1}y_m(i-1) + a_{2m}y_m(i-2) + \\ + a_{3m}y_m(i-3) + a_{4m}y_m(i-4) + b_{1s}y_s(i-1), \quad (5)$$

где a_{m0}, a_{m1}, a_{m2}, a_{m3}, a_{m4}, b_{1s} – коэффициенты.

Таблица 5. Параметры уравнений (5) для динамики численностей филлофагов в урочище “Плакор” с учетом данных численностей популяций $yD(i-1)$ в урочище “Дюна” и в урочище “Дюна” с учетом данных численностей популяций $yP(i-1)$ в урочище “Плакор”

Переменные	Коэффициенты	Std.Err.	$t(25)$	p-value
“Плакор”				
a_0	–0.302	0.085	–3.556	0.0015
$yD(i-1)$	0.092	0.075	1.212	0.239
$y(i-4)$	–0.564	0.138	–4.092	0.00039
$y(i-3)$	0.873	0.268	3.253	0.00326
$y(i-2)$	–1.139	0.268	–4.250	0.00026
$y(i-1)$	1.379	0.156	8.822	0.000000
adjR^2	0.95			
F	113.2			
“Дюна”				
a_0	–0.002	0.065	–0.033	0.973
$yP(i-1)$	–0.010	0.061	–0.170	0.866
$y(i-4)$	–0.356	0.148	–2.408	0.023
$y(i-3)$	0.726	0.277	2.616	0.015
$y(i-2)$	–1.369	0.298	–4.590	0.0001
$y(i-1)$	1.795	0.167	10.732	0.000000
adjR^2	0.96			
F	154.6			

Расчеты по возможному влиянию на динамику численности филлофагов в урочище миграции из соседнего урочища были проведены для соседних урочищ “Дюна” и “Плакор”. В табл. 5 приведены расчеты коэффициентов уравнений (5) для этих урочищ.

Как видно из табл. 5, коэффициенты при переменной $yD(i-1)$ в модели динамики филлофаов в урочище “Плакор” и коэффициенты при переменной $yP(i-1)$ в модели динамики филлофаов в урочище “Дюна” незначимы при $p = 0.05$, а коэффициенты восприимчивости при переменных, характеризующих смежные урочища, отрицательны, хотя при наличии миграции из соседнего урочища они должны быть положительными. Следовательно, гипотезу о влиянии миграции из соседних урочищ на плотность популяций филлофагов в урочище следует отвергнуть. Таким образом, популяции филлофагов в отдельных урочищах следует рассматривать как независимо развивающиеся и пространственная корреляция между популяциями на территории Краснотуранского бора не проявляется.

Как видно из табл. 2, стандартное отклонение и максимумы значений плотностей популяций во всех урочищах Краснотуранского бора невелики и за все годы исследований не достигают значений, характерных для вспышек массового размножения, в частности, для вспышек массового размножения сосновой пяденицы (Пальникова и др., 2002). В связи с этим возникает вопрос о механизмах поддержания популяций филлофагов в стабильно-разреженном состоянии. С точки зрения теории автоматического управления поддержание стабильного состояния любой системы (в том числе и системы насекомых в лесу) связано с влиянием

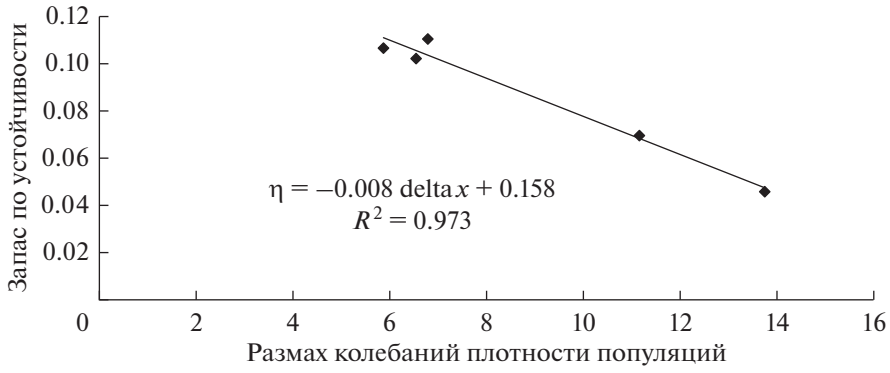

Рис. 7. Связь между размахом колебаний delta *x* многолетней динамики численности насекомых-филлофагов (см. табл. 2) и запасом по устойчивости η модельного ряда динамики популяций насекомых в урочище.

обратных связей (Дорф, Бишоп, 2004; Ким, 2007). При наличии сильных и быстрых отрицательных обратных связей система стремительно возвращается в норму после воздействия. Напротив, сильные и быстрые положительные обратные связи ведут к значительным отклонениям от нормы. При наличии как отрицательных, так и положительных обратных связей, как это характерно для насекомых в Краснотуранском бору, ситуация становится неясной и для оценки устойчивости системы необходимы комплексные показатели, учитывающие влияние как отрицательных, так и положительных обратных связей. В теории автоматического управления таким комплексным показателем является запас по устойчивости η (Гайдук и др., 2011). Чем больше запас по устойчивости системы, тем меньше вероятность "выбросов" ее характеристик (в данном случае подъемов и спадов численности в ходе массового размножения насекомых). Запас по устойчивости вычисляется по значениям коэффициентов AR-модели, характеризующих как положительные, так и отрицательные обратные связи (Гайдук, 2011). Значения запаса по устойчивости η для насекомых в каждом урочище приведены в табл. 3. Связь между величинами запаса по устойчивости и стандартного отклонения плотностей популяций в каждом урочище приведена на рис. 7.

Как видно из рис. 7, между величинами delta *x* и η существует отрицательная линейная связь с очень высоким коэффициентом детерминации $R^2 = 0.973$. Таким образом, коэффициенты AR-модели, по которым вычисляется запас по устойчивости, определяют размах колебаний плотностей популяций. Чем больше размах колебаний плотности популяций, тем меньше запас по устойчивости, то есть величина запаса по устойчивости характеризует разброс величин плотности популяций в урочище. При увеличении размаха колебаний плотностей популяций на единицы запас по устойчивости снижается на 0.008, т.е. $\frac{\partial \eta}{\partial(\text{delta } x)} = -0.008$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных многолетних учетов показывает, что даже на достаточно близких расстояниях характеристики динамики численности насекомых-филлофагов различаются как по абсолютным значениям, так и по фазам динамики, хотя периоды *L* циклических колебаний филлофагов в различных урочищах близки. "Память" системы, выражающаяся в порядке авторегрессии для изученных комплексов видов филлофагов, достаточно велика: на текущее значение плотности популяций филлофагов указывает значимое влияние плотности популяций даже за четыре года до учетов. Подобные значения "памяти" приводят к повышению запаса по устойчивости популяций и снижению рисков развития вспышек массового размножения. Сравнение параметров порядка авторегрессий насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору ($k = 4$) с параметрами порядка авторегрессий непарного и сибирского шелкопрядов ($k = 2$) показывает, что риски вспышек массового размножения выше для видов с малыми значениями параметров авторегрессии. Кроме того, близкие к 1 коэффициенты детерминации R^2 для моделей динамики филлофагов в урочищах Краснотуранского бора указывают на слабое влияние модифицирующих (в частности, погодных) факторов на динамику численности популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир, 1976. 755 с.

Бокс Дж., Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. М.: Мир, 1974. Вып.1. 406 с.

Гайдук А.Р., Беляев В.Е., Пьявченко Т.А. Теория автоматического управления в примерах и задачах. СПб.: Лань, 2011. 464 с.

Дженкинс Г., Ваттс Д. Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1971. Вып. 1. 316 с.; Вып. 2. 287 с.

Дорф Р.К., Бишоп Р.Х. Современные системы управления. М.: Лаборатория базовых знаний, 2004. 832 с.

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

Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 276 с.

Кендалл М.Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.

Ким Д.П. Теория автоматического управления. М.: Физматлит, 2007. Т. 1. 312 с.

Киреев Д.М. Методы изучения лесов по аэроснимкам. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1977. 213 с.

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

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

Кондаков Ю.П., Сорокопуд Е.Н. Сосновая пяденица в ленточных борах Минусинской котловины // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 34–56.

Максимов А.А. Природные циклы: Причины повторяемости экологических процессов. Л.: Наука, 1989. 236 с.

Марпл С.Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.

Пальникова Е.Н. Ландшафтно-экологические особенности очагов массового размножения сосновой пяденицы в борах юга Сибири // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. С. 96–106.

Пальникова Е.Н. Факторы динамики численности сосновой пяденицы // Лесоведение. 1998. № 4. С. 3–10.

Пальникова Е.Н., Свидерская И.В., Суховольский В.Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 252 с.

Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г. Взаимодействие “фитофаг – энтомофаг” на разных фазах массового размножения лесных насекомых // Лесоведение. 2016. № 1. С. 15–24.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.

Тарасова О.В. Ландшафтно-экологическая специфика вредной лесной энтомофауны Минусинских ленточных боров // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 18–34.

Хемминг Р.В. Цифровые фильтры. М.: Недра, 1987. 221 с.

Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1973. 349 с.

Эпова В.И. Конспект фауны хвоегрызущих насекомых Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 1999. 96 с.

Яновский В.М. Лесопатологическое районирование южной части Приенисейской Сибири. Красноярск: Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, 2003. 69 с.

Baars M.A., Van Dijk T.S. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heatland // J. Animal Ecology. 1984. V. 53. P. 375–388.

Bascompte J., Sole R.V. Spatiotemporal patterns in nature // Trends in Ecology and Evolution. 1998. V. 13. P. 173-174.

Bjornstad O.N. Cycles and synchrony: two historical “experiments” and one experience // J. Animal Ecology. 2000. V. 69. P. 869–873.

Bjornstad O.N., Bascompte J. Synchrony and second order spatial correlation in host–parasitoid system // J. Animal Ecology. 2001. V. 70. P. 924–933.

Bjørnstad O.N., Ims R.A., Lambin X. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony // Trends in Ecology and Evolution. 1999. V. 14. № 11. P. 427–431.

Bone C., Wulder M.A., White J.C., Robertson C., Nelson T.A. A GIS-based risk rating of forest insect outbreaks using aerial overview surveys and the local Moran’s I statistic // Applied Geography. 2013. V. 40. P. 161–170.

Buonaccorsi J.P., Elkington J.S., Evans S.R., Liebhold A. Measuring and testing for spatial synchrony // Ecology. 2001. V. 82. P. 1668–1679.

Choi W.I., Ryoo M.I., Chung Y.-J., Park Y.-S. Geographical variation in the population dynamics of *Thecodiplosis japonensis*: causes and effects on spatial synchrony // Population Ecology. 2011. V. 53. № 3. P. 429–439.

Curran L.M., Webb C.O. Experimental test of the spatiotemporal scale of seeds predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae // Ecological Monographs. 2000. V. 70. № 1. P. 129–148.

Foster J.R., Townsend P.A., Mladenoff D.J. Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics // Landscape Ecology. 2013. V. 28. № 7. P. 1307–1320.

Hanski I., Woiwood I.P. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations // J. Animal Ecology. 1993. V. 62. P. 656–668.

Haydon D., Steen H. The effect of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis // Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 1997. V. 264. P. 1375–1381.

Haynes K.J., Liebhold A.M., Johnson D.M. Elevational gradient in the cyclicity of a forest-defoliating insect // Population Ecology. 2012. V. 54. № 2. P. 239–250.

Henttonen H., McGuire D., Hansson L. Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Annales Zoologici Fennici. 1985. V. 22. P. 221–229.

Herrero A., Zamora R., Castro J., Hodar J.A. Limits of pine forest distribution at the treeline: herbivory matters // Plant Ecology. 2012. V. 213. № 3. P. 459–469.

Isaev A.S, Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V. Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks, and Global Warming Effects. N.Y.: Wiley, 2017. 298 p.

Kapeller S., Schroeder H., Schueler S. Modelling the spatial population dynamics of the green oak leaf roller (*Tortrix viridana*) using density dependent competitive interactions:

Effects of herbivore mortality and varying host-plant quality // Ecological Modelling. 2011. V. 222. № 7. P. 1293–1302.

Liebhold A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population? // Population Ecology. 2000. V. 42. P. 205–209.

Liebhold A., Koenig W., Bjornstad O.N. Spatial Synchrony in population dynamics // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2004. V. 35. P. 467–490.

Maron J.L., Harrison S. Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system // Science. 1997. V. 278. P. 1619–1621.

Miller W.E., Epstein M.E. Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidiptera) // Environmental Entomology. 1986. V. 15. P. 443–447.

Moran P.A.P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // Australian J. Zoology. 1953. V. 1. P. 291–298.

Myers J.H. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect // Ecology. 1998. V. 79. № 3. P. 1111–1117.

Peltonen V., Liebhold A., Bjornstad O.N., Williams D.W. Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal // Ecology. 2002. V. 83. P. 3120–3129.

Pollard E. Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly population // Oikos. 1991. V. 60. P. 7–10.

Ranta E., Kaitala V., Lundberg P. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous populations // Oikos. 1998. V. 83. № 2. P. 376–382.

Schowalter T.D. Insect Responses to Major Landscape-Level Disturbance // Annual Review of Entomology. 2012. V. 57. P. 1-20.

Soukhovolsky V., Ovchinnikova T., Tarasova O., Ivanova Y., Kovalev A. Regulatory Processes in Populations of Forest Insects (a Case Study of Insect Species Damaging the Pine Pinus sylvestris L. in Forests of SIBERIA) // Diversity. 2022. V. 14 (10). P. 1038.
https://doi.org/10.3390/d14121038

Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Yates T.J., Greatorex-Devies J.N. Correlation extinctions, colonisations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation // Oecologia. 1997. V. 109. P. 235–241.

Van Rossum F., Triest L. Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments // Plant Ecology and Evolution. 2012. V. 145. № 3. P.332-340.

Volney W.J.A., Fleming R.A. Climate change and impacts of boreal forest insects // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2000. V. 82. P. 283–294.

Williams D.W., Liebhold A. Influence of weather on synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) outbreaks in New England // Environmental Entomology. 1995. V. 24. P. 987–995.

Spatio-Temporal Connectivity of the Long-Term Dynamics of the Forest Phyllophagus Insects' Abundance

O. V. Tarasova[1, *] and P. A. Krasnoperova[1]

[1]Siberian Federal University, av. Svobodny, 76, Krasnoyarsk, 660041 Russia

**E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru*

The study was conducted regarding the conjugation of the population dynamics of different forest insects species under different landscape conditions on the territory of the Krasnoturansky pine forest (South of the Krasnoyarsk Territory). The population dynamics conjugation indicates the presence of an ecological mechanism that leads to the coordination of the temporal series of different species' population dynamics in one habitat or one species in different habitats. This means that using the conjugation indicators of insect dynamics one can indirectly assess the influence of various factors affecting these populations. To assess the spatio-temporal synchronization of the population dynamics of insects in different landscape conditions, the data of the phyllophagous insects counts for the period from 1979 to 2016 were used. According to the phases of dynamics, although the periods of cyclic fluctuations of phyllophages' populations in different stows are close, the characteristics of the phyllophagous insects number dynamics still differ in both the absolute values and the phases of dynamics, even when the distance between the test sites is relatively small. The "memory" of the system, expressed in the order of the autoregressive model of the population dynamics, is fairly large for the studied complexes of phyllophagous species: the current value of the phyllophagous populations density can be influenced by the population density values from as far as four years before the counts. Such values of "memory" lead to an increase in the populations' stability margin, and a decrease in the risks of developing insect outbreaks. The determination coefficients close to 1 for the phyllophages dynamics models in the stows of the Krasnoturansky pine forest indicate a weak influence of modifying factors (such as weather) on the population dynamics.

Keywords: forest stands, phyllophagous insects, population dynamics, conjugation, synchronism, models, autoregression, migration, stability.

Acknowledgements: The study was supported by the RSF (grant No. 22-24-00148).

REFERENCES

Anderson T., *Statisticheskii analiz vremennykh ryadov* (The Statistical Analysis of Time Series), Moscow: Mir, 1976, 755 p.

Baars M.A., Van Dijk T.S., Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heatland, *J. Animal Ecology*, 1984, Vol. 53, pp. 375–388.

Bascompte J., Sole R.V., Spatiotemporal patterns in nature, *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, Vol. 13, pp. 173–174.

Bjornstad O.N., Bascompte J., Synchrony and second order spatial correlation in host–parasitoid system, *J. Animal Ecology*, 2001, Vol. 70, pp. 924–933.

Bjornstad O.N., Cycles and synchrony: two historical "experiments" and one experience, *J. Animal Ecology*, 2000, Vol. 69, pp. 869–873.

Bjørnstad O.N., Ims R.A., Lambin X., Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony, *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, Vol. 14, No. 11, pp. 427–431.

Bone C., Wulder M.A., White J.C., Robertson C., Nelson T.A., A GIS-based risk rating of forest insect outbreaks using aerial overview surveys and the local Moran's I statistic, *Applied Geography*, 2013, Vol. 40, pp. 161–170.

Box G., Jenkins G., *Analiz vremennykh ryadov. Prognoz i upravlenie. Perevod s angliiskogo* (Time series analysis: Forecasting and control. Translated from English), Moscow: Mir, 1974, Vol. 1, 406 p.

Buonaccorsi J.P., Elkington J.S., Evans S.R., Liebhold A., Measuring and testing for spatial synchrony, *Ecology*, 2001, Vol. 82, pp. 1668–1679.

Chizhevskii A.L., *Zemnoe ekho solnechnykh bur'* (Terrestrial echo of solar storms), Moscow: Mysl', 1973, 349 p.

Choi W.I., Ryoo M.I., Chung Y.-J., Park Y.-S., Geographical variation in the population dynamics of *Thecodiplosis japonensis*: causes and effects on spatial synchrony, *Population Ecology*, 2011, Vol. 53, No. 3, pp. 429–439.

Curran L.M., Webb C.O., Experimental test of the spatiotemporal scale of seeds predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae, *Ecological Monographs*, 2000, Vol. 70, No. 1, pp. 129–148.

Dorf R.K., Bishop R.H., *Sovremennye sistemy upravleniya. Perevod s angliiskogo* (Modern control systems. Translated from English), Moscow: Laboratoriya Bazovykh Znanii, 2004, 832 p.

Dzhenkins G., Vatts D., *Spektral'nyi analiz i ego prilozheniya*. (Spectral analysis and its applications), Moscow: Mir, 1971, Vol. 1, 316 p.; Vol. 2, 287 p.

Epova V.I., Konspekt fauny khvoegryzushchikh nasekomykh Baikal'skoi Sibiri (Conspectus of needle-eating insects fauna of Baikal Siberia, Novosibirsk: Nauka, 1999, 96 p.

Foster J.R., Townsend P.A., Mladenoff D.J., Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics, *Landscape Ecology*, 2013, Vol. 28, No. 7, pp. 1307–1320.

Gaiduk A.R., Belyaev V.E., P'yavchenko T.A., *Teoriya avtomaticheskogo upravleniya v primerakh i zadachakh* (Theory of automatic control in examples and the task), St. Petersburg: Lan', 2011, 464 p.

Hanski I., Woiwood I.P., Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations, *J. Animal Ecology*, 1993, Vol. 62, pp. 656–668.

Haydon D., Steen H., The effect of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis, *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1997, Vol. 264, pp. 1375–1381.

Haynes K.J., Liebhold A.M., Johnson D.M., Elevational gradient in the cyclicity of a forest-defoliating insect, *Population Ecology*, 2012, Vol. 54, No. 2, pp. 239–250.

Henttonen H., McGuire D., Hansson L., Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species, *Annales Zoologici Fennici*, 1985, Vol. 22, pp. 221–229.

Herrero A., Zamora R., Castro J., Hodar J.A., Limits of pine forest distribution at the treeline: herbivory matters, *Plant Ecology*, 2012, Vol. 213, No. 3, pp. 459–469.

Isaev A.S., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V., *Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks, and Global Warming Effects*, N.Y.: Wiley, 2017, 298 p.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Soukhovolsky V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (*Population dynamics of the forest insects*), Moscow: Nauka, 2001, 373 p.

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2015, 262 p.

Kapeller S., Schroeder H., Schueler S., Modelling the spatial population dynamics of the green oak leaf roller (*Tortrix viridana*) using density dependent competitive interactions: Effects of herbivore mortality and varying host-plant quality, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 7, pp. 1293–1302.

Kendall M.D., St'yuart A., *Mnogomernyi statisticheskii analiz i vremennye ryady* (Multivariate statistical analysis and time series), Moscow: Nauka, 1976, 736 p.

Khemming R.V., *Tsifrovye fil'try* (Digital filtres), Moscow: Nedra, 1987, 221 p.

Kim D.P., *Teoriya avtomaticheskogo upravleniya* (Theory of automatic control), Moscow: Fizmatlit, 2007, Vol. 1, 312 p.

Kireev D.M., *Metody izucheniya lesov po aerosnimkam* (Methods of forest study with aerial photography), Novosibirsk: Nauka, 1977, 213 p.

Kondakov Y.P., Massovye razmnozheniya sibirskogo shelkopryada v lesakh Krasnoyarskogo kraya (The outbreaks of Siberian moth in the forests of Krasnoyarsk Krai), In: *Entomologicheskie issledovaniya v Sibiri* (Entomological research in Siberia), Krasnoyarsk: Izd-vo KF SO REO, 2002, Vol. 2, pp. 25–74.

Kondakov Y.P., Sorokopud E.N., Sosnovaya pyadenitsa v lentochnykh borakh Minusinskoi kotloviny (The pine looper in the ribbon-like pine forests in the Minusinsk hollow), In: *Nasekomye lesostepnykh borov Sibiri* (Insects of the forest-steppe pine forests in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 34–56.

Kondakov Y.P., Zakonomernosti massovykh razmnozhenii sibirskogo shelkopryada (Regularities of the outbreaks of Siberian silk moth), In: *Ekologiya populyatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri* (Population ecology of the forest animals in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1974, pp. 206–265.

Liebhold A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population? // Population Ecology. 2000. V. 42. P. 205–209.

Liebhold A., Koenig W., Bjornstad O.N., Spatial Synchrony in population dynamics, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, Vol. 35, pp. 467–490.

Maksimov A.A., *Prirodnye tsikly: Prichiny povtoryaemosti ekologicheskikh protsessov* (Natural cycles: reasons of recurrence of ecological processes), Leningrad: Nauka, 1989, 236 p.

Maron J.L., Harrison S., Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system, *Science*, 1997, Vol. 278, pp. 1619–1621.

Marpl S.L., *Tsifrovoi spektral'nyi analiz i ego prilozheniya* (Digital spectral analysis and its applications), Moscow: Mir, 1990, 584 p.

Miller W.E., Epstein M.E., Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidoptera), *Environmental Entomology*, 1986, Vol. 15, pp. 443–447.

Moran P.A.P., The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology, *Australian J. Zoology*, 1953, Vol. 1, pp. 291–298.

Myers J.H., Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect, *Ecology*, 1998, Vol. 79, No. 3, pp. 1111–1117.

Pal'nikova E.N., Faktory dinamiki chislennosti sosnovoi pyadenitsy (Factors of Pine moth population dynamics), *Lesovedenie*, 1998, No. 4, pp. 3–10.

Pal'nikova E.N., Landshaftno-ekologicheskie osobennosti ochagov massovogo razmnozheniya sosnovoi pyadenitsy v borakh yuga Sibiri (Landscape-ecological features of the centers of mass reproduction of the pine moth in the forests of southern Siberia), In: *Ekologicheskaya otsenka mestoobitanii lesnykh zhivotnykh* (Ecological assessment of habitats of forest animals), Novosibirsk: Nauka, 1987, pp. 96–106.

Pal'nikova E.N., Soukhovolsky V.G., Vzaimodeistvie "fitofag – entomofag" na raznykh fazakh massovogo razmnozheniya lesnykh nasekomykh (Phytophage – entomophage interaction during various phases of the outbreaks of forest insects), *Lesovedenie*, 2016, No. 1, pp. 15–24.

Pal'nikova E.N., Sviderskaya I.V., Soukhovolsky V.G., *Sosnovaya pyadenitsa v lesakh Sibiri. Ekologiya, dinamika chislennosti, vliyanie na nasazhdeniya* (The pine looper in Siberian forests. Ecology, population dynamics, impact on the stands), Novosibirsk: Nauka, 2002, 254 p.

Peltonen V., Liebhold A., Bjornstad O.N., Williams D.W., Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal, *Ecology*, 2002, Vol. 83, pp. 3120–3129.

Pollard E., Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly population, *Oikos*, 1991, Vol. 60, pp. 7–10.

Pollard J.H., *Spravochnik po vychislitel'nym metodami statistiki* (A handbook of numerical and statistical techniques), Moscow: Finansy i statistika, 1982, 344 p.

Ranta E., Kaitala V., Lundberg P., Population variability in space and time: the dynamics of synchronous populations, *Oikos*, 1998, Vol. 83, No. 2, pp. 376–382.

Schowalter T.D., Insect Responses to Major Landscape-Level Disturbance, *Annual Review of Entomology*, 2012, Vol. 57, pp. 1–20.

Soukhovolsky V., Ovchinnikova T., Tarasova O., Ivanova Y., Kovalev A. Regulatory Processes in Populations of Forest Insects (a Case Study of Insect Species Damaging the Pine Pinus sylvestris L. in Forests of SIBERIA) // *Diversity*. 2022. V. 14 (10). P. 1038.
https:// doi.org/10.3390/d14121038.

Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Yates T.J., Greatorex-Davies J.N., Correlation extinctions, colonisations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation, *Oecologia*, 1997, Vol. 109, pp. 235–241.

Tarasova O.V., Landshaftno-ekologicheskaya spetsifika vrednoi lesnoi entomofauny Minusinskikh lentochnykh borov (Landscape and ecological features of forest pest insects in Minusinsk pine forest bands), In: *Nasekomye lesostepnykh borov Sibiri* (Insects of the forest-steppe pine forests in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 18–34.

Van Rossum F., Triest L., Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments, *Plant Ecology and Evolution*, 2012, Vol. 145, No. 3, pp. 332–340.

Volney W.J.A., Fleming R.A., Climate change and impacts of boreal forest insects, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, Vol. 82, pp. 283–294.

Williams D.W., Liebhold A., Influence of weather on synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) outbreaks in New England, *Environmental Entomology*, 1995, Vol. 24, pp. 987–995.

Yanovskii V.M., *Lesopatologicheskoe raionirovanie yuzhnoi chasti Prieniseiskoi Sibiri* (Forest pathological zoning of the southern part of the Yenisei Siberia), Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N.Sukacheva SO RAN, 2003, 69 p.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 174–189

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 595.7:591.53

РАЗВИТИЕ ОЧАГОВ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ НА РАЗНЫХ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ МАСШТАБАХ[1]

© 2023 г. В. Г. Суховольский[a], *, Ю. Д. Иванова[b], А. В. Ковалев[c]

[a]*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, д. 50/28, Красноярск, 660036 Россия*

[b]*Институт биофизики СО РАН, Академгородок, д. 50/50, Красноярск 660036 Россия*

[c]*Федеральный исследовательский центр КНЦ СО РАН, Академгородок, д. 50, Красноярск, 660036 Россия*

**E-mail: soukhovolsky@yandex.ru*

Поступила в редакцию 30.05.2022 г.
После доработки 31.08.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Работа посвящена обсуждению возможностей описания динамики развития очагов массового размножения лесных насекомых на разных пространственных масштабах. Свойства очагов массового размножения рассмотрены на микропространственном масштабе, где анализируются модели распределения особей по кормовым объектам в границах локальной территории или насаждения, и на макропространственном масштабе, где рассмотрены показатели изъятия фотосинтезирующего аппарата (листьев или хвои) по всей территории очага, включая первичные, вторичные и миграционные очаги. При анализе микропространственного распределения гусениц на деревьях в очагах на разных фазах градации была использована модель распределения особей на кормовых деревьях как фазового перехода второго рода. Макропространственные процессы, происходящие в ходе роста очага, включают, во-первых, рост существующего очага и появление новых связных поврежденных участков леса, во-вторых, появление новых несвязных вторичных очагов. В качестве характеристик очагов массового размножения используются их фрактальная размерность D и характеристики "вязких пальцев" на границе очага. Для расчетов этих характеристик применены данные спутникового зондирования. Предлагаемые подходы могут быть использованы для прогноза развития очагов массового размножения лесных насекомых. При построении и верификации моделей применены данные учетов численности сибирского шелкопряда и заселенности деревьев в очагах его массового размножения, дистанционные данные по площадям и форме очагов в районах Красноярского края в ходе вспышки массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) в 2015–2019 гг.

Ключевые слова: лесные насаждения, насекомые-вредители, вспышки массового размножения, очаги вспышек, динамика, моделирование.

DOI: 10.31857/S0024114823020092, **EDN:** ARRVOL

Насекомые являются вторым по значимости (после пожаров) фактором повреждения и гибели лесных насаждений в России вследствие развития вспышек массового размножения вредителей. Площади повреждения лесов насекомыми варьируют в разные годы в пределах от 10 до 24% общей площади повреждения лесов. Так, площадь очагов лесных насекомых в 2020 г. составляла около 3 млн га леса. Ущерб от воздействия насекомых включает, во-первых, упущенную выгоду от прекращения депонирования углерода поврежденными деревьями, оцениваемую, например, для вспышек в 2020 г. в 3.1 млн т при значениях ЧПП от 3 до 5 т га год$^{-1}$ (Soukhovolsky, Ivanova, 2020). Во-вторых, вспышка сопровождается выбросами углерода в атмосферу в виде CO_2 в ходе потребления фитомассы насекомыми. Расчеты показывают, что при средней массе хвои на 1 га в 3.5–4 т с 1 га будет выделено в атмосферу в пересчете на чистый углерод примерно 1.5 т С (Суховольский и др., 2006; Тарасова и др., 2015). В целом на первом этапе вспышки (до начала пожаров и гниения стволовой древесины) на территории России в 2020 г. в ходе вспышек массового размножения лесных насекомых было выброшено в атмосферу в пересчете на чистый углерод около 4.5 млн т С.

В процессе развития вспышки массового размножения лесных насекомых возникают очаги массового размножения, в которых происходит нападение насекомых на деревья, ведущее к гибели насаждений. В процессе развития вспышки

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант 22-24-00148).

массового размножения лесных насекомых наблюдаются очаги массового размножения различных типов – первичные очаги, в границах которых и произошло увеличение численности популяции вредителей, а также вторичные миграционные очаги, развитие которых связано с локальным перемещением особей в насаждении (Кондаков, 1974; Исаев и др., 2001). Миграционные очаги обычно расположены достаточно далеко от первичных очагов и возникают при массовых миграциях особей вредителей на стадии имаго. При этом предполагается, что особи в популяции вредителя на преимагинальных стадиях сезонного развития относительно малоподвижны и только на стадии имаго насекомые могут передвигаться на значительные расстояния. Совокупность первичного, вторичных и миграционных очагов образует очаг массового размножения вида, характеризуемый некоторой суммарной площадью. Риск повреждения и гибели лесных насаждений связан с динамикой развития очагов.

Достаточно часто рассматривались "точечные" модели вспышек, в которых предполагают, что особи вредителей сосредоточены в некотором локальном местообитании, в ходе вспышки изменяется только плотность популяций вредителей. Однако такие модели не позволяют описывать перемещение насекомых и смену кормовых объектов – деревьев в процессе вспышки. В связи с этим анализ и моделирование развития очагов массового размножения лесных насекомых являются важными задачами, имеющими как теоретическое, так и практическое значение для оценок рисков повреждений насаждений вредителями и планирования лесозащитных мероприятий.

При анализе точечных моделей, т.е. моделей, рассматривающих популяцию в максимально агрегированном виде, когда учитывается только суммарная численность популяции и не учитывается распределение особей по территории очага, обычно ограничиваются анализом типа пространственного распределения насекомых на пробных площадях, выделяя случайный, равномерный и агрегативный тип пространственного распределения особей в насаждении, а для количественной оценки пространственного распределения используют многочисленные индексы агрегации (Песенко, 1982).

При более детальном анализе пространственной структуры популяций лесных насекомых используется подход, заключающийся в изучении пространственной сопряженности очагов массового размножения лесных насекомых с ландшафтными особенностями территорий и составом насаждений. Так, исследования на реконструированных данных по вспышкам лесного кольчатого шелкопряда (*Malacosoma disstria* Hbn.) в течение почти 100 лет (с 1928 по 2006 гг.) показали, что вспышки численности будут проявлять большую синхронность и интенсивность в районах, связанных с более высокой численностью деревьев-хозяев (Sutton, Tardif, 2007; Cooke, Roland, 2007; Cooke et al., 2012; Charbonneau et al., 2012; Robert et al., 2020). Вспышки были более синхронными и более цикличными в пределах управляемых зон, содержащих большее относительное обилие осины и других лиственных пород деревьев-хозяев, по сравнению с дикой природой, где преобладают хвойные породы. Тем не менее, также наблюдалась асинхронная динамика вспышек на исследуемой территории, так что корреляции с более медленными переменными лесных ландшафтов сильно варьировали между вспышками, и сила взаимосвязи между ландшафтными переменными и моделями вспышек этого вида сильно менялась со временем – результат, который может объяснить, почему кратко-срочные исследования давали противоречащие друг другу выводы.

Работы в этом направлении, выполненные, в частности, для елового почкоеда (*Choristoneura fumiferana* Clem. (Robert et al., 2018)), важны для выявления зон риска вспышек разных видов, однако в них не рассматриваются особенности развития и пространственной динамики отдельных вспышек. Математический аппарат, используемый при таком анализе, – многомерный регрессионный анализ и автокорреляционный анализ – достаточно хорошо разработан.

В последнее время для анализа пространственного распределения видов насекомых используется подход, который объединяет теорию сетей и сложных систем для моделирования сложных развивающихся пространственных сетей. В частности, такой подход реализован на примере жука-короеда изумрудного ясеня с использованием наборов геопространственных данных в Онтарио, Канаде (Anderson, Dragicevic, 2018).

Второе направление исследований при изучении пространственной динамики вспышек лесных насекомых – анализ пространственных кросс-корреляций между вспышками разных видов на территории (Barbour, 1990). Такой подход позволяет выявить синхронность и временные сдвиги между вспышками разных видов на одной территории или одного вида на разных территориях. Техника расчетов также очень хорошо развита, и используются методы корреляционного и спектрального анализа временных рядов. Проблема заключается в получении информации о достаточно длинных временных рядах динамики численности популяций лесных насекомых.

Еще один подход к анализу пространственно-временной динамики развития очагов массового размножения лесных насекомых состоит в использовании данных о площадях очагов в разные

годы и переходе от представления данных в пространстве к временным рядам суммарной динамики площадей очагов. При таком подходе нет необходимости в определении координат очагов во времени, достаточно получить данные по площадям повреждений, имеющимся в распоряжении служб охраны лесов, а математический аппарат, используемый при анализе, сводится к стандартным методам статистического анализа временных рядов (Soukhovolsky et al., 2022).

Наиболее сложным по необходимости сбора данных и методам анализа этих данных является пространственный анализ динамики развития очагов массового размножения лесных насекомых, включающий анализ форм границ очагов, скорости распространения очагов в лесных массивах и связи этих показателей с ландшафтными характеристиками, структурой и породным составом насаждений. В течение многих лет получить подобную информацию с точными координатами динамически изменяющихся очагов массового размножения было крайне трудно технически. Теоретические исследования по сходной тематике не позволяли учитывать конкретные особенности изучаемых экосистем (Колмогоров и др., 1937; Fisher, 1937; Свирежев, 1987). Однако в настоящее время информацию по таким характеристикам очагов стало возможным получить, используя GPS-позиционирование, данные со спутников и беспилотных летательных аппаратов (Wolter et al., 2008; Князева и др., 2019). И в связи с появлением доступных данных возникла задача разработки моделей, позволяющих анализировать динамику развития очагов и изменения их формы во времени. Математический аппарат, используемый для решения этой задачи, включает уравнения в частных производных, фрактальный анализ, методы, заимствованные из статистической физики.

Настоящая работа посвящена обсуждению возможностей описания динамики развития очагов массового размножения лесных насекомых на разных пространственных масштабах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

При построении и верификации моделей будут использоваться данные учетов численности сибирского шелкопряда и заселенности деревьев в очагах его массового размножения и дистанционные данные по площадям и форме очагов в районах Красноярского края в ходе вспышки массового размножения сибирского шелкопряда в 2015–2019 гг.

Вспышки массового размножения лесных насекомых связаны с формированием участков поврежденных деревьев – очагов массового размножения. Площадь очага зависит от численности популяции вредителей, состояния деревьев, ландшафтной структуры территории (Исаев и др., 2001). Суммарная площадь очагов и скорость роста этой площади характеризует риски повреждения насаждений, и для оценки уровня воздействия насекомых необходимы прогнозы развития очагов.

Формирование очагов связано с миграцией особей. Перемещение насекомых и постоянная смена их местообитания вызваны необходимостью поиска корма, так как во многих случаях кормовые ресурсы в очагах уничтожаются полностью и необходимо искать новые насаждения с доступным кормовым ресурсом.

В настоящей работе свойства очагов массового размножения рассмотрены на двух пространственных масштабах:

1. На микропространственном масштабе проанализировано распределение особей по кормовым объектам в границах локальной территории или насаждения.

2. На макропространственном масштабе рассмотрены показатели изъятия фотосинтезирующего аппарата (листьев или хвои) по всей территории очага, включая первичные, вторичные и миграционные очаги.

На микропространственном масштабе в качестве характеристик очага используются показатели средней плотности гусениц X в расчете на одно дерево в локальном насаждении и доля A учетных единиц (например, деревьев), на которых были обнаружены насекомые. Эти данные получают в ходе учетов численности насекомых на разных фазах градационного цикла популяций. Для описания очага в данном случае используется параметр порядка q – доля учетных единиц, на которых при учетах не было обнаружено насекомых, и рассматривается связь между средней плотностью X насекомых на участке и параметром порядка q. Для описания этой связи в настоящей работе использована модель распределения особей на кормовых деревьях как фазового перехода второго рода (Суховольский и др., 2005; Суховольский и др., 2008; Isaev et al., 2017).

Согласно этой модели связь между квадратом доли незаселенных деревьев $q^2 = (1 - A)^2$ и средней плотностью популяции выражается следующим образом:

$$q^2 = \begin{cases} 0, & X \geq X_c \\ a - bX, & 0 \leq X < X_c \end{cases}, \qquad (1)$$

где $X_c = \frac{a}{b}$ – критическая плотность популяции, при достижении которой все деревья оказываются освоенными насекомыми; a, b – некоторые константы; $b = \frac{\partial(q^2)}{\partial X}$ – восприимчивость заселения деревьев к изменению плотности популяции.

Если распределение особей по деревьям случайное и описывается пуассоновской моделью, то доля q_p деревьев, на которых не встречаются насекомые, зависит от плотности популяции X и описывается уравнением

$$q_p = \exp(-X). \quad (2)$$

Если распределение особей по деревьям групповое, то в этом случае $q^2(X) < (q_p(X))^2$.

Макропространственные процессы, происходящие в ходе роста очага, включают, во-первых, рост существующего очага и появление новых связных поврежденных участков леса, во-вторых, появление новых несвязных вторичных очагов (островов) и возникновение очага массового размножения с фрактальной размерностью D.

В настоящей работе для описания динамики очага использовался экологический аналог модели Дарси (Суховольский и др., 2008), описывающий течение жидкости в двумерном пространстве сквозь пористые среды (Клеман, Лаврентович, 2007):

$$U(x, y) = -\frac{b^2}{12\eta}\nabla p(x, y), \quad (3)$$

где $U(x, y)$ – скорость движения фронта; η – "вязкость" среды; $p(x, y)$ – "давление" популяции на насаждение; b – константа.

Если движущая граница раздела остается прямой в горизонтальной плоскости, то ее положение во времени и пространстве задается уравнением $U = xt$. В этом случае движение границы поддерживается градиентом давления, значение которого находится из уравнения (1):

$$p_j = p_0 - \frac{12\eta_j U}{b^2}(x - Ut), \quad (4)$$

где p_0 – константа.

В экологическом аналоге закона Дарси показатель "вязкости" η характеризует величину, пропорциональную времени, необходимому для освоения кормового растения в очаге и вне его (если устойчивость кормового растения к насекомым высокая, то время освоения большое, если устойчивость низкая, то и время освоения незначительное), "давление" ∇p – отношение плотностей насекомых в очаге и вне его.

При большой "вязкости" и малом давлении ("спящий" очаг) при однократном измерении форма границы очага будет характеризоваться фрактальным размером, близким к 1. Когда более "вязкая" среда толкает менее "вязкую", граница раздела сред устойчива.

Если же вдоль оси y возникает небольшое периодическое возмущение с волновым числом k и амплитудой $A(t)$:

$$x(y) = Ut + A(t)\cos ky, \quad (5)$$

то при малой вязкости и высоком давлении (агрессивная форма вредителя с высокой плотностью популяции) фрактальная размерность границы раздела приблизится к 2, и эта граница будет иметь большое число выступов – "пальцев". В данном случае возмущение станет неустойчивым, и амплитуда возмущения со временем вырастет. Наибольшие градиенты давления возникнут на вершинах границы. Согласно уравнению Дарси, вершина начнет двигаться быстрее, чем остальные участки границы раздела, и небольшое начальное возмущение разовьется в быстро растущий "вязкий палец".

Ранее экологический аналог модели "вязких пальцев" использовался для описания движения границы очага массового размножения такого относительно малоподвижного вида как непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) в Северной Америке, на территории восточных штатов США, от канадско-американской границы до Аппалачей (Суховольский и др., 2008) (рис. 1).

Технология измерения площади и границ очага массового размножения насекомых по дистанционным данным в настоящее время достаточно хорошо разработана. Для оценки развития размеров очагов в этой работе использованы данные дистанционного зондирования очагов сибирского шелкопряда с помощью комплекса Sentinel-2 – группы спутников ДЗЗ Европейского космического агентства. При этом применялся мультиспектральный комплекс с оптическим пространственным разрешением до 10 м. Интервал повторения снимка поверхности (без учета облачности) – пять дней. Регулярная съемка земной поверхности ведется с 2016–2017 гг. Для получения графических изображений и основных статистик (размер, временная динамика, функции распределения вегетативных индексов и т.п.) для изучаемых территорий использовался программный интерфейс доступа: apps.sentinel-hub.com/eo-browser/.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Закономерности микропространственного распределения насекомых на пробных площадях

Пусть отдельная микропространственная единица характеризуется средней плотностью X популяции вредителей (особей на ученую единицу) и параметром порядка q – долей учетных единиц, на которых в ходе учета не были обнаружены насекомые. Распределение насекомых по деревьям в процессе развития очага массового размножения изменятся от ситуации в стабильно разреженном

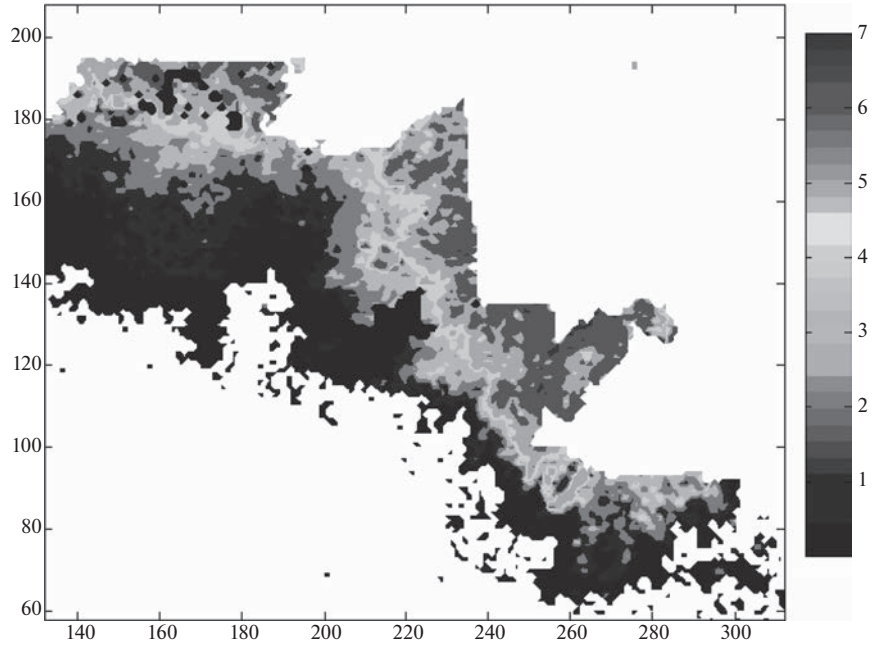

Рис. 1. Плотность насекомых по данным мониторинга активности имаго с помощью феромонных ловушек, (штат Огайо, 1998 год, по данным факультета энтомологии технологического института штата Вирджиния). 1–6 – плотность имаго по мере ее убывания.

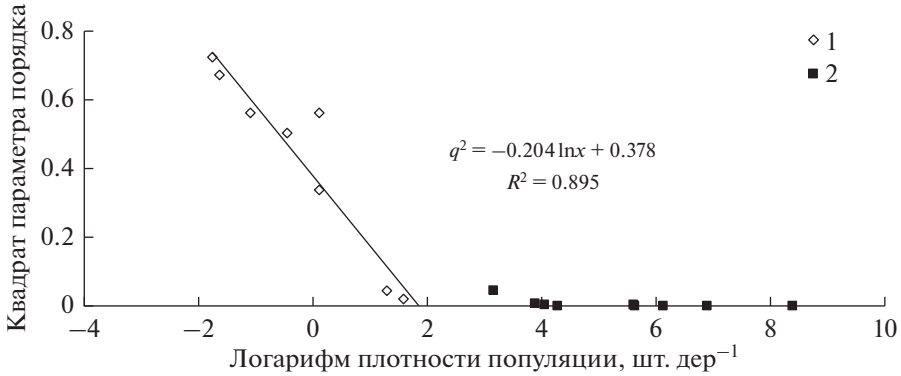

Рис. 2. Связь между квадратом доли незаселенных деревьев q^2 и логарифмом плотности X популяций сибирского шелкопряда в очагах массового размножения в 1953–1969 гг. (Кондаков, 1974). Плотности популяции: 1 – ниже критической плотности освоения X_c, 2 – выше критической плотности освоения X_c.

состоянии, когда плотность популяции очень низка, почти все деревья не заселены и $q \to 1$, и до ситуации, когда плотность популяции настолько высока, что все деревья на пробной площади населены и $q = 0$. Для описания связи между плотностью популяции X и заселенностью деревьев в насаждении нами использована модель (1). Для расчетов применены данные по абсолютной и относительной заселенностям сибирского шелкопряда, приведенные в работах В.О. Болдаруева (1969) и Ю.П. Кондакова (1974), и данные учетов Центра защиты леса Красноярского края в ходе вспышки массового размножения в разных лесничествах на территории Енисейского района Красноярского края (рис. 2–4).

Как видно из рис. 2–4, распределение гусениц сибирского шелкопряда по деревьям на пробных площадях на разных фазах градации при различной плотности популяции очень хорошо описывается уравнением (1). Этот тип распределения отличается от случайного распределения, описываемого уравнением (2). На рис. 5 приведена разность между квадратом параметра порядка q^2 и расчетным значением $(q_p)^2$ при пуассоновском распределении особей по деревьям.

Следовательно, при увеличении плотности популяции сибирского шелкопряда распределение гусениц по деревьям начинает отклоняться от случайного и особи группируются лишь на части

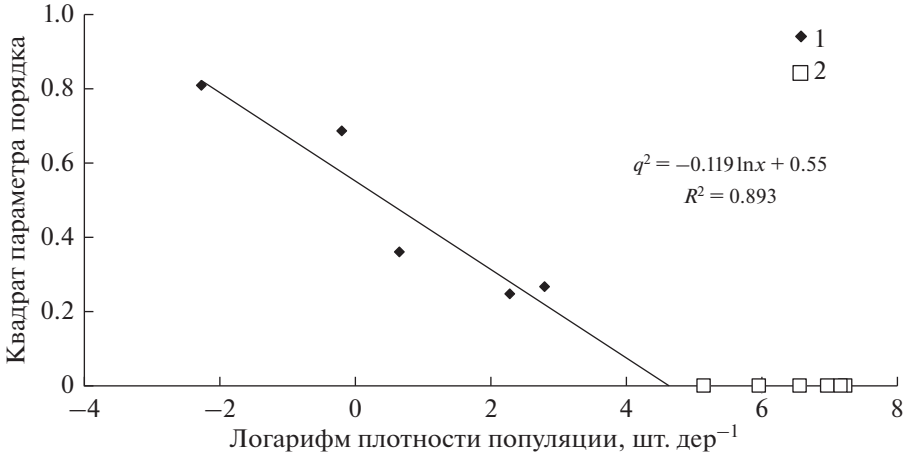

Рис. 3. Связь между квадратом доли незаселенных деревьев q^2 и логарифмом плотности X популяции сибирского шелкопряда в очагах массового размножения на территории Красноярского края в 2017 г. Плотности популяции: 1 – ниже критической плотности освоения X_c, 2 – выше критической плотности освоения X_c.

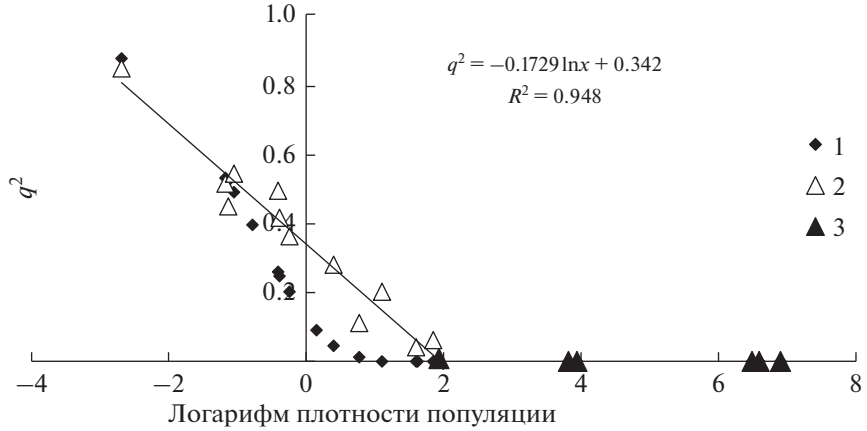

Рис. 4. Связь между квадратом доли незаселенных деревьев q^2 на пробных площадях и логарифмом плотности X популяции в очагах массового размножения сибирского шелкопряда на территории Восточной Сибири (Болдаруев, 1969). 1 – пуассоновское распределение; пробные площади: 2 – с неполным заселением деревьев насекомыми, 3 – деревья, полностью заселенные насекомыми.

деревьев. Такое поведение можно рассматривать с точки зрения увеличения воздействия насекомых на осваиваемые деревья. При этом критическая плотность популяции, по достижении которой все деревья оказываются освоенными насекомыми, для разных фаз вспышек различается. С увеличением доли населенных деревьев возможности регистрации повреждений дистанционными методами возрастают, а по зависимости квадрата доли поврежденных деревьев возможно косвенно оценить плотность популяции на пробной площади.

2. Фрактальная размерность очагов

Форма очага массового размножения, как и любого двумерного ограниченного множества, характеризуется двумя показателями: его площадью и фрактальной размерностью (Федер, 1991). Оценив фрактальную размерность очага, можно рассчитать соотношение плотностей популяции и времени освоения кормового объекта, а по фрактальной размерности границы раздела очага и неповрежденного леса можно оценить характер дальнейшего развития очага. Для расчетов фрактальной размерности очага необходимо оценить площадь очага S и длину L его границ. Площадь S, заключенная внутри контура границы, фрактально зависит от длины границы L (Федер, 1991):

$$S = s_0 L^{\alpha} \tag{6}$$

или

$$\ln S = \ln s_0 + \alpha \ln L. \tag{7}$$

В ходе развития вспышки очаги характеризуются показателями связности. Связным очаг будет в том случае, когда две любые точки внутри

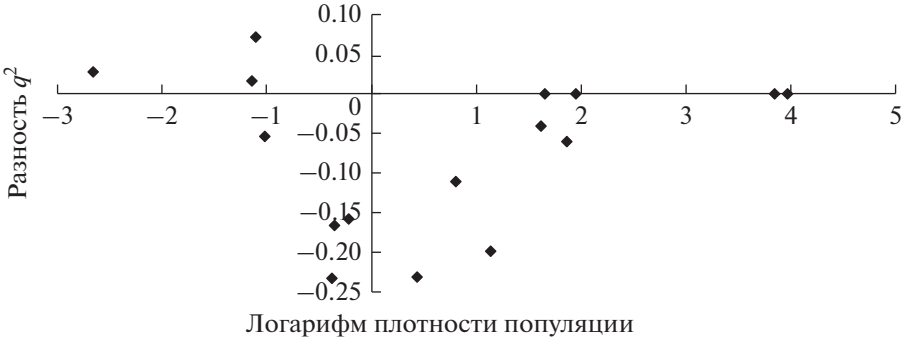

Рис. 5. Разность между пуассоновской моделью распределения гусениц по деревьям и моделью фазового перехода второго рода.

очага могут быть соединены линией, не выходящей за пределы границ очага. В противном случае очаг будет несвязным.

Для понимания процессов миграции насекомых необходимо изучение механизмов формирования очагов. Эти механизмы различны на разных фазах вспышек. В начальной фазе вспышки преобладают конденсирующие миграции, когда на участках с наиболее благоприятными для развития вредителей экологическими условиями происходит концентрация численности насекомых за счет притока иммигрантов с окружающих территорий (Исаев и др., 2001). При этом формируются первичные очаги вредителя. После повреждений деревьев в первичных очагах и уничтожения кормовых ресурсов на них насекомые перемещаются во вторичные очаги. Этот процесс можно рассматривать как диффузионный, сопровождающийся перемещением границ очага при сохранении его связности. У насекомых-филлофагов на фазе максимума вспышки наблюдаются адвективные миграции – массовый вылет бабочек из первичных и вторичных очагов и их перемещение воздушными потоками. Вторичные очаги можно разделить на связные и несвязные миграционные. Связные вторичные очаги формируются на границах очагов предыдущих лет, несвязные миграционные очаги формируются на определенных расстояниях от очагов предыдущих сезонов. Появление несвязных очагов можно объяснить мозаичностью породного состава насаждений, где доступные для питания насекомыми участники сосуществуют с участками, на которых отсутствуют кормовые породы насекомых. Формирование таких очагов приводит к появлению мозаичной структуры поврежденных древостоев. С точки зрения статистической теории такие процессы можно рассматривать как полеты Леви (Шредер, 2001).

При затухании очагов вредителей интенсивно развиваются дисперсионные миграции, в ходе которых происходит рассеивание популяций из очагов массового размножения в окружающие лесные массивы, образуются рефугии (станции переживания).

При сильных повреждениях деревьев вредителями, приводящими к повреждениям крон насекомыми – филлофагами или к повреждению луба стволов деревьев насекомыми-ксилофагами, ведущего к последующему усыханию хвои или листового аппарата деревьев, оценку зоны и площадей очагов достаточно просто определить, используя дистанционные методы. В качестве примера на рис. 6 приведен вид со спутника MODIS очагов массового размножения сибирского шелкопряда в Енисейском районе Красноярского края.

Как видно из рис. 6, форма и площади миграционных очагов сильно различаются. Каждый новый очаг можно рассматривать как источник формирования нового связного или несвязного очага. К характеристикам очагов относятся показатели общей многолетней динамики повреждений насаждений на всей территории, охваченной вспышкой массового размножения вредителей, и динамики локальных очагов, функцию распределения по площадям очагов, пространственную корреляцию очагов.

Показанный на рис. 6 в масштабе 1 пиксел = 4 × × 4 м очаг массового размножения сибирского шелкопряда несвязен и состоит из большого числа (свыше 200) микроочагов с разной площадью повреждений и длиной границ. Для каждого такого микроочага оценивались площадь и длина границ локальных поврежденных участков леса. Площади и длина границ очагов вычислялись по данным дистанционной съемки с использованием оригинальных вычислительных программ, созданных в среде Borland Delphi.

На рис. 7 приведены функции распределения микроочагов по площадям в ходе вспышки массового размножения вредителя на территории Енисейского района Красноярского края в 2015 и 2016 гг.

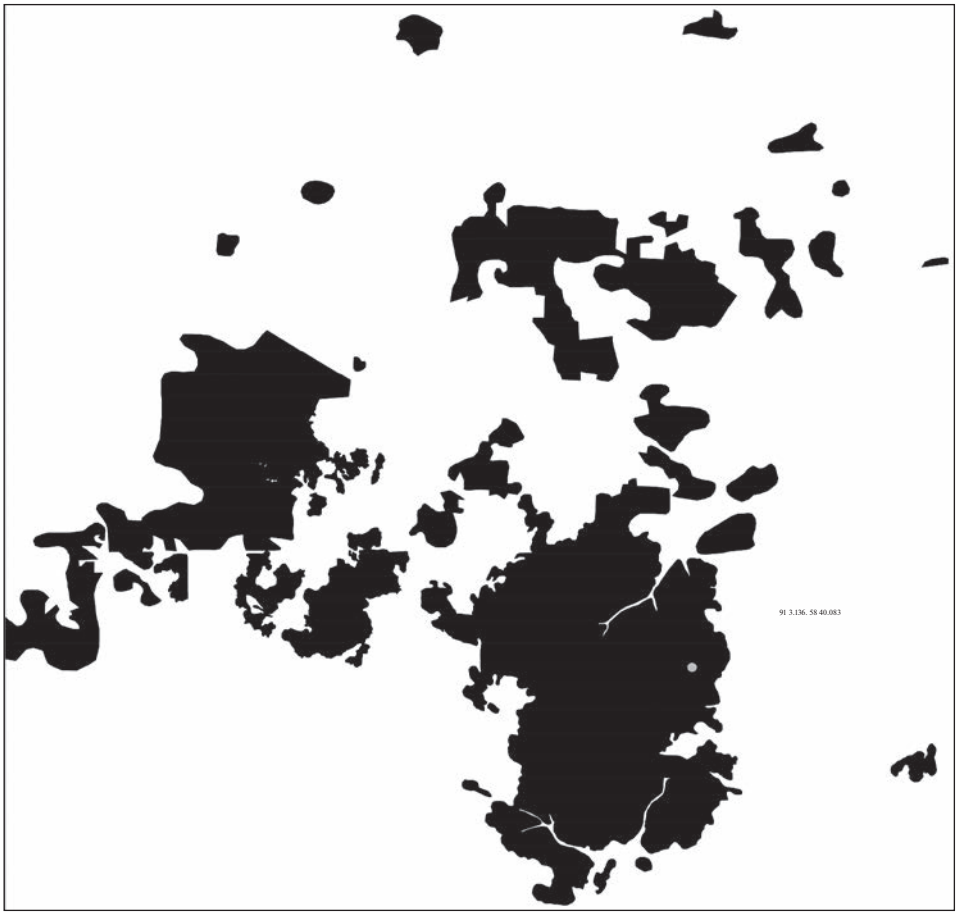

Рис. 6. Пространственная структура очагов массового размножения сибирского шелкопряда (Енисейский район Красноярского края, 2015 г.). Очаги выделены черным цветом.

При помощи дистанционных данных для каждого микроочага были вычислены его площадь и длина границ. Зная эти величины и основываясь на выражении (7), можно оценить величину фрактальной размерности очагов $D = \frac{2}{\alpha}$ (Шредер, 2001). На рис. 8 и 9 показаны связи между длиной периметра очагов и их площадью, а данные расчетов уравнений типа (7) приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, связь между логарифмами длин границ и площадей микроочагов на территории Енисейского района линейна, согласно *t*- и *F*-критериям, коэффициенты уравнения (7) значимы, и уравнение очень хорошо описывает эту связь. Коэффициент детерминации R^2 очень близок к 1, и уравнение (7) позволяет учесть свыше 98% дисперсии площадей микроочагов. Фрактальная размерность микроочагов в 2016 г. несколько меньше фрактальной размерности микроочагов в 2015 г. и указывает на то, что вклад диффузионного механизма в формирование очага начинает возрастать.

3. Голографический принцип в оценке свойств очагов массового размножения лесных насекомых

При анализе характеристик очагов массового размножения лесных насекомых возникает вопрос: можно ли сопоставить характеристики очага в целом, такие как численность насекомых, состояние особей, состояние кормовых растений, миграционная активность насекомых, площадь повреждений со свойствами границы очага: ее фрактальной размерностью и динамикой. Такое сопоставление по аналогии с работами по космологии (Сасскинд, 2013) можно охарактеризовать как голографический принцип: свойства очага массового размножения кодируются свойствами его границы.

При фрактальной размерности границы очага, существенно большей 1, эта граница будет иметь большое число “пальцев” – выступов, что характерно для очага агрессивного вида в неоднородном по устойчивости деревьев древостое. Очаги с малой площадью, характеризуемые отсутствием “вязких пальцев” на их границах, можно рассмат-

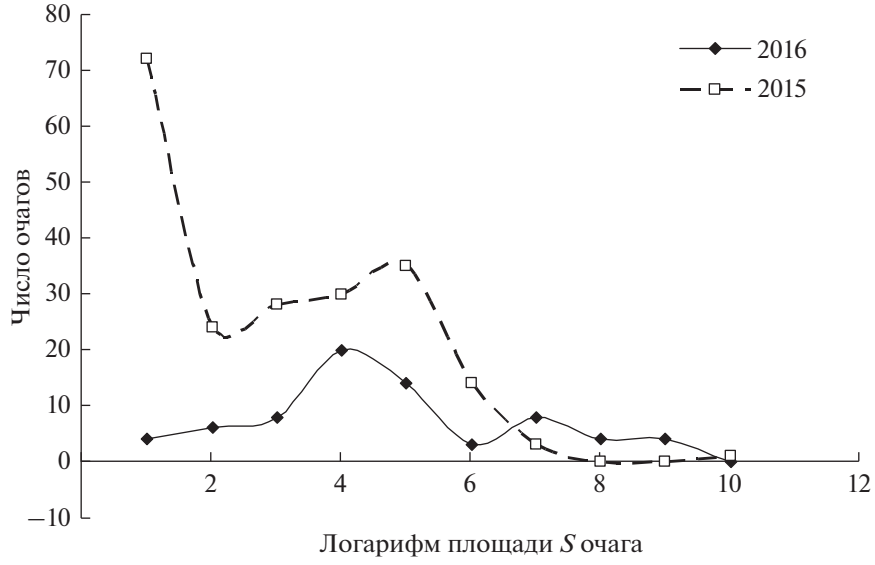

Рис. 7. Функции плотности распределения площадей микроочагов вспышки массового размножения сибирского шелкопряда на территории Енисейского района Красноярского края в 2015 и 2016 гг.

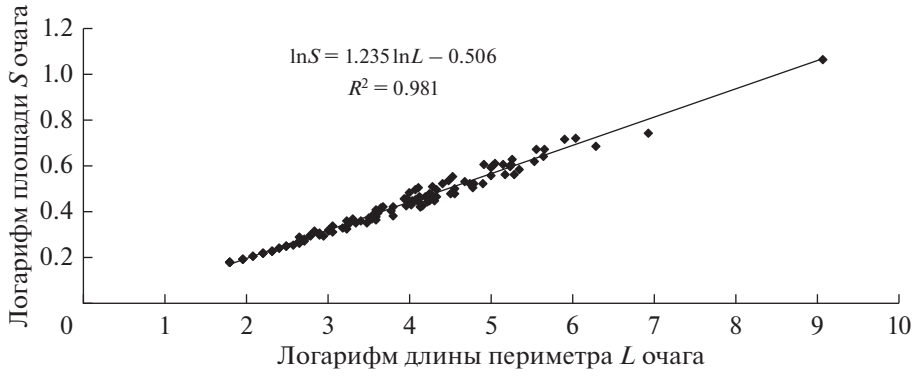

Рис. 8. Связь между логарифмами длины границ и площади микроочагов на территории Енисейского района Красноярского края (2015 г.)

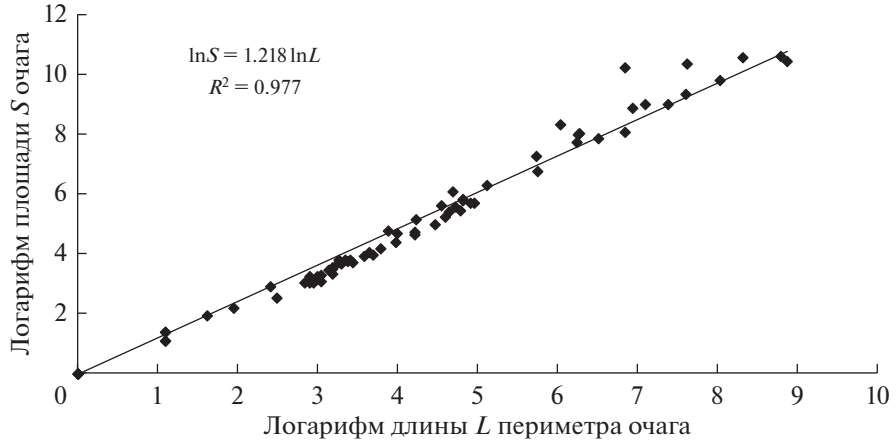

Рис. 9. Связь между логарифмами длины границ и площади микроочагов на территории Енисейском района Красноярского края (2016 г.)

Таблица 1. Связь между длиной L границ микроочагов и их площадью S в очагах сибирского шелкопряда на территории Красноярского края

Переменные	Коэффициенты	Стандартная ошибка	t-критерий	p-level
Енисейск, 2015				
$\ln s_0$	–0.651	0.063	–8.04	0.000000
α	1.235	0.016	77.81	0.000000
adjR^2	0.981			
F-критерий Фишера		6054		
Фрактальный размер D		1.62		
Енисейск, 2016				
$\ln s_0$	–0.587	0.115	–5.12	0.000003
α	1.330	0.024	55.71	0.000000
adjR^2		0.979		
F-критерий Фишера		3103.1		
Фрактальный размер D		1.50		
Ирбей, 2019				
$\ln s_0$	–0.614	0.050	–12.38	0.000000
α	1.320	0.014	94.24	0.000000
adjR^2		0.986		
F-критерий Фишера		8881.6		
Фрактальный размер D		1.51		

ривать как “спящие”, и риск расширения их невелик.

Оценка и прогноз динамики площадей неустойчивых или уже поврежденных насаждений открывают возможность расчета моделей динамики развития очагов, характеристик как насекомых-вредителей, так и состояния кормовых древесных растений.

Для оценки параметров модели перспективно использование данных дистанционного зондирования. На рис. 10 приведено отредактированное изображение фрагмента очага массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе Красноярского края в 2019 г. полученное с использованием спутника Sentinel-2.

Как видно из рис. 10, очаг массового размножения несвязен и можно выделить зону полного повреждения деревьев, зону неповрежденных деревьев и зону локальных очагов, которую по терминологии теории перколяции будем называть “решеточными зверями” (lattice animals) (Тарасевич, 2002). Точно так же, как и для очагов в Енисейском районе, была вычислена связь между длиной границ и площадью “решеточных зверей” и определена их фрактальная размерность (рис. 11 и табл. 1).

Как видно из рис. 11, связь между длиной периметра и площадью очагов в ходе вспышки массового размножения сибирского шелкопряда на территории Ирбейского района имеет ту же форму, что и связи на территории Енисейского района. Как следует из табл. 1, фрактальная размерность очагов на территории Ирбейского района та же, что и фрактальная размерность очагов на территории Енисейского района.

Для оценки связей между характеристиками очагов и их границ необходимо ввести количественные характеристики границ. Для этого, выделив на снимке (рис. 10) границу, запишем регрессионное уравнение для координат X и Y границы очага $Y = K - PX$ (рис. 12).

После такого расчета координаты границы очага были трансформированы с помощью преобразования $Z = Y(X) - (K - PX)$. Результаты этого преобразования отражены на рис. 13.

Как видно из рис. 13, на границе очага формируются выступы и впадины – “вязкие пальцы”. В качестве интегральных характеристик границы будем использовать мощность W спектра длины

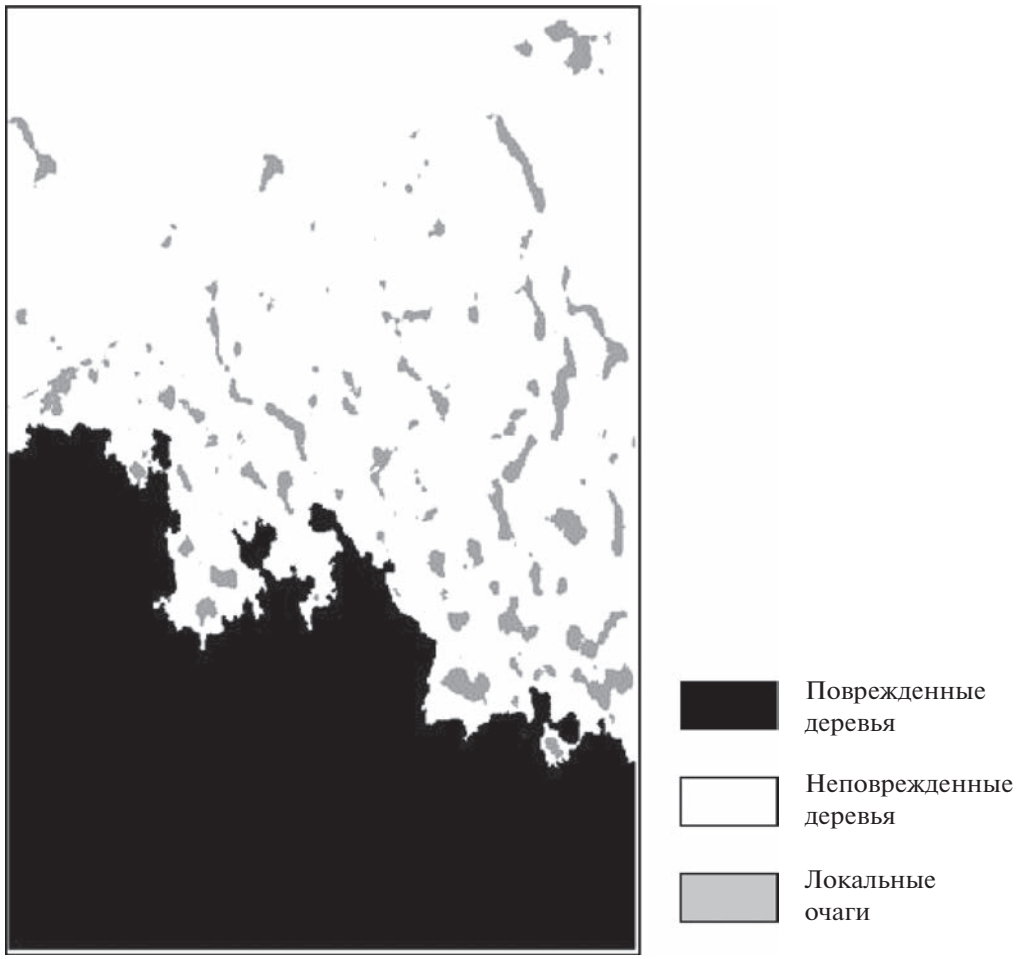

Рис. 10. Граница очага массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе Красноярского края в 2019 г., полученная с использованием спутника Sentinel-2.

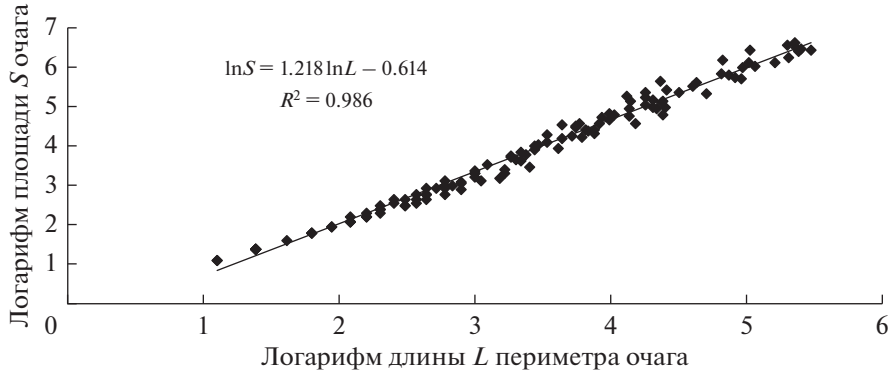

Рис. 11. Связь между логарифмами длины и площади микроочагов в Ирбейском районе Красноярского края (2019 г.)

Таблица 2. Характеристики границы очага

Параметр	Показатели
Мощность W спектра, пикселей	25758
Частота максимума спектра, f_{max}., Гц	0.0077
Период “вязких пальцев”, м	258
Скорость роста очага, пикселей/день	0.0075

границы, рассматриваемого как аналог временного ряда, частоту f_{max} спектра (при максимальном значении частоты, равной частоте Найквиста $f_N = 1/2$ спектра, характеризующего максимальное значение спектральной мощности (Андерсон, 1976), и период λ “вязких пальцев” – величину, обратную значению f_{max}. Эти значения приведены в табл. 2.

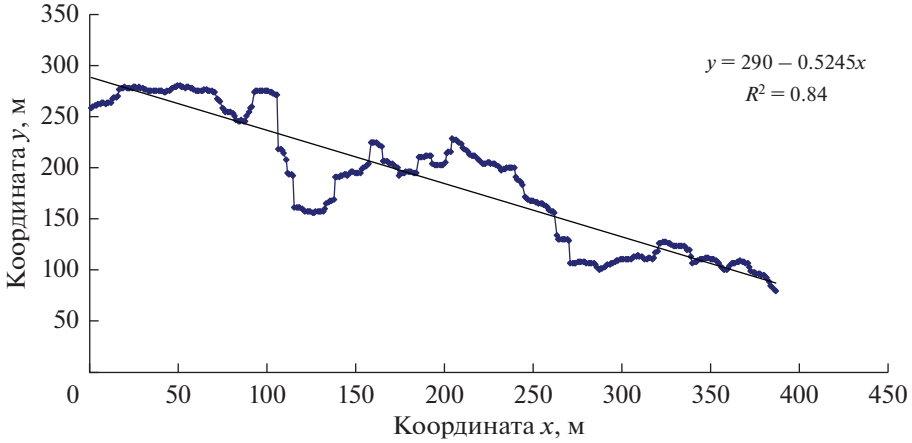

Рис. 12. Расчет связи координат *X* и *Y* границы локального очага массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе.

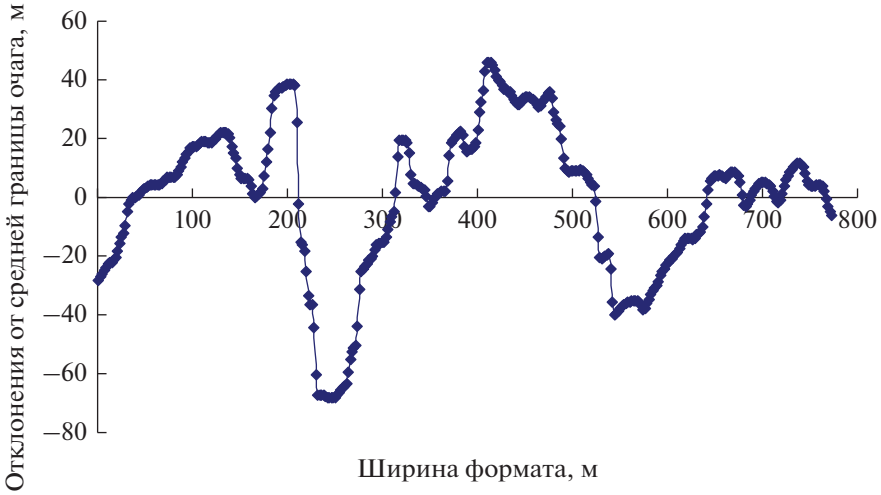

Рис. 13. "Вязкие пальцы" на границе очага массового размножения после трансформации координат границы очага массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе в 2019 г.

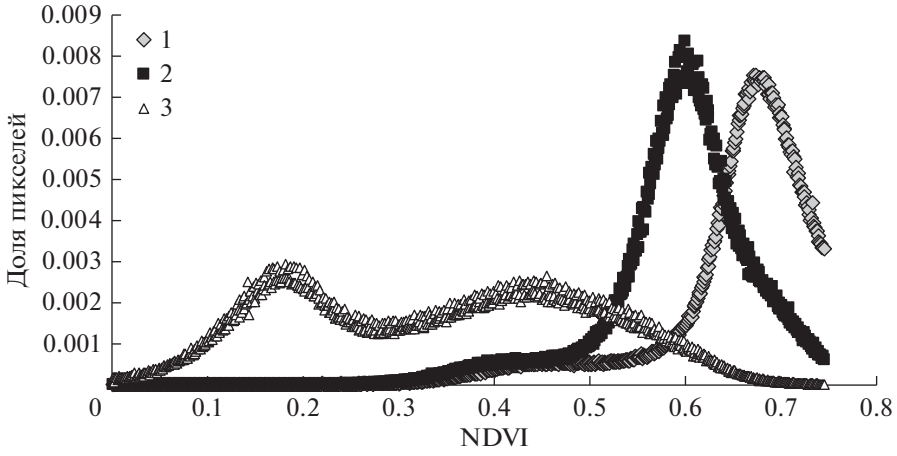

Рис. 14. Повреждения насаждения сибирским шелкопрядом (Ирбейский район Красноярского края, с марта по сентябрь 2019 г.). Дистанционное зондирование (спутник Sentinel-2). 1 – 24.04.2019; 2 – 30.06.2019; 3 – 30.10. 2019.

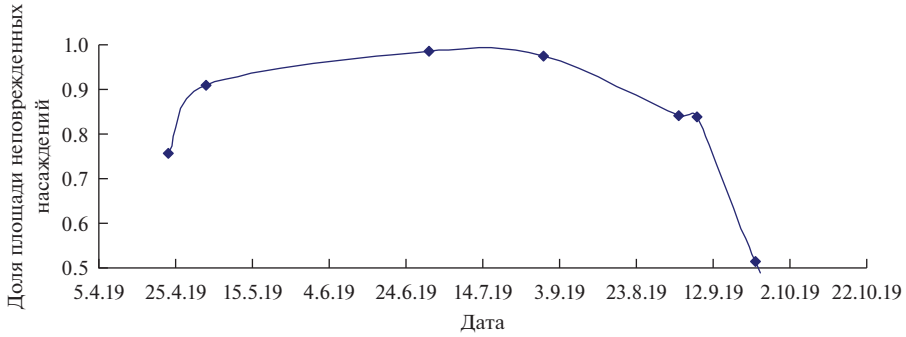

Рис. 15. Изменение доли неповрежденной части в насаждении в течение сезона 2019 г. в очаге массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе Красноярского края.

4. Дистанционные расчеты динамики площадей очага в течение сезона

Для анализа связи между площадью очага и характеристиками его границ будем использовать данные дистанционного зондирования очага в Ирбейском районе с помощью спутника Sentinel-2. На рис. 14 представлено распределение значений NDVI по пикселам 10 × 10 м на пробной площади в Ирбейском районе в течение сезона 2019 г., частично поврежденной сибирским шелкопрядом.

Сравнивая кривые на рис. 14, сделаем вывод, что повреждение насаждения сибирским шелкопрядом ведет к изменению формы кривой NDVI в течение сезона. Используя эти данные, можно оценить скорость объедания насаждения вредителем. На рис. 15 представлена кривая изменения доли неповрежденной части в насаждении (доля пикселов с NDVI > 0.8) в течение сезона 2019 г. в очаге массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе Красноярского края.

По кривой на рис. 15 вычисляем среднюю скорость роста площади очага, составляющую 0.0075 пикселов/сутки. Данные по средней скорости роста площади очага можно сопоставить с частотой максимума спектра, $f_{max} = 0.0077$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящую работу можно рассматривать как один из возможных подходов к моделированию динамики очагов массового размножения лесных насекомых. В отличие от достаточно хорошо исследованных точечных моделей динамики численности лесных насекомых, для оценки и прогноза процессов роста очагов массового размножения еще не существует общепризнанных моделей.

Во многом это связано с неопределенностью описания механизмов формирования очага. Так, в классической модели Колмогорова–Петровского–Пискунова (первоначально разработанной для описания захвата территории некоторым геном) территория области заселения по определению предполагается связной. Точно так же связна освоенная территория и в диффузионной модели. Однако наблюдения показывают, что реальные очаги несвязны и необходимы модели, учитывающие эти особенности процесса захвата территории вредителем. Еще один неясный момент в теории роста очагов массового размножения насекомых – связь характеристик скорости роста с формой границ очага и видом “вязких пальцев” на границе. Первичный анализ, проведенный в настоящей работе, указывает на возможность существования подобной связи, однако для точной оценки этой связи необходимы дополнительные исследования.

Представленные в настоящей работе данные указывают на перспективность использования дистанционных данных для описания и моделирования динамики очага массового размножения. Важным вопросом является вопрос о существовании критического значения площади очага и его критической фрактальной размерности. Если такие характеристики существуют, то при значениях ниже критических развития очага не будет.

По представленным в настоящей работе данным, исследованные очаги одного вида – сибирского шелкопряда характеризуются фрактальной размерностью $D = 1.5–1.6$, но неясно, действительно ли существует видоспецифичная фрактальная размерность очагов отдельных видов насекомых или же эта фрактальная размерность определяется характеристиками ландшафта и пространственным распределением древесных пород в насаждениях.

Представляется, что дальнейшие исследования позволят уточнить возможные механизмы развития очагов массового размножения лесных насекомых и предложить надежные модели, которые позволили бы прогнозировать динамику

очагов и допустимые повреждения насаждений, что весьма важно при планировании задач защиты леса от насекомых-вредителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир, 1976. 755 с.

Болдаруев В.О. Динамика численности сибирского шелкопряда и его паразитов. Улан-Удэ: Бурят. книж. из-во, 1969. 162 с.

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

Клеман М., Лаврентович О.Д. Основы физики частично упорядоченных сред. М.: Физматлит, 2007. 680 с.

Князева С.В., Королева Н.В., Эйдлина С.П., Сочилова Е.Н. Оценка состояния растительности в очаге массового размножения сибирского шелкопряда по спутниковым данным // Лесоведение. 2019. № 5. С. 385–398.

Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюллетень МГУ. Серия А. Математика и механика. 1937. Т. 1. № 6. С. 1–25.

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

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Сасскинд Л. Битва при черной дыре. СПб.: Питер, 2013. 448 с.

Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.

Суховольский В.Г., Пальникова Е.Н., Тарасова О.В., Карлюк А.Ю. Модель вспышки массового размножения лесных насекомых как фазового перехода второго рода // Доклады Академии наук. 2005. Т. 403. № 4. С. 551–553.

Суховольский В.Г., Тарасова О.В., Ковалев А.В. Моделирование эмиссии углерода в ходе массового размножения лесных насекомых // Лесоведение. 2006. № 5. С. 22–28.

Суховольский В.Г., Исхаков Т.Р., Тарасова О.В. Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий. Новосибирск: Наука, 2008. 162 с.

Тарасевич Ю.Ю. Перколяция: теория, приложения, алгоритмы. М.: Едиториал УРСС, 2002. 112 с.

Тарасова О.В., Калашникова И.И., Кузнецова В.В. Энергетический баланс потребления корма насекомыми-филлофагами: оптимизационная модель // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 83–92.

Федер Е. Фракталы. М.: Мир, 1991. 261 с.

Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Ижевск: РХД, 2001. 528 с.

Anderson T.M., Dragicevic S. Network-agent based model for simulating the dynamic spatial network structure of complex ecological systems // Ecological Modelling. 2018. V. 389. P. 19–32.

Barbour D.A. Synchronous fluctuations in spatially separated populations of cyclic forest insects // Population dynamics of forest insects. Intercept Limited, Andover, UK. 1990. P. 339–346.

Charbonneau D., Lorenzetti F., Doyon F., Mauffette Y. The influence of stand and landscape characteristics on forest tent caterpillar (Malacosoma disstria) defoliation dynamics: the case of the 1999–2002 outbreak in northwestern Quebec // Canadian J. Forest Research. 2012. V. 42. P. 1827–1836.

Cooke B.J., MacQuarrie C.J.K., Lorenzetti F. The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks across east-central Canada // Ecography. 2012. V. 35. P. 422–435.

Cooke B.J., Roland J. Trembling aspen responses to drought and defoliation by forest tent caterpillar and reconstruction of recent outbreaks in Ontario // Canadian J. Forest Research. 2007. V. 37. № 9. P. 1586–1598.

Fisher R.A. The Wave of Advance of Advantageous Genes // Annals of Eugenics. 1937. V. 7. P. 355–369.

Isaev A.S, Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V. Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks and Global Warming Effects. Wiley, N.Y., 2017. 298 p.

Robert L.E., Sturtevant B.R., Cooke B.J., James P.M., Fortin M.J., Townsend P.A., Wolter P.T., Kneeshaw D. Landscape host abundance and configuration regulate periodic outbreak behavior in spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) // Ecography. 2018. V. 41. P. 1556–1571.

Robert L.-E., Sturtevant B.R., Kneeshaw D., James P.M.A., Fortin M.-J., Wolter P.T., Townsend P.A., and Cooke B.J. Forest landscape structure influences the cyclic-eruptive spatial dynamics of forest tent caterpillar outbreaks // Ecosphere. 2020. V. 11(8):e03096.
https://doi.org/10.1002/ecs2.3096

Soukhovolsky V., Ivanova Y. Modeling Production Processes in Forest Stands: An Adaptation of the Solow Growth Model // Forests. 2018. № 9. P. 391–403.

Soukhovolsky V., Kovalev A., Tarasova O. et al. Wind Damage and Temperature Effect on Tree Mortality Caused by Ips typographus L.: Phase Transition Model // Forests. 2022. V. 13. № 2. 180 p.
https://doi.org/10.3390/f13020180

Sutton A., Tardif J. Dendrochronological reconstruction of forest tent caterpillar outbreaks in time and space, western Manitoba, Canada // Canadian J. Forest Research. 2007. V. 37. № 9. P. 1643–1657.

Wolter P.T., Townsend P.A., Sturtevant B.R., Kingdon C.C. Remote sensing of the distribution and abundance of host species for spruce budworm in Northern Minnesota and Ontario // Remote Sensing of Environment. 2008. V. 112. № 10. P. 3971–3982.

apps.sentinel-hub.com/eo-browser

The Development of Outbreaks of Forest Insects on Different Spatial Scale

V. G. Soukhovolsky[1, *], Yu. D. Ivanova[2], and A. V. Kovalev[3]

[1]*V.N.Sukachev Forest Institute Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, Russia*

[2]*Instutute of Biophysics Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, Russia*

[3]*Federal Research Center of the Krasnoyarsk Scientific Centre, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, Russia*

**E-mail: soukhovolsky@yandex.ru*

The work is dedicated to the discussion of the possibilities of describing the dynamics of the forest insect outbreaks development on different spatial scales. The properties of outbreaks were considered on a microspatial scale, where the distribution patterns of individuals across different food sources within the boundaries of a local territory or a stand were analysed, and on a macrospatial scale, where the focus of the analysis were the indicators of the photosynthetic apparatus (leaves or needles) removal over the entire territory of the locus, including primary, secondary and migratory loci. When analysing the microspatial distribution of caterpillars on trees within loci on different stages of gradation, the model of the individuals' distribution on fodder trees was used as a second order stage transition. The macrospatial processes that occur during the outbreak development include, firstly, the growth of an existing outbreak and the emergence of new connected damaged areas of the forest, and secondly, the emergence of new unconnected secondary foci. To characterise the outbreaks, their fractal dimension D and the characteristics of the "viscous fingers" on the border of the outbreaks were used. Remote sensing data were used to calculate these characteristics. The proposed approaches can be used to predict the development of forest insects outbreak. When constructing and verifying the models, we used data from the Siberian silkworm census and the trees colonisation rate in the outbreak zone, as well as the remote sensing data on the areas and shapes of the foci in the regions of the Krasnoyarsk Territory during an outbreak of the Siberian silk moth *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. in 2015–2019.

Keywords: forest stands, pests, outbreaks, outbreaks, dynamics, modeling.

Acknowledgement: The work has been carried out with the financial support of the RSF (grant No. 22-24-00148).

REFERENCES

Anderson T., *Statisticheskii analiz vremennykh ryadov* (The Statistical Analysis of Time Series), Moscow: Mir, 1976, 755 p.

Anderson T.M., Dragicevic S., Network-agent based model for simulating the dynamic spatial network structure of complex ecological systems, *Ecological Modelling*, 2018, Vol. 389, pp. 19–32.

apps.sentinel-hub.com/eo-browser

Barbour D.A., Synchronous fluctuations in spatially separated populations of cyclic forest insects, In: *Population dynamics of forest insects*, Andover, UK: Intercept Limited, 1990, pp. 339–346.

Boldaruev V.O., Dinamika chislennosti sibirskogo shelkopryada i ego parazitov (Population dinamics of white-lined silk moth and its parasites), Ulan-Ude: Buryatskoe knizhnoe izd-vo, 1969, 164 p.

Charbonneau D., Lorenzetti F., Doyon F., Mauffette Y., The influence of stand and landscape characteristics on forest tent caterpillar (Malacosoma disstria) defoliation dynamics: the case of the 1999–2002 outbreak in northwestern Quebec, *Canadian J. Forest Research*, 2012, Vol. 42, pp. 1827–1836.

Cooke B.J., MacQuarrie C.J.K., Lorenzetti F., The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks across east-central Canada, *Ecography*, 2012, Vol.35, pp. 422–435.

Cooke B.J., Roland J., Trembling aspen responses to drought and defoliation by forest tent caterpillar and reconstruction of recent outbreaks in Ontario, *Canadian J. Forest Research*, 2007, Vol. 37, No. 9, pp. 1586–1598.

Feder E., *Fraktaly* (Fractals), Moscow: Mir, 1991, 261 p.

Fisher R.A., The Wave of Advance of Advantageous Genes, *Annals of Eugenics*, 1937, Vol. 7, pp. 355–369.

Isaev A.S, Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V., *Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks and Global Warming Effects*, N.Y.: Wiley, 2017, 298 p.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Soukhovolsky V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (*Population dynamics of the forest insects*), Moscow: Nauka, 2001, 374 p.

Kleman M., Lavrentovich O.D., *Osnovy fiziki chastichno uporyadochennykh sred* (Fundamentals of physics of partially ordered media), Moscow: Fizmatlit, 2007, 680 p.

Knyazeva S.V., Koroleva N.V., Eidlina S.P., Sochilova E.N., Health of vegetation in the area of mass outbreaks of Siberian moth based on satellite data, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 743–752.

Kolmogorov A.N., Petrovskii I.G., Piskunov N.S., Issledovanie uravneniya diffuzii, soedinennoi s vozrastaniem veshchestva, i ego primenenie k odnoi biologicheskoi probleme (A Study of the Diffusion Equation with Increase in the Amount of Substance, and Its Application to a Biological Problem), *Byulleten' MGU. Seriya A. Matematika i mekhanika.*, 1937, Vol. 1, No. 6. pp. 1–25.

Kondakov Y.P., Zakonomernosti massovykh razmnozhenii sibirskogo shelkopryada (Regularities of the outbreaks of Siberian silk moth), In: *Ekologiya populyatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri* (Population ecology of the forest animals in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1974, pp. 206–265.

Pesenko Y.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of

quantitative analysis in studies of fauna), Moscow: Nauka, 1982, 287 p.

Robert L.E., Sturtevant B.R., Cooke B.J., James P.M., Fortin M.J., Townsend P.A., Wolter P.T., and Kneeshaw D., Landscape host abundance and configuration regulate periodic outbreak behavior in spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.), *Ecography*, 2018, Vol. 41, pp. 1556–1571.

Robert L.-E., Sturtevant B.R., Kneeshaw D., James P.M.A., Fortin M.-J., Wolter P.T., Townsend P.A., and Cooke B.J., Forest landscape structure influences the cyclic-eruptive spatial dynamics of forest tent caterpillar outbreaks, *Ecosphere*, 2020, Vol. 11(8):e03096. 10.1002/ecs2.3096

Sasskind L., *Bitva pri chernoi dyre* (The Black Hole War), St. Petersburg: Piter, 2013, 448 p

Shreder M., *Fraktaly, khaos, stepennye zakony* (Fractals, Chaos, Power Laws), Izhevsk: RKhD, 2001, 528 p.

Soukhovolsky V., Ivanova Y., Modeling Production Processes in Forest Stands: An Adaptation of the Solow Growth Model, *Forests*, 2018, No. 9, pp. 391–403.

Soukhovolsky V., Kovalev A., Tarasova O. et al., Wind Damage and Temperature Effect on Tree Mortality Caused by Ips typographus L.: Phase Transition Model, *Forests*, 2022, Vol. 13, No. 2, 180 p.
https://doi.org/10.3390/f13020180

Soukhovolsky V.G., Iskhakov T.R., Tarasova O.V., *Optimizatsionnye modeli mezhpopulyatsionnykh vzaimodeistvii* (Optimization models of interpopulation interactions), Novosibirsk: Nauka, 2008, 161 p.

Soukhovolsky V.G., Pal'nikova E.N., Tarasova O.V., Karlyuk A.Y., Model' vspyshki massovogo razmnozheniya lesnykh nasekomykh kak fazovogo perekhoda vtorogo roda (The Model of Forest Insect Outbreak as Second Order Phase Transition), *Doklady Akademii nauk*, 2005, Vol. 403, No. 4, pp. 551–553.

Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Kovalev A.V., Modelirovanie emissii ugleroda v khode massovogo razmnozheniya lesnykh nasekomykh (Modeling of carbon emission in the course of forest insect outbreaks), *Lesovedenie*, 2006, No. 5, pp. 22–28.

Sutton A., Tardif J., Dendrochronological reconstruction of forest tent caterpillar outbreaks in time and space, western Manitoba, Canada, *Canadian J. Forest Research*. 2007, Vol. 37, No. 9, pp. 1643–1657.

Svirezhev Y.M., *Nelineinye volny, dissipativnye struktury i katastrofy v ekologii* (Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology), Moscow: Nauka, 1987, 368 p.

Tarasevich Y.Y., *Perkolyatsiya: teoriya, prilozheniya, algoritmy* (Percolation: theory, applications, algorithms), Moscow: Editorial URSS, 2002, 112 p.

Tarasova O.V., Kalashnikova I.I., Kuznecsova V.V., Energeticheskii balans potrebleniya korma nasekomymi-fillofagami: optimizatsionnaya model' (Energy balance of forage consumption by phyllophagous Insects: optimization model), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 83–92.

Wolter P.T., Townsend P.A., Sturtevant B.R., and Kingdon C.C., Remote sensing of the distribution and abundance of host species for spruce budworm in Northern Minnesota and Ontario, *Remote Sensing of Environment*, 2008, Vol. 112, No. 10, pp. 3971–3982.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 190–200

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.34(571.621)

АНАЛИЗ И ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СЕРОЙ ЛИСТВЕННИЧНОЙ ЛИСТОВЕРТКИ ПРИ ПОМОЩИ МОДЕЛИ МОРАНА-РИКЕРА С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ

© 2023 г. Г. П. Неверова[a], *, Е. Я. Фрисман[b]

[a] *Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, ул. Радио, д. 5, Владивосток, 690041 Россия*

[b] *Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, ул. Шолом-Алейхема, д. 4, Биробиджан, 679016 Россия*

**E-mail: galina.nev@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.07.2022 г.
После доработки 17.08.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Модель Морана–Рикера с запаздыванием 1 и 2 года, учитывающая внутрипопуляционные саморегуляторные механизмы, применяется к описанию динамики плотности двух популяций листовертки лиственничной (*Zeiraphera griseana*). Используются данные о популяциях, обитающих в Швейцарии в локациях Graubunden (the Global Population Dynamics Database: Data set 1525 (Baltensweiler, Fischlin, 1988)) и Oberengadin (Baltensweiler, 1991). Оценки значений параметров моделей находились путем минимизации суммы квадратов отклонений эмпирических и модельных траекторий. Показано, что найденные точечные оценки популяционных параметров удовлетворяют статистическим критериям и располагаются в области квазипериодических колебаний, как правило, соседствуя с другими динамическими режимами. Следовательно, вариация демографических параметров, например, в результате эволюционных процессов или же влияния модифицирующих факторов может привести к смене динамического режима. Чтобы проверить прогностические свойства этих моделей, часть данных была использована для оценок значений параметров, а оставшаяся часть – для сопоставления реальной динамики и модельного прогноза. Как оказалось, качество прогноза существенно зависит от характера динамики в конце обучающей выборки, используемой для оценки параметров. Наилучший прогноз будет получен, если обучающая выборка заканчивается на фазе пика численности. В случае фазы низкой численности прогноз может характеризоваться приемлемой ошибкой, однако характер прогнозируемой динамики может измениться: например, произойдет смещение пика численности. Для Data set 1525 проведено сопоставление точечных оценок, полученных по обучающей выборке разной длины, с динамическими режимами модели Морана–Рикера. Это позволило получить представление об эволюции динамических режимов в популяции листовертки лиственничной и выявить переходы от одних динамических режимов к другим.

Ключевые слова: плотностно-зависимая регуляция с запаздыванием, динамические режимы, оценка параметров, прогноз, смена режима динамики.

DOI: 10.31857/S0024114823020055, **EDN:** AKRJWI

Анализу динамики численности популяций насекомых с последующим моделированием и сопутствующим прогнозом посвящено большое количество работ – от отдельных научных статей до монографий (Baltensweiler, Fischlin, 1988; Turchin, 1990, 2003; Baltensweiler, 1991; Kendall et al., 1999; Исаев и др., 2001, 2015; Turchin et al., 2003; Недорезова, Недорезов, 2011; Недорезов, 2015а, б; Nedorezov, Sadykova, 2015; Суховольский и др., 2015; Neverova et al., 2016; и др.). Интерес к данному объекту обусловлен тем, что многие виды насекомых имеют 1) выраженный годовой жизненный цикл, что позволяет использовать модели с непересекающимися поколениями, и 2) сложную флуктуирующую динамику вплоть до "вспышек" численности. Также немаловажную роль играют многочисленные ряды данных по динамике разных видов насекомых, накопленные научным сообществом за годы исследований. Существенный вклад в понимание динамических процессов популяциях лесных насекомых позволил получить феноменологический подход, учитывающий закономерности изменений плотности популяций в совокупности с влиянием модифицирующих и регулирующих факторов (Исаев и др., 2001, 2015; Суховольский и др., 2015). В частности, на основе данного подхода была предложена классификация типов динамики численности и типов вспы-

шек массового размножения насекомых. В целом на сегодняшний день можно выделить следующие подходы, направленные на описание и анализ популяционной динамики насекомых: 1) применение классических одномерных моделей и их модификаций (Исаев и др., 2001, 2015; Недорезов, 2015а, б; Nedorezov, Sadykova, 2015); 2) разработка моделей различной степени детализации, охватывающих ключевые аспекты существования вида (Turchin, 1990, 2003); одной из разновидностей является имитационное моделирование; 3) использование авторегресионных моделей (Исаев и др., 2015; Суховольский и др., 2015).

Отметим, что излишне детализированные модели сложны как для исследования, так и интерпретации полученных результатов с точки зрения содержательности, но при этом хороши для достижения прогностических целей. С другой стороны, при использовании моделей, которые не являются имитационными и включают всего несколько переменных, введение дополнительных предположений может существенно изменить картину динамического поведения (Turchin et al., 2003; Недорезова, Недорезов, 2011). В этом контексте применение простых математических моделей с учетом небольшого числа регуляторных механизмов является весьма перспективным инструментарием для анализа популяционной динамики насекомых и построения прогнозов (Недорезова, Недорезов, 2011).

В данной работе к анализу и прогнозу реальной динамики листовертки лиственничной применяется модель Морана–Рикера (Moran, 1950; Ricker, 1954) с запаздыванием. Следует отметить, что уравнения с запаздыванием весьма успешно описывают динамику численности популяций насекомых (Turchin, 1990, 2003; Turchin et al., 2003; Kendall et al., 1999; Nedorezov, Sadykova, 2015; Neverova et al., 2016), поскольку они учитывают регулирующие факторы, а также инерционность системы (Исаев и др., 2015). В частности, в работе Л.В. Недорезова, Д.И. Садыковой (Nedorezov, Sadykova, 2015) модель Морана–Рикера при разных значениях лага была применена к описанию динамики плотности листовертки лиственничной (The Global Population Dynamics Database (GPDD): Data set 1525). Нередко внимание подобных исследований сосредоточено на оценке качественных и количественных показателей, характеризующих качество аппроксимации эмпирических данных модельными. При этом возможности математического моделирования для анализа динамики реальных популяций не всегда используются в полной мере. Модель Рикера–Морана с запаздыванием демонстрирует периодические и нерегулярные колебания, а также мультирежимность (Неверова, Фрисман, 2015; Neverova et al., 2016), когда при одних и тех же значениях демографических параметров наблюдается разная динамика: либо стабильная, либо периодическая, либо нерегулярная. При этом случайная вариация текущей численности популяции может привести к смене наблюдаемого динамического режима. В связи с этим при применении данной модели к описанию реальной динамики, помимо проверки точечной оценки модели на адекватность и соответствие объекту, возникает необходимость дополнительного исследования возможных динамических режимов модели в окрестности точечной оценки. Такое исследование позволяет идентифицировать динамические режимы, между которыми возможны переходы, вызванные влиянием факторов экзо- и эндогенной природы.

В данной работе модель Морана–Рикера с запаздыванием применяется к анализу и прогнозу динамики численности популяций серой лиственничной листовертки. Использованы данные о плотности (личинок на 1 кг хвои) популяций, обитающих в Швейцарии в локациях Graubunden (the Global Population Dynamics Database: Data set 1525 (Baltensweiler, Fischlin, 1988)) и Oberengadin (Baltensweiler, 1991). При этом изучаются не только динамические режимы модели, возникающие при значениях параметров, соответствующих найденной их точечной оценке, но и режимы, проявляющиеся при вариации параметров модели. Кроме того, в дальнейшем исследовании для оценок значений параметров моделей используются только части данных (части временных рядов), а оставшиеся части (“хвосты”) применяются для проверки прогностических свойств модели. На картах динамических режимов “новые” точечные оценки сопоставляются с оценками, полученными по всему временному ряду. Такое исследование позволяет получить представление о возможных динамических режимах и переходах между ними и, как следствие, делать выводы о предполагаемых сценариях развития популяции.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Модель Морана–Рикера с запаздыванием в общем виде может быть представлена уравнением:

$$x_{n+1} = ax_n \exp\left(-\sum_{i=0}^{i=m} b_i x_{n-i}\right), \qquad (1)$$

где – x_n численность популяции, с которой она вступает в n-ый период размножения, a – репродуктивный потенциал популяции. Множитель $\exp\left(-\sum_{i=0}^{i=m} b_i x_{n-i}\right)$ характеризует экологическое лимитирование роста численности популяции, m – величина временного лага – число поколений, в течение которых сказываются ограничения ресурсов жизнедеятельности. Подробное исследование динамических режимов модели (1) при раз-

личных значениях лага представлено в работе Г.П. Неверовой, Е.Я. Фрисмана (Неверова, Фрисман, 2015).

При $m = 0$ уравнение (1) сводится к классической и хорошо исследованной модели Рикера (Moran, 1950; Ricker, 1954)

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n).$$

Параметр b_0 играет роль масштабирующего коэффициента, определяется интенсивностью плотностно-зависимого экологического лимитирования и косвенно характеризует емкость экологической ниши, поскольку при $x_n = 1/b_0$ численность следующего поколения достигает максимума, возможного для данной популяции. Заметим, что здесь неявно предполагается, что каждое поколение "получает" одинаковый объем экологических ресурсов, необходимых для жизнедеятельности, независимо от предыдущей истории (динамики численности) популяции. Это может быть справедливо для тех видов, ресурсная база которых полностью восстанавливается за время, протекающее между периодами размножения. В противном случае необходимо явно учитывать уменьшение ресурсов, вызванное их потреблением предыдущими поколениями. В качестве одного из подходов здесь может быть рассмотрено уравнение (1), учитывающее влияние предыдущих поколений на изменение численности популяции.

Модель Морана–Рикера с однолетним и двухлетним запаздыванием применялась к описанию динамики двух популяций лиственничной листовертки, обитающих в Швейцарии в локациях Graubunden (Baltensweiler, Fischlin, 1988; Data set 1525 (GPDD)) и Oberengadin (Baltensweiler, 1991; Исаев и др., 2015). Коэффициенты модели оценивались методом подгонки начального условия (Безручко, Смирнов, 2005), для чего подбирались такие значений параметров модели, при которых модельная численность наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность фактической численности популяции, т.е. решалась следующая задача

$$L(u) = \sum_{n+m}^{n} \left(x_n \left(u, x_{m-i}^0 \right) - z_n \right)^2 \to \min, \qquad (2)$$

где $u = (a, b_i)^T$ – вектор параметров системы, $(x_{m-i}^0, i = \overline{0, m})$ – начальное приближение, z_n – фактическая численность. Значение $x_n(u, x_{m-i}^0)$ вычисляется по модели (1). Для минимизации целевого функционала преимущественно использовалась реализация метода Левенберга–Марквардта (Гилл и др., 1985) в программе MathCAD. Дополнительно применялся метод штрафных функций, который позволил наложить биологически значимые ограничения на искомые значения параметров (Гилл и др., 1985).

Анализ соответствия между эмпирическими данными и модельными траекториями проведен на основе стандартной методики (Draper, Smith, 2014; Nedorezov, Sadykova, 2015). Проверялись следующие гипотезы: 1) о равенстве нулю среднего арифметического отклонения эмпирических значений от модельных (тест Стьюдента); о нормальности распределения отклонений (критерий Колмогорова); об отсутствии автокорреляции в последовательности остатков (критерий Дарбина–Уотсона). Дополнительно вычислялся скорректированный коэффициент детерминации, который позволяет учесть при оценке качества модели соотношение количества наблюдений и числа оцениваемых параметров модели. Для каждого варианта модели рассчитывался информационный критерий Акаике (Akaike, 1974).

Далее найденная точечная оценка наносилась на карту динамических режимов модели (1) с соответствующим лагом. Карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров выполнялось 5000 итераций отображения (1), по результатам последних 500 шагов определялся период предельного цикла, и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом. Данные карты динамических режимов модели позволяют в значительной степени идентифицировать те динамические режимы, которые оказываются возможны при значениях параметров вблизи найденной точечной оценки.

Первоначально, чтобы максимально учесть имеющуюся информацию о динамике популяции, мы при поиске параметров модели использовали весь временной ряд, поскольку целью являлся анализ динамических режимов в окрестности полученной точечной оценки. В дальнейшем значения параметров моделей оценивались по укороченному ряду данных, а "хвосты" рядов использовались для проверки прогностических свойств модели.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Модель Морана–Рикера с различным значением лага применялась к описанию динамики двух популяций лиственничной листовертки. Полученные оценки параметров модели, включая начальное приближение, представлены в табл. 1. В первом столбце таблицы приведена точечная оценка и ее статистические характеристики, полученные в работе Л.В. Недорезова и Д.Л. Садыковой (Nedorezov, Sadykova, 2015) при применении модели Морана–Рикера с лагом 1 к описанию динамики плотности листовертки лиственничной (Baltensweiler, Fischlin, 1988; GPDD,

Таблица 1. Значения статистических показателей и критериев, характеризующих качество описания реальных данных модельными

Источник данных динамики плотности *Zeiraphera griseana*	Graubunden (Baltensweiler, Fischlin, 1988) GPDD: Data set 1525		Oberengadin (Baltensweiler, 1991)	
Лаг	$m = 1$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 2$
Длина выборки	n=38		n=28	
Точечная оценка параметров модели (1)	$a = 8.2996$, $b_0 = 2.2 \times 10^{-3}$, $b_1 = 0.0214$, $x_1 = 0.1274$, $x_0 = 4.1 \times 10^{-14}$ (*Nedorezov, Sadykova, 2015*)	$a = 7.093$, $b_0 = 4.923 \times 10^{-3}$, $b_1 = 5.354 \times 10^{-4}$, $b_2 = 0.014$, $x_2 = 2.504$, $x_1 = 0.121$, $x_0 = 0.326$	$a = 7.231$, $b_0 = 1.5 \times 10^{-3}$, $b_1 = 0.036$, $x_1 = 72.1$, $x_0 = 12.48$	$a = 8.989$, $b_0 = 9.48 \times 10^{-3}$, $b_1 = 9.33 \times 10^{-4}$, $b_2 = 0.026$, $x_2 = 324.4$, $x_1 = 81.4$, $x_0 = 0.54$
* З*начение параметров* $\rho = b_1/b_0$ *и* $\beta = b_2/b_0$	$\rho = 10.041$	$\rho = 0.109$, $\beta = 2.814$	$\rho = 23$	$\rho = 0.098$, $\beta = 2.734$
Коэффициент детерминации	0.832	0.905	0.93	0.939
Скорректированный коэффициент детерминации	0.819	0.902	0.921	0.915
Значение теста Стьюдента при уровне значимости 1%, гипотеза принимается, если $t < t_{\alpha = 0.01}$	$t = 0.876$ $t_{\alpha = 0.01} = 2.715$	$t = 0.67$ $t_{\alpha = 0.01} = 2.715$	$t = 0.708$ $t_{\alpha = 0.01} = 2.771$	$t = -0.34$ $t_{\alpha = 0.01} = 2.771$
Значение критерия Колмогорова при уровне значимости 1%, гипотеза принимается, если $\lambda < \lambda_{\alpha}$	$\lambda = 1.541$ $\lambda_{\alpha = 0.01} = 1.63$	$\lambda = 1.59$ $\lambda_{\alpha = 0.01} = 1.63$	$\lambda = 1.318$ $\lambda_{\alpha = 0.01} = 1.63$	$\lambda = 1.78$ $\lambda_{\alpha = 0.001} = 1.95$
Значение критерия Дарбина-Уотсона при уровне значимости 5%; гипотеза принимается, если $d_* < d < d^*$	$d_* = 1.59$ $d = 1.838$ $d^* = 2.41$	$d_* = 1.66$ $d = 1.979$ $d^* = 2.349$	$d_* = 1.56$ $d = 2.22$ $d^* = 2.44$	$d_* = 1.41$ $d = 1.982$ $d^* = 2.59$
Критерий Акаике	8.466	7.739	6.7	6.32

Data set 1525), остальные оценки и статистические характеристики рассчитаны нами.

На рис. 1а приведены результаты описания динамики плотности листовертки лиственничной по точечной оценке, полученной Л.В. Недорезовым и Д.Л. Садыковой (Nedorezov, Sadykova, 2015). Этим значениям параметров соответствует асимптотический режим, близкий к циклу длины 9, что, как отмечают авторы, хорошо согласуется с результатами наблюдений и является наилучшим результатом (Nedorezov, Sadykova, 2015). Отметим, что оценки параметров модели показывают, что b_1 значительно больше b_0, т.е. вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции существенно больше вклада текущего поколения. Дополнительно нами была построена карта динамических режимов модели (1) при m = l; она представлена на рис. 1б.

Как видно, точечная оценка параметров, полученная Л.В. Недорезовым и Д.Л. Садыковой, находится в окне периодичности, которое вклинивается в зону квазипериодической динамики и соответствует колебаниям с периодом 18. Цикл длины 18 возникает в результате бифуркации удвоения периода цикла 9, при этом раздвоившиеся элементы цикла близки друг к другу. В целом же оценка параметров лежит вблизи границы, разделяющей циклы 9 и 18, и, соответственно, небольшая флуктуация значений параметров может привести к смене режима динамики.

Следует отметить, что при несколько больших значениях репродуктивного потенциала и меньших значениях коэффициента $\rho = b_1/b_0$ наблюдается наложение языков Арнольда друг на друга. Так, на рис. 1б можно видеть характерные полосы цикла 9, лежащие поверх цикла длины 10 и его

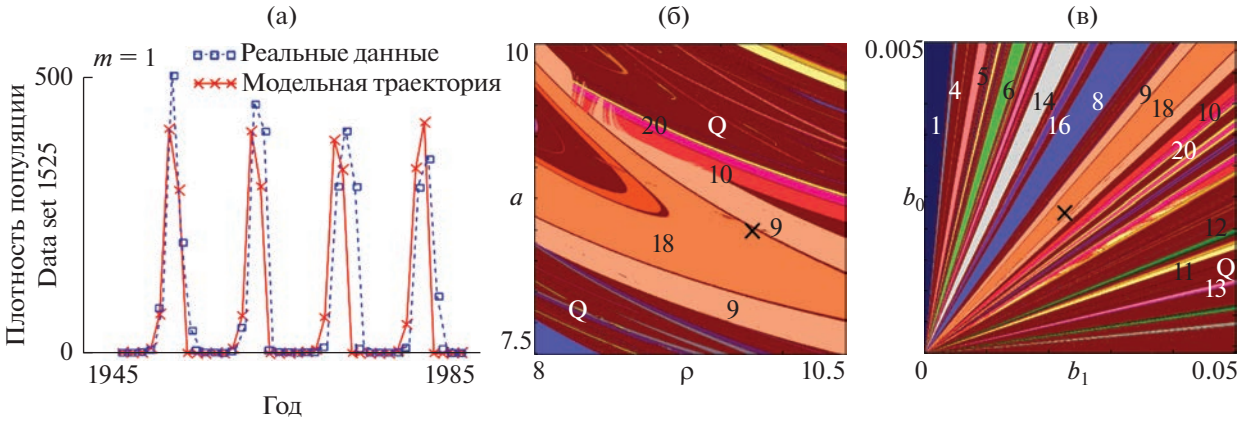

Рис. 1. (а) Результаты описания динамики плотности листовертки лиственничной при помощи модели Морана-Рикера с лагом 1. Оценка параметров получена Л.В. Недорезовым и Д.Л. Садыковой (Nedorezov, Sadykova, 2015). (б–в) Карты динамических режимов модели Морана–Рикера при $m = 1$, дополненные точечной оценкой, соответствующей реальной динамике. $\rho = b_1/b_0$. Числа – длины наблюдаемых циклов, Q – квазипериодическая динамика.

последующих бифуркаций (цикл 20, 40 и квазипериодическая динамика). Соответственно, цикл 9 сосуществует с перечисленными динамическими режимами и, в зависимости от выбора начального условия, может реализовываться либо цикл длины 9, либо сопутствующий режим (цикл длины 10 или его последующие бифуркации). Следовательно, если точечная оценка, соответствующая реальной динамике, будет находиться в области мультирежимности, то характер динамического режима будет определяться не только значениями демографических параметров, но и величиной текущей численности. Дополнительно в окрестности данной точечной оценки была построена карта динамических режимов в пространстве параметров b_1 и b_0 (рис. 1в). Как видно, карта пестрит различными близко соседствующими динамическими режимами. Это позволяет говорить о чувствительности динамических режимов к вариации значений коэффициентов, характеризующих интенсивность воздействия плотностно-зависимых факторов на процесс воспроизводства.

С другой стороны, модель Морана-Рикера с лагом 2 года несколько лучше аппроксимирует временной ряд: Data set 1525 (Baltensweiler, Fischlin, 1988). Такие выводы позволяют сделать рассчитанные значения статистических показателей и критериев, характеризующих качество описания фактических данных модельными, а также значение критерия Акаике (табл. 1). Результаты описания реальной динамики моделью (1) при $m = 2$ представлены на рис. 2. Как видно, модель в большинстве своем описывает характер динамики популяций и улавливает вспышки плотности несколько лучше. Точечная оценка, соответствующая данной модели, располагается в области квазипериодической динамики, где в случае небольших флуктуаций значений параметров a и ρ характер динамического режима сохраняется. Вместе с тем есть возможность точного попадания параметров в зону одного из языков Арнольда и перехода от квазипериодической динамики к строго периодической, соответствующей циклу 9, что вполне согласуется с результатами (Nedorezov, Sadykova, 2015). Также следует отметить чувствительность наблюдаемой динамики по отношению к значению параметра, характеризующего экологическое лимитирование в текущем году. Как видно, увеличение или уменьшении конкуренции за имеющиеся ресурсы может привести к смене динамического режима, в силу смещения текущей точечной оценки в зону одного из языков Арнольда и перехода от квазипериодической динамики к строго периодической (рис. 2в).

Поведение реальных и модельных траекторий для лиственничной листовертки, обитающей на территории Oberengadin (Baltensweiler, 1991), при значениях лага 1 и 2 года представлено на рис. 3а, 3в. Как видно, модельные траектории улавливают особенности динамики реальной популяции. По аналогии с предыдущим случаем найденные точечные оценки были дополнены картами динамических режимов (рис. 3в, 3г).

Точечная оценка модели (1) с лагом 1 располагается в области цикла 20 (рис. 3б). Оценка коэффициентов модели с двухлетним запаздыванием попадает в область квазипериодической динамики, близко соседствуя с языком Арнольда, соответствующего циклу длины 9 (рис. 3г). При этом видно, что в обоих случаях небольшая вариация значений параметров a и ρ может привести к цепочке изменений динамических режимов, звеньями которой будут являться квазипериодическая и периодическая динамика. Вследствие этого траектория реальной динамики вполне может

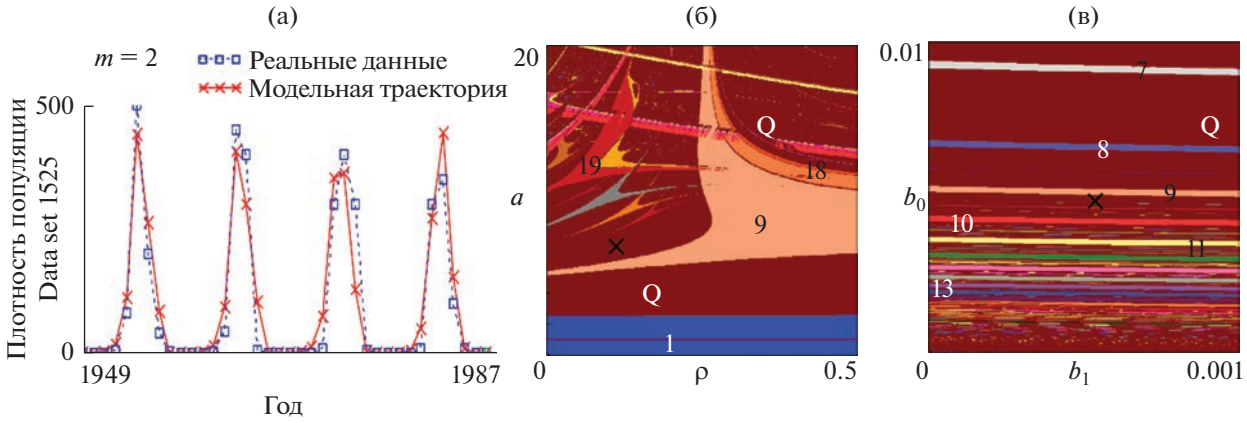

Рис. 2. (а) Результаты описания динамики листовертки лиственничной моделью Морана–Рикера с лагом 2 года. (б–в) Карты динамических режимов, дополненные точечной оценкой, соответствующей реальной динамике, $\rho = b_1/b_0$. Числа – длины наблюдаемых циклов, Q – квазипериодическая динамика.

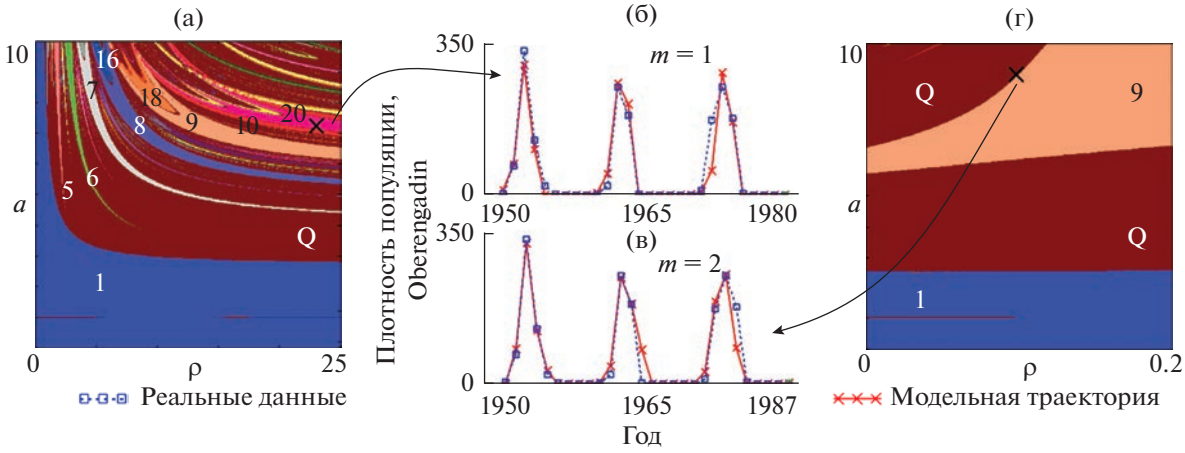

Рис. 3. Результаты описания динамики *Zeiraphera griseana* моделью Морана–Рикера с лагом 1 (б) и 2 (в) года. (а, г) Карты динамических режимов, дополненные точечными оценками.

представлять собой совокупность переходных процессов от одного режима к другому.

Отметим, что не всегда модели, дающие лучшую аппроксимацию данных, позволяют получить хороший прогноз изменения численности. Более того, модели, которые не соответствуют некоторым статистическим критериям и не дают удовлетворительную аппроксимацию данных, могут прогнозировать динамику лучше (Недорезова, Недорезов, 2011). Поэтому в рамках данной работы для построения прогноза динамики плотности популяции мы будем использовать оба варианта модели.

Перейдем теперь к исследованию прогностических возможностей рассматриваемых моделей. Разобьем имеющиеся ряды данных на две части: первую будем использовать в качестве обучающей выборки, а вторую – для оценки прогностических свойств моделей. Параметры моделей оценивались путем минимизации функционала (2) по обучающей выборке, длину которой мы варьировали (табл. 2). Отклонения эмпирических и модельных траекторий для первой части выборки проверялись на “нормальность” (критерий Колмогорова–Смирнова), а также на наличие сериальной корреляции (критерий Дарбина–Уотсона). Также рассчитывался скорректированный коэффициент детерминации $\left(R_j^2\right)$ между фактическими и модельными данными. Дополнительно анализировался характер динамики в конце фрагмента обучающей выборки, а также асимптотический динамический режим, который дает найденная точечная оценка. “Хвосты” рядов (вторая часть выборки) использовались для проверки прогностических свойств модели, для этого рассчитывались средняя абсолютная ошибка прогноза (MAE) и коэффициент детерминации

Таблица 2. Оценки значений параметров модели (1) и качества прогноза в зависимости от длины обучающей выборки

Длина обучающей выборки, Data set 1525		33	32	31	30	29	28	27	26	25	24	23	22	21	20
"Хвост", l		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Характер динамики в конце обучающей выборки*		↑	↓↑	↔	↔	↔	↔	↓↓	↓	↑↑	↑	↓↑	↔	↔	↔
Лаг $m = 1$	Параметр a	8.6	8.47	8.62	8.61	8.61	8.61	8.58	8.58	8.59	8.93	9.1	10.1	9.3	9.29
	Параметр ρ	9.7	10.3	10.0	9.97	9.97	9.97	10.12	10.1	10.1	9.7	9.8	8.45	9.29	9.37
	Статистические критерии**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	R_j^2	0.83	0.842	0.84	0.84	0.836	0.834	**0.831**	**0.828**	**0.962**	0.982	0.989	0.987	0.99	0.99
	MAE	71	71.1	61.8	54.3	48.2	43.4	**39.4**	**36.6**	**56.6**	109	81.3	70.2	103	89
	R^2	0.93	0.76	0.75	0.75	0.75	0.75	**0.75**	**0.756**	**0.525**	0.35	0.595	0.64	0.34	0.39
	Асимптотическая динамика***	9	9	9	9	9	9	9	9	9	10	Q	Q	Q	Q
Лаг $m = 2$	Параметр a	7.196	7.03	7.03	7.027	7.027	7.037	7.207	6.973	8.601	9.66	8.857	10.71	8.68	9.36
	Параметр ρ	0.117	0.12	0.13	0.126	0.126	0.126	0.114	0.128	1.184	1.23	1.487	1.738	1.72	1.9
	Параметр β	2.851	2.92	2.9	2.92	2.92	2.919	2.905	2.925	2.943	2.896	2.905	2.765	2.85	2.74
	Статистические критерии**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	R_j^2	0.896	0.81	0.91	0.91	0.904	0.901	**0.898**	**0.896**	**0.966**	0.982	0.908	0.987	0.98	0.98
	MAE	45	66.4	60	53.4	48.1	43.7	**40.14**	**37.4**	**49.6**	76.54	80.81	110.6	65	78.5
	R^2	0.996	0.91	0.81	0.81	0.808	0.808	**0.807**	**0.806**	**0.605**	0.504	0.509	0.327	0.57	0.43
	Асимптотическая динамика***	Q	Q	Q	Q	Q	Q	Q	Q	38	Q	Q	Q	Q	Q

Длина обучающей выборки, Oberengadin		23	22	21	20	19	18	17	16	15	14	13	12
"Хвост", l		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Характер динамики в конце обучающей выборки*		↓	↑↑	↑	↑	↓↑	↔	↔	↔	↔	↓↓	↓	↑↑
Лаг $m = 1$	Параметр a	7.216	8.49	8.37	8.27	8.56	7.89	8.37	8.14	8.14	8.14	8.14	9.22
	Параметр ρ	23.11	9.89	8.68	8.85	8.46	9.36	8.61	8.92	8.92	8.92	8.916	10.1
	Статистические критерии**	+	DW-	+	+	+	+	+	+	+	DW-	DW-	DW-
	R_j^2	0.913	0.984	**0.927**	**0.929**	0.992	0.992	0.992	0.992	0.991	0.991	0.99	**0.993**
	MAE	0.96	30	**26**	**26.8**	69	69.3	60.4	57	52.5	48.8	45.7	**19.7**
	R^2	0.02	0.13	**0.658**	**0.657**	0.32	0.257	0.28	0.266	0.262	0.266	0.266	**0.842**
	Асимптотическая динамика***	20	9	18	18	18	9	18	9	9	9	9	Q
Лаг $m = 2$	Параметр a	8.8	9.46	8.3	10.9	9.08	9.2	9.04	9.22	9.302	9.29	10.7	9.34
	Параметр ρ	0.096	0.768	0.765	0.835	1.18	0.84	1.18	1.176	1.14	1.12	0.27	0.33
	Параметр β	2.743	0.99	3.014	2.94	2.81	2.81	2.8	2.74	2.74	2.75	2.88	2.9
	Статистические критерии**	+	DW-	+	DW-	DW-	DW-	DW-	DW-	DW-	DW-	DW-	DW-
	R_j^2	0.91	**0.983**	**0.971**	**0.989**	0.99	0.99	0.989	0.989	0.988	0.987	**0.995**	**0.993**
	MAE	0.86	**24**	**21.7**	**29.4**	34	36.3	29	34	31.8	28.6	**21**	**17.9**
	R^2	0.613	**0.9**	**0.79**	**0.78**	0.708	0.667	0.703	0.598	0.594	0.611	**0.784**	**0.859**
	Асимптотическая динамика***	Q	4	Q	20	9	9	9	9	9	9	38	4

* ↑ фаза роста; ↑↑ пик численности; ↓ падение численности; ↓↓ начало фазы низкой численности; ↔ низкая численность; ↓↑ переход от низкой численности к фазе роста.

** + критерии Колмогорова–Смирнова и Дарбина–Уотсона выполняются; DW – зона неопределенности критерия Дарбина–Уотсона.

*** Числа – длины наблюдаемых циклов, Q – квазипериодическая динамика.

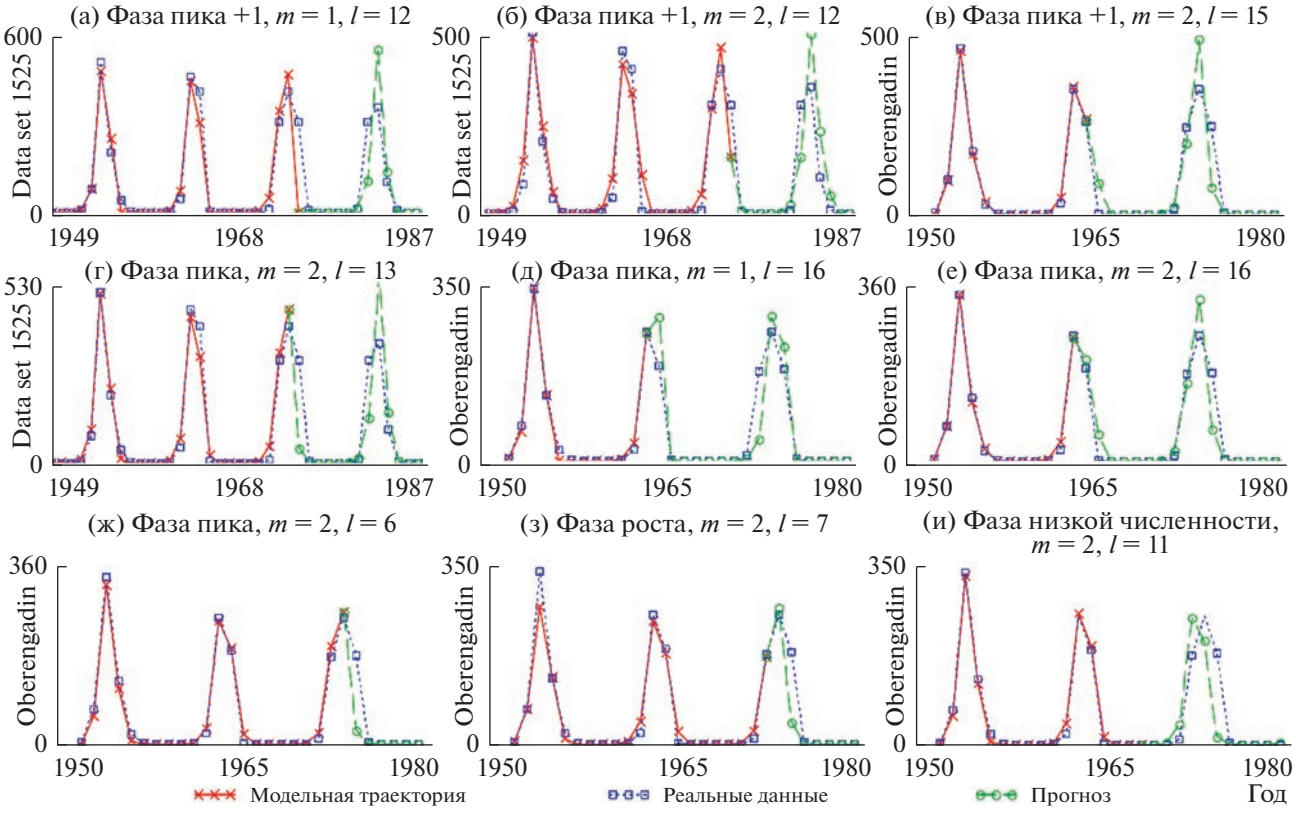

Рис. 4. Динамика популяций листовертки лиственничной и ее прогноз.

R^2 между фактическими и прогнозными данными. Описанный блок исследований представлен в табл. 2, которая демонстрирует, что уменьшение обучающей выборки, сопровождающееся увеличением “хвоста” может приводить к росту качества прогноза (табл. 2).

Динамика фактических и модельных данных, а также варианты прогноза приведены на рис. 4. Как видно, наилучший прогноз может быть получен, если обучающая выборка заканчивается на фазе пика численности (рис. 4г–4ж) или же на следующем за пиком численности элементе (рис. 4а–4в). Также в ряде случаев можно получить неплохие результаты прогноза для первой части временного ряда, завершающейся на стадии роста численности (рис. 4з).

Модель (1) с лагом 2 года лучше описывает ряд данных, соответствующий динамике листовертки лиственничной, обитающей в Oberengadin (Baltensweiler, 1991) (табл. 2), что и отражают прогнозы, приведенные на рис. 4д, 4е. В целом же представленные на рис. 4а–4з варианты прогноза динамики плотности насекомых достаточно точно описывают фактические данные, повторяя тенденции изменения и улавливая пики. С другой стороны, прогноз, построенный по части выборки, завершающейся в фазе низкой численности, может характеризоваться приемлемой ошибкой, однако характер прогнозируемой динамики может измениться: например, может произойти смещение пика численности (рис. 4и).

Несмотря на то, что модель (1) при $m = 1$ несколько хуже описывает Data set 1525, качество ее прогноза сопоставимо с прогнозом модели (1) при $m = 2$ (табл. 2, рис. 4а, 4б, 4г). Более того, результаты применения модели (1) с лагом 1 удобно совместить с картой динамических режимов, что позволяет получить некоторое представление об эволюции динамики и переходных процессах, протекающих в реальной популяции (рис. 5б). Используемая модель косвенно учитывает влияние внешних факторов, поэтому изменение точечных оценок параметров и их “прыжки” по параметрическому пространству вполне могут быть проинтерпретированы как воздействие модифицирующих факторов, которые усиливают либо ослабляют процессы регуляции численности.

С этой точки зрения, популяция, которая развивается при слабо меняющихся внешних условиях, остается в диапазоне значений параметров, при которых наблюдаются схожие режимы, но в случае, когда условия существенно изменились, популяция, подстраиваясь под новую ситуацию, стремится выйти на принципиально другой режим. Так видно, что изначально в популяции в течение нескольких лет наблюдалась квазиперио-

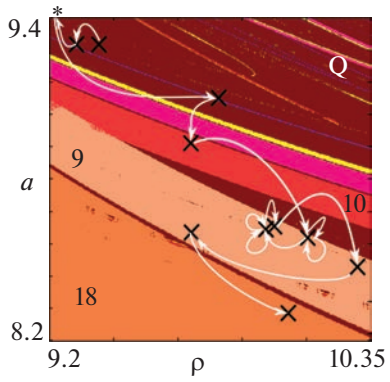

Рис. 5. Карта динамических режимов модели (1) при $m = 1$, дополненная точечными оценками, полученными по обучающей выборке разной длины для Data set 1525. Найденные значения параметров приведены в табл. 2. * – $a = 10.1$, $\rho = 8.45$ – точечная оценка, не нанесенная на карту. Белыми стрелками показана эволюция точечных оценок с ростом обучающей выборки на единицу. Числа – длины наблюдаемых циклов, Q – квазипериодическая динамика.

дическая динамика, которая некоторым образом модифицировалась в силу экологического лимитирования. Затем произошло достаточно резкое смещение оценок в область цикла 9 за счет падения скорости роста популяции. Отметим, что большинство найденных точечных оценок располагается в диапазоне девятилетних колебаний. Интересно, что здесь смещение точечных оценок относительно друг друга связано преимущественно с вариацией значений параметра ρ, характеризующего экологическое лимитирование. Изменение коэффициента рождаемости также происходит, но оно в значительной степени меньше и, скорее всего, обусловлено влиянием плотностно-зависимой регуляции с запаздыванием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение модели Морана–Рикера с запаздыванием к описанию динамики плотности двух популяций листовертки лиственничной оказалось вполне успешным, что позволяет уверенно предполагать влияние плотностно-зависимой регуляции с запаздыванием на развитие этого вида. Найденные точечные оценки популяционных параметров удовлетворяют статистическим критериям. Показано, что для анализа и описания динамики, помимо проверки модели (при значениях параметров, полученных на основе их точечной оценки) на адекватность и соответствие реальному объекту, необходимо дополнительное исследование возможных динамических режимов модели при значениях параметров, соседствующих с найденной точечной оценкой. Такое исследование позволяет как идентифицировать текущие динамические режимы, так и выявить новые режимы, к которым могут привести небольшие изменения параметров модели или случайные флуктуации численности. В частности, показано, что найденные точечные оценки демографических параметров, соответствующие динамике популяций листовертки лиственничной, располагаются в области квазипериодических колебаний и, как правило, соседствуют с другим динамическим режимом. Следовательно, вариация демографических параметров, например, в результате процессов эволюции или же влияния модифицирующих факторов может примести к смене динамического режима.

Показано, что предложенные модели динамики могут быть использованы для прогноза динамики популяций листовертки лиственничной. Как оказалось, качество прогноза существенно зависит от характера динамики в конце обучающей выборки, используемой для оценки параметров. Так, если в конце фрагмента временного ряда наблюдается фаза низкой численности, то, как правило, по оценкам, полученным на основе данного фрагмента, хорошо прогнозировать динамику численности оказывается достаточно проблематично. Однако если обучающий фрагмент временного ряда заканчивает на фазе пика численности или же на следующем за пиком численности элементе, то результаты прогноза существенно улучшаются. Отметим, что сопоставление точечных оценок, полученных по обучающим выборкам разной длины, с динамическими режимами модели Морана–Рикера с запаздыванием позволяет получить представление об эволюции динамических режимов в конкретной популяции и выявить переходы от одних динамических режимов к другим.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безручко Б.П., Смирнов Д.А. Математическое моделирование и хаотические временные ряды. Саратов: ГосУНЦ “Колледж”, 2005. 320 с.

Гилл Ф., Мюррей У., Райт М. Практическая оптимизация. М.: Мир, 1985. 509 с.

Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 262 с.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 347 с.

Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики локальных однородных популяций с учетом эффектов запаздывания // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т. 10. № 2. С. 309–324.

Недорезов Л.В. Динамика численности сосновой пяденицы в Нидерландах: оценка параметров обобщенной

дискретной логистической модели // Евразиатский энтомологический журн. 2015а. Т. 14. № 1. С. 93–99.

Недорезов Л.В. Нетрадиционный подход к оценке параметров экологических моделей (на примерах динамики численности серой лиственничной листовертки и сосновой пяденицы) // Сибирский лесной журн. 2015 б. № 3. С. 70–82.

Недорезова Б.Н., Недорезов Л.В. Динамика численности сосновой пяденицы: прогноз с помощью дискретных математических моделей // Евразиатский энтомологический журн. 2011. Т. 10. № 3. С. 280–288.

Суховольский В.Г., Пономарев В.И., Соколов Г.И., Тарасова О.В., Красноперова П.А. Непарный шелкопряд Lymantria dispar L. на Южном Урале: особенности популяционной динамики и моделирование // Журн. общей биологии. 2015. Т. 76. № 3. С. 179–194.

Тютюнов Ю.В., Титова Л.И. От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журн. общей биологии. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.

Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. V. 19. № 6. P. 716–723.

Baltensweiler W. The folivore guild on larch (Larix decidua) in the Alps. Forest insect guilds: Patterns of interaction with host trees Radnor: US Forest Service General Technical Report NE-153, 1991. P. 145–164.

Baltensweiler W., Fischlin A. The Larch Budmoth in the Alps. Dynamics of Forest Insect Populations. Population Ecology. Springer, Boston, MA, 1988. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0789-9_17

Draper N.R., Smith H. Applied Regression Analysis Ed. 3. N.Y.: Wiley and Sons Inc., 2014. 736 p.

Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W., Turchin P., Ellner S.P., McCauley E., Nisbet R.M., Wood S.N. Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches // Ecology. 1999. V. 80. P. 1789–1805.

Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics // Biometrics. 1950. V. 6. № 3. P. 250–258.

Nedorezov L.V., Sadykova D.L. Dynamics of larch bud moth populations: application of Moran–Ricker models with time lag // Ecological Modelling. 2015. V. 297. P. 26–32.

Neverova G.P., Yarovenko I.P., Frisman E.Y. Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation // Ecological Modelling. 2016. V. 340. № 24. P. 64–73.

Ricker W.E. Stock and recruitment // Fisheries Research Board of Canada. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623.

Turchin P. Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis. Princeton: Princeton University Press, 2003. P. 472.

Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? // Nature. 1990. V. 344. P. 660–663.

Turchin P., Wood S.N., Ellner S.P., Kendall B.E., Murdoch W.W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C.J. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth // Ecology. 2003. V. 84. № 5. P. 1207–1214.

Analysis and Forecast of the *Zeiraphera griseana* Dynamics Using the Delayed Moran-Ricker Model: the Impact of the Training Sample on Forecast Quality

G. P. Neverova[1], * and E. Ya. Frisman[2]

[1]*Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, st. Radio, 5, Vladivostok, 690041 Russia*

[2]*Complex Analysis of Regional Problems Institute FEB RAS, st. Sholom Aleikhem, 4, Birobidzhan, 679016 Russia*

**E-mail: galina.nev@gmail.com*

We have applied the Moran–Ricker model with a time lag to describe the dynamics of two populations of larch bud moth. The model takes into account intrapopulation self-regulatory mechanisms. Data on populations inhabiting Switzerland in Graubunden (Baltensweiler, Fischlin, 1988; the Global Population Dynamics Database: Data set 1525) and Oberengadin (Baltensweiler, 1991) locations were used. We have found estimates of model parameter values by minimizing the sum of squared deviations of empirical and model trajectories. The point estimates of the population parameters were shown to satisfy the statistical criteria. The point estimates are located in the region of quasi-periodic oscillations, where, as a rule, they are adjacent to other dynamics modes. Consequently, the variation of population parameters caused by, for example, evolutionary processes or modifying factors influence can change the observed dynamics mode. To test the predictive properties of these models, we use the first part of the data to estimate the parameter values and the rest to compare the real dynamics with the model forecast. As it turned out, the quality of the forecast significantly depends on the nature of the dynamics at the end of the training sample used to estimate the parameters. The best prediction can be obtained if the training sample ends at the population peak phase. In the case of a low abundance phase, the forecast may have an acceptable error, but the nature of the predicted dynamics may change: for example, a shift in the population peak. For Data set 1525, we compare the point estimates obtained from a training sample of different lengths with the dynamic modes of the Moran–Riker model. This allows us to get an insight into the dynamic mode evolution in the *Zeiraphera griseana* population and to identify transitions from one dynamics mode to another.

Keywords: delayed density-dependent regulation, dynamic modes, parameter estimation, forecast, dynamics mode change.

REFERENCES

Akaike H., A new look at the statistical model identification, *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, Vol. 19, No. 6, pp. 716–723.

Baltensweiler W., Fischlin A., The Larch Budmoth in the Alps. Dynamics of Forest Insect Populations, In: *Population Ecology*, Boston, MA: Springer, 1988. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0789-9_17

Baltensweiler W., The folivore guild on larch (Larix decidua) in the Alps, In: *Forest insect guilds: Patterns of interaction with host trees*, Radnor: US Forest Service General Technical Report NE-153, 1991, pp. 145–164.

Bezruchko B.P., Smirnov D.A., *Matematicheskoe modelirovanie i khaoticheskie vremennye ryady* (Mathematical modeling and chaotic time series), Saratov: GosUNTs "Kolledzh", 2005, 320 p.

Draper N.R., Smith H., *Applied Regression Analysis*, N.Y.: Wiley and Sons Inc., 2014, 736 p.

Gill F., Myurrei U., Rait M., *Prakticheskaya optimizatsiya* (Practical optimization), Moscow: Mir, 1985, 509 p.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Sukhovol'skii V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (Population dynamics of the forest insects), Moscow: Nauka, 2001, 373 p.

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2015, 262 p.

Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W., Turchin P., Ellner S.P., McCauley E., Nisbet R.M., Wood S.N., Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches, *Ecology*, 1999, Vol. 80, pp. 1789–1805.

Moran P.A.P., Some remarks on animal population dynamics, *Biometrics*, 1950, Vol. 6, No. 3, pp. 250–258.

Nedorezov L.V., Dinamika chislennosti sosnovoi pyadenitsy v Niderlandakh: otsenka parametrov obobshchennoi diskretnoi logisticheskoi modeli (Dynamics of a pine looper moth population in the Netherlands: estimation of parameters of a generalized discrete logistic model), *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal*, 2015a, Vol. 14, No. 1, pp. 93–99.

Nedorezov L.V., Netraditsionnyi podkhod k otsenke parametrov ekologicheskikh modelei (na primerakh dinamiki chislennosti seroi listvennichnoi listovertki i sosnovoi pyadenitsy (Non-traditional approach to estimation of ecological models parameters (on examples of larch bud moth and pine looper moth population dynamics)), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015б, No. 3, pp. 70–82.

Nedorezov L.V., Sadykova D.L., Dynamics of larch bud moth populations: application of Moran–Ricker models with time lag, *Ecological Modelling*, 2015, Vol. 297, pp. 26–32.

Nedorezova B.N., Nedorezov L.V., Dinamika chislennosti sosnovoi pyadenitsy: prognoz s pomoshch'yu diskretnykh matematicheskikh modelei (Pine looper population dynamics: forecast with discrete time mathematical models), *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal*, 2011, Vol. 10, No. 3, pp. 280–288.

Neverova G.P., Frisman E.Y., Matematicheskoe modelirovanie dinamiki lokal'nykh odnorodnykh populyatsii s uchetom effektov zapazdyvaniya (Dynamic regimes of local homogeneous population with delayed density dependence), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2015, Vol. 10, No. 2, pp. 309–324.

Neverova G.P., Yarovenko I.P., Frisman E.Y., Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation, *Ecological Modelling*, 2016, Vol. 340, No. 24, pp. 64–73.

Ricker W.E., Stock and recruitment, *Fisheries Research Board of Canada*, 1954, Vol. 11, No. 5, pp. 559–623.

Sukhovol'skii V.G., Ponomarev V.I., Sokolov G.I., Tarasova O.V., Krasnoperova P.A., Neparnyi shelkopryad *Lymantria dispar* L. na Yuzhnom Urale: osobennosti populyatsionnoi dinamiki i modelirovanie (Gypsy moth *Lymantria dispar* L. in the South Urals: patterns in population dynamics and modelling), *Zhurnal obshchei biologii*, 2015, Vol. 76, No. 3, pp. 179–194.

Turchin P., *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*, Princeton: Princeton University Press, 2003, 472 p.

Turchin P., Rarity of density dependence or population regulation with lags?, *Nature*, 1990, Vol. 344, pp. 660–663.

Turchin P., Wood S.N., Ellner S.P., Kendall B.E., Murdoch W.W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C.J., Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth, *Ecology*, 2003, Vol. 84, No. 5, pp. 1207–1214.

Tyutyunov Y.V., Titova L.I., Ot Lotki–Vol'terra k Arditi–Ginzburgu: 90 let evolyutsii troficheskikh funktsii (From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of evolving trophic functions), *Zhurnal obshchei biologii*, 2018, Vol. 79, No. 6, pp. 428–448.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 201–214

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*181;574.4*

СОВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ РОЛИ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

© 2023 г. И. А. Уткина[a], *, В. В. Рубцов[a]

[a] *Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия*

**E-mail: UtkinaIA@yandex.ru*

Поступила в редакцию 22.08.2022 г.
После доработки 27.09.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

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

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

DOI: 10.31857/S0024114823020110, **EDN:** ARXWDU

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

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

Цель настоящей работы – обзор основных направлений и результатов исследований взаимодействия насекомых и лесных растений, особенно на фоне происходящих изменений климата.

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

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

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

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

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

В Европейской части России наиболее обширные исследования о хозяйственном значении разных видов хвое- и листогрызущих вредителей связаны с работами А.И. Ильинского (Ильинский, Тропин, 1965, и др.) и А.И. Воронцова (Воронцов, 1960, 1978; Воронцов и др., 1991; и др.). Они позволили разработать “Наставление по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих насекомых в Европейской части РСФСР” (1988). Более детально о проведенных исследованиях и их результатах сообщается в работе Е.Г. Мозолевской и др. (2004).

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

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

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

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

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

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

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

Накопленные в разных регионах земного шара данные о взаимодействии насекомых и их кормовых пород, оценивавшие также тяжелые последствия для древостоев сплошных и сильных многократных дефолиаций показывают, что именно сроки и характер дефолиации – основная исходная характеристика для оценивания внешних и скрытых последствий для биогеоценоза массовых размножений насекомых. Сложнее определить уровень влияния филлофагов при многократных повреждениях листвы средней и слабой степени, когда возникает необходимость анализировать совокупность существенно значимых факторов, в первую очередь условий произрастания, типа и возраста насаждений.

Обобщение результатов исследований показало, что разные виды древесных растений по-разному устойчивы к дефолиации. Как общее правило, покрытосеменные легче переносят сплошное объедание, чем голосеменные, так как у них больше запасов углеводов. У голосеменных гибель наступает часто уже в результате однократного сплошного объедания хвои, при этом наименее устойчивыми среди них являются темнохвойные породы, а наиболее устойчивой – лиственница. Имеется относительно много сообщений о последствиях дефолиации, регенеративных процессах и сопряженных с ними физиологических изменениях у хвойных пород (Рожков и др., 1991; и др.). По сравнению с ними лиственные породы обычно легко выдерживают однократное сильное объедание. Очень подробно и обстоятельно влияние дефолиаций на лесное сообщество рассмотрено в работе Е.Н. Иерусалимова (2004). Похожие обзоры подобных исследований сделаны нами ранее (Рубцов, Уткина, 2008; Уткина, Рубцов, 2017; и др.).

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

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

ния с дефолиацией и другими биотическими и абиотическими факторами.

Разнообразие рефолиационных процессов в кронах подвергшихся дефолиации деревьев также зависит от взаимодействия нескольких факторов. Принято выделять следующие типы компенсации у древесных пород: 1) уменьшенная конкуренция с другими растениями (ослаблена зависимость от плотности размещения); 2) увеличенная интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности; 3) мобилизация запасных углеводов или белков на формирование регенеративных тканей; 4) измененные схемы распределения продуктов фотосинтеза; 5) снижение естественной скорости отпада частей растений. Степень, с которой растение может компенсировать повреждение, может варьировать от одного физиологического процесса к другому. Тот факт, что питание филлофагов скорее активно, чем пассивно, в своем влиянии на физиологию растений, означает, что чувствительность растений к фитофагам и их способность компенсировать повреждения зависят от возраста растений, возраста повреждаемых тканей, истории дефолиации растения, его запасов углеводов и аминокислот, его водного статуса и абиотических факторов (Crawley, 1983).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

В работе G.-W. Walther et al. (2002), являющейся обзором 97 источников, констатируется, что в XX в. климат Земли стал теплее на 0.6°, с двумя отчетливыми периодами потепления: в 1910–1945 гг. и с 1976 г. до момента написания статьи, т.е. к началу следующего столетия. Скорость повышения температуры во втором периоде потепления примерно в два раза выше, чем в первом. Более того, это самое интенсивное за последние 1000 лет потепление. Но, как справедливо пишут авторы обзора, организмы, популяции и экологические сообщества реагируют не на осредненные в масштабах планеты показатели. Более уместно говорить, по их мнению, об экологических реакциях на региональные климатические изменения, неоднородные в пространственном отношении. Во многих регионах имеется асимметрия потепления, что, несомненно, уже внесло и еще внесет свой вклад в гетерогенность динамики экосистем.

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

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

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

По данным D. Lin et al. (2010), согласно выполненному мета-анализу данных из 127 источников, на прирост растительной биомассы повлияли в первую очередь географическая широта и повышение температуры, а не прочие факторы (повышение концентрации CO_2, добавление азота, длительность вегетационного периода, изменение режима поступления осадков и др.). Реакция биомассы на климатические изменения варьируется в зависимости от географических параметров, видовых характеристик растений и их принадлежности к той или иной функциональной группе (семенные или споровые, деревья или кустарники, вечнозеленые или листопадные и т.д.).

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

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

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

Обычно в основе прогнозов о влиянии изменений климата лежит предположение, что в обозримом будущем произойдет увеличение среднегодовой температуры воздуха на 3°C и увеличение концентрации CO_2 в атмосфере в два раза.

J. Landsberg и M. Smith (1992) подчеркивали, что изменения глобальной атмосферы могут повлиять на потенциал вспышек растительноядных насекомых многими способами. Выполненный ими анализ показывает, что повышенное содержание CO_2 скорее всего не окажет большого влияния на вероятность возникновения вспышек насекомых, за исключением систем, в которых защитные соединения на основе азота продуцируются растениями в ответ на нападение фитофагов.

L. Hudges (2000) подразделил подобные предположения о влиянии потепления на взаимоотношения филлофагов с кормовыми растениями на четыре группы: 1) влияние на физиологию насекомых и растений путем изменения интенсивности их метаболизма и развития; 2) влияние на ареалы распространения видов: им придется двигаться в направлении вверх или к полюсам в ответ на сдвиг климатических зон; 3) влияние на фенологию видов, что приведет к нарушению взаимосвязей между ними; 4) влияние на адаптационные способности видов: виды с короткими оборотами поколений и высокой интенсивностью роста численности могут подвергнуться микроэволюционным изменениям *in situ*. В свою очередь, перечисленные изменения в физиологии, фенологии и распространении отдельных видов неизбежно изменят конкурентные и прочие взаимодействия между ними с последующими обратными связями на локальное обилие и географические ареалы.

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

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

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

Целый ряд работ посвящен особенностям развития конкретных популяций филлофагов в изменившихся и экспериментально изменяемых условиях. По данным A. Buse и J.E.G. Good (1996) и A. Buse et al. (1998), вследствие увеличения температуры воздуха и концентрации углекислоты нарушаются взаимоотношения зимней пяденицы *Operophtera brumata* L. с дубом черешчатым *Q. robur* L.; при этом прогнозируемые увеличения к 2100 г. температуры воздуха на 2°C и CO_2 с 358 до 500 ppmv вряд ли окажут существенное влияние на синхронность между отрождением гусениц из яиц и раскрытием почек дуба, поскольку воздействие будет одинаковым на оба компонента. Но при повышенной CO_2 рост растений обычно стимулируется, что приводит к пониженному содер-

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

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

E.L. Kruger et al. (1998) изучали влияние дефолиации на рост и физиологию клена сахарного (*Acer saccharum* Marsh.) и тополя осиновидного (*Populus tremuloides* Michx.) на примере саженцев, выращиваемых в лабораторных условиях при естественном и повышенном уровне атмосферного CO_2. По их данным, у клена дефолиация уменьшила относительную скорость роста при естественном уровне CO_2, а при повышенном уровне CO_2 была обратная ситуация. У тополя при обоих уровнях CO_2 относительная скорость роста после дефолиации увеличилась, обеспечив в результате почти полную компенсацию. Авторы пришли к выводу, что увеличение CO_2 может существенно увеличить способность некоторых древесных пород восстанавливаться после повреждения филлофагами. Более того, реакции на увеличение CO_2 могут быть максимальными в присутствии стрессов, уменьшающих соотношение “источник C : резервуар C” у растений, к которым относится и воздействие фитофагов.

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

Анализ имеющихся данных о влиянии изменения климата на пространственное распределение очагов дефолиации при повреждениях непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* L. и листоверткой-почкоедом *Choristoneura fumiferana* Clem., выполненный R. Harrington et al. (1999), показал, что с увеличением только температуры прогнозируемое распределение дефолиации слегка увеличится для непарного шелкопряда и уменьшится для листовертки. При одновременном увеличении температуры и осадков прогнозируемая площадь дефолиации увеличится для обоих видов, а при увеличении температуры и уменьшении осадков – уменьшится. Эти результаты связаны с изменениями распределения насекомых по территории и чувствительностью лесов.

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

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

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

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

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

Сравнение взаимоотношений четырех калифорнийских видов дуба, листопадных и вечнозеленых, и потребителей их листвы: листогрызущих моно- и полифагов (внешний тип питания), галлообразователей и минёров (внутренний тип питания) вдоль градиентов влажности и температуры воздуха показало, что тип листьев (опадающие и не опадающие на зиму) не повлиял на степень изъятия листовой площади. При этом меняются соотношения между представительством разных функциональных групп: минёры и галлообразователи более чутко, чем листогрызущие, реагировали на увеличение количества осадков: в более засушливых условиях на листьях всех типов галлов и мин было больше, в более влажных – меньше (Leckey et al., 2014).

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

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

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

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

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

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

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появившиеся в последнее время сильнодействующие внешние факторы, прежде всего это изменение климата и увеличения антропогенных нагрузок, начинают существенно влиять на биосферу. Современный климат оказывает большое влияние на растения и филлофагов в лесных экосистемах и их биоценотические взаимодействия. Исследования, выполненные во многих странах мира, это однозначно подтверждают и определяют основные направления исследований в данной области. Поскольку многие процессы в лесных биогеоценозах весьма инерционны, а эволюционно сформировавшиеся взаимосвязи между их компонентами прочны, требуются длительные наблюдения на постоянных объектах, чтобы выявить и оценить тенденцию и уровень происходящих изменений под действием меняющихся внешних факторов. Поэтому наиболее ценные и достоверные выводы получены там, где ведутся комплексные наблюдения продолжительное время на одних и тех же объектах (стационарах), что позволяет проследить динамику многих биотических и абиотических факторов, получить и проанализировать достаточно длинные временные ряды полевых данных.

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Воронцов А.И. Патология леса. М.: Лесная промышленность, 1978. 267 с.

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

Воронцов А.И., Мозолевская Е.Г., Соколова Э.С. Технология защиты леса. М.: Экология, 1991. 304 с.

Гродницкая И.Д., Богородская А.В. Биологическая активность почв в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Матер. совещ. Москва, 18–20 сентября 2001 г. Тула, 2001. С. 299–302.

Гродницкий Д.Л., Разнобарский В.Г., Шабалина О.М. Мониторинг состояния шелкопрядников // Лесные стационарные исследования: методы, результаты,

перспективы. Матер. совещ. Москва, 18–20 сентября 2001 г. Тула, 2001. С. 268–270.

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

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

Ильинский А.И., Тропин И.В. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная пром-сть, 1965. 525 с.

Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова. О.В. Оценка характера взаимодействий “лес-насекомые” в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений // Лесоведение. 1999. № 6. С. 39–44.

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

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

Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н. Кормовые нормы гусениц сибирского шелкопряда на хвойных породах Сибири // Сибирский экологический журн. 2008. Т. 15. № 5. С. 709–716.

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

Коломиец Н.Г. Сибирский шелкопряд – вредитель равнинной тайги // Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. отд. ВНИТОЛЕС, 1957б. Вып. 3. С. С. 61–76.

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

Лямцев Н.И., Исаев А.С. Модификация типов вспышек массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от эколого-климатической ситуации // Лесоведение. 2005. № 5. С. 3–9.

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

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

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

Мозолевская Е.Г., Рубцов В.В., Уткина И.А. Оценка роли дендрофильных насекомых в лесных биогеоценозах // Ю.И. Чернов (отв. ред.) Насекомые в лесных биоценозах. XX чтения памяти академика В.Н. Сукачева, 22 ноября 2002 г. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2004. С. 5–31.

Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 41. № 1. С. 3–35.

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

Рафес П.Ф. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука, 1964. С. 3–57.

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

Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Реакция насекомых-филлофагов на современные изменения климата // Лесоведение. 2019. № 5. С. 375–384.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Современные представления о влиянии изменений климата на взаимодействие лесных деревьев и насекомых-фитофагов // Лесной вестник / Forestry Bulletin. 2017. Т. 21. № 6. С. 5–12.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Взаимоотношения разных видов дуба и филлофагов как объект биогеоценотических исследований // Лесоведение. 2021. № 5. С. 547–554.

Ayres M.P., Lombardero M.J. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens // The Science of the Total Environment. 2000. V. 262. № 3. P. 263–286.

Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S. Responses of spring phenology to climate change // New Phytologist. 2004. V. 162. P. 295–309.

Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown V.K., Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.G., Harrington R., Hartley S., Jones T.H., Lindroth R.L., Press M.C., Symrnioudis I., Watt A.D., Whittaker J.B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores // Global Change Biology. 2002. V. 8. № 1. P. 1–16.

Both C., van Asch M., Bijlsma R.-G., van den Burg A.-B., Visser M.-E. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? // J. Anim. Ecol. 2009. V. 78. P. 73–83.

Buse A., Good J.E.G. Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and bud burst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change // Ecol. Entomology. 1996. V. 21. № 4. P. 335–343.

Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M. Effects of elevated temperature and 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.

Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J. Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland // J. Ecol. 1966. V. 54. № 1. P. 65–85.

Cleland E.E., Chuine I., Menzel A., Mooney H.A., Schwartz M.D. Shifting plant phenology in response to global change // Trends in Ecology & Evolution. 2007. V. 22. No. 7. P. 357–365.

Cornelissen T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns // Neotropical Entomology. 2011. V. 40. № 2. P. 155–163.

Crawley M.J. Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions // Stud. Ecol. 1983. V. 10. 437 p.

Ekholm A. Temporal asynchrony due to climate change and its impact on host–herbivore–predator interactions. Introductory Research Essay. Department of Ecology. Uppsala, 2017. 19 p.

Harrington R., Woiwod I., Sparks T. Climate change and trophic interactions // TREE. 1999. V. 14. № 4. P. 146–150.

Hudges L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? // TREE. 2000. V. 15. № 2. P. 56–61.

Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States // Forest Ecology and Management. 2016. V. 380. P. 321–334.

Kruger E.L., Volin J.C., Lindroth R.L. Influences of atmospheric CO_2 enrichment on the responses of sugar maple and trembling aspen to defoliation // New Phytol. 1998. V. 140. № 1. P. 85–94.

Landsberg J., Smith M.S. A functional scheme for predicting the outbreak potential of herbivorous insects under global atmospheric change // Aust. J. Bot. 1992. V. 40. № 4–5. P. 565–577.

Leckey E.H., Smith D.M., Nufio C.R., Fornash K.F. Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient // Acta Oecologica. 2014. V. 61. P. 1–8.

Lin D., Xia J., Wan S. Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis // New Phytologist. 2010. V. 188. № 1. P. 187–198.

Marciniak A. Climate change effects on eruptive forest insects: a review and synthesis of empirical evidence. 2012. https://doi.org/10.14288/1.0075624

Mattson W.J., Addy N.D. Phytophagous insects as regulators of forest primary production // Science. 1975. V. 190. P. 515–522.

Metz R., Tobin P.C. Effects of temperature and host plant fragmentation on *Lymantria dispar* population growth along its expanding population front // Biological Invasions. 2022. V. 24. P. 2679–2691.

Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Ann Rev Ecol Evol Syst. 2006. V. 37. P. 637–669.

Pearse I.S., Hipp A.L. Global patterns of leaf defenses in oak species // Evolution. 2012. V. 66. № 7. P. 2272–2286.

Portalier S., Candau J.-N., Lutscher F. A temperature-driven model of phenological mismatch provides insights into the potential impacts of climate change on consumer–resource interactions // Ecography. 2022. V. 8. 13 p. Paper No. e06259

Post E.S., Pedersen C., Wilmers C.C., Forchhammer M.C. Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming // Ecology. 2008. V. 89. № 2. P. 363–370.

Pureswaran D.S., Roques A., Battisti A. Forest insects and climate change // Current Forestry Reports. 2018. V. 4. № 2. P. 35–50.

Raich J.W., Nadelhoffer K.J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends // Ecology. 1989. V. 70. № 5. P. 1346-1354.

Ramsfield T.D., Bentz B.J., Faccoli M., Jactel H., Brockerhoff E.G. Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts // Forestry. 2016. V. 89. № 3. P. 245–252.

Rinker H.B., Lowman M.D, Hunter M.D., Schowalter T.D., Fonte S.J. Literature review: canopy herbivory and soil ecology, the top-down impact of forest processes // Selbyana. 2001. V. 22. № 2. P. 225–231.

Schwartzberg E.G., Jamieson M.A., Raffa K.F., Reich P.B., Montgomery R.A., Lindroth R.L. Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees // Oecologia. 2014. V. 175. № 3. P. 1041–1049.

Solomou A.D., Proutsos N.D., Karetsos G., Tsagari K. Effects of climate change on vegetation in Mediterranean forests: A review // International J. Environment, Agriculture and Biotechnology. 2017. V. 1–2. № 1. 8 p.

Stiling P., Rossi A.V., Hungate B., Dijkstra P., Hinkle C.R., Knott W.M. III, Drake B. Decreased leaf-miner abundance in elevated CO_2: reduced leaf quality and increased parasitoid attack // Ecological Applications. 1999. V. 9. № 1. P. 240–244.

Tai A.R., Carroll A.L. In the pursuit of synchrony: northward shifts in western spruce budworm outbreaks in a warming environment // Frontiers in Forests and Global Change. 2022. 11 p. https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.895579

Trotter R.T., Cobb N.S., Whitham T.G. Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions // PNAS. 2002. V. 99. № 15. P. 10 197–10 202.

Visser M.E., Holleman L.J.M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology // Proc. Royal Soc. London. 2001. V. 268. № 1464. P. 289–294.

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C, Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. V. 416. P. 389–395.

Williamson J., The E., Jucker T., Brindle M., Bush E., Chung A.Y.C., Parrett J., Lewis O.T., Rossiter S.J., Slade E.M. Local-scale temperature gradients driven by human disturbance shape the physiological and morphological traits of dung beetle communities in a Bornean oil palm–forest mosaic // Functional Ecology. 2022. V. 36. P. 1655–1667.

Modern Aspects of Studying The Phyllophagous Insects Role in Forest Communities

I. A. Utkina[1, *] and V. V. Rubtsov[1]

[1]Institute of the Forest Science of the RAS,
Sovetskaya st., 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia
**E-mail: UtkinaIA@yandex.ru*

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

Keywords: phyllophagous insects, forest communities, climate changes.

REFERENCES

Ayres M.P., Lombardero M.J., Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens, *The Science of the Total Environment*, 2000, Vol. 262, No. 3, pp. 263–286.

Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S., Responses of spring phenology to climate change, *New Phytologist*, 2004, Vol. 162, pp. 295–309.

Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown V.K, Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.G., Harrington R., Hartley S., Jones T.H., Lindroth R.L., Press M.C., Symrnioudis I., Watt A.D., Whittaker J.B., Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores, *Global Change Biology*, 2002, Vol. 8, No. 1, pp. 1–16.

Baranchikov Y.N., Kondakov Y.P., Petrenko E.S., Katastroficheskie vspyshki massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopryada (Catastrophic outbreaks of mass reproduction of the Siberian silkworm), In: *Bezopasnost' Rossii. Regional'nye problemy bezopasnosti. Krasnoyarskii krai* (Security of Russia. Regional security issues. Krasnoyarsk region), Moscow: MGF "Znanie", 2001, pp. 146–167.

Both C., van Asch M., Bijlsma R.-G., van den Burg A.-B., Visser M.-E., Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations?, *J. Anim. Ecol.*, 2009, Vol. 78, pp. 73–83.

Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M., Effects of elevated temperature and carbone dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.), *Funct. Ecology*, 1998, Vol. 12, No. 5, pp. 742–749.

Buse A., Good J.E.G., Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and bud burst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change, *Ecol. Entomology*, 1996, Vol. 21, No. 4, pp. 335–343.

Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J., Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland, *J. Ecol.,* 1966, Vol. 54, No. 1, pp. 65–85.

Cleland E.E., Chuine I., Menzel A., Mooney H.A., Schwartz M.D., Shifting plant phenology in response to global change, *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, Vol. 22, No. 7, pp. 357–365.

Cornelissen T., Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns, *Neotropical Entomology*, 2011, Vol. 40, No. 2, pp. 155–163.

Crawley M.J., *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*, Stud. Ecol., 1983, Vol. 10, 437 p.

Ekholm A., *Temporal asynchrony due to climate change and its impact on host–herbivore–predator interactions*, Introductory Research Essay, Uppsala: Department of Ecology, 2017. 19 p.

Grodnitskaya I.D., Bogorodskaya A.V., Biologicheskaya aktivnost' pochv v nasazhdeniyakh, povrezhdennykh sibirskim shelkopryadom (Biological activity of soils in plantations damaged by the Siberian silkworm), *Lesnye statsionarnye issledovaniya: metody, rezul'taty, perspektivy* (Forest Stationary Research: Methods, Results, Prospects), Moscow, Meeting Proc., September 18–20, 2001, Tula, pp. 299–302.

Grodnitskii D.L., Raznobarskii V.G., Shabalina O.M., Monitoring sostoyaniya shelkopryadnikov (Monitoring the condition of silkworms), *Lesnye statsionarnye issledovaniya: metody, rezul'taty, perspektivy* (Forest Stationary Research: Methods, Results, Prospects), Moscow, Meeting Proc., September 18–20, 2001, Tula, pp. 268–270.

Harrington R., Woiwod I., Sparks T., Climate change and trophic interactions, *TREE*, 1999, Vol. 14, No. 4, pp. 146–150.

Hudges L., Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?, *TREE*, 2000, Vol. 15, No. 2, pp. 56–61.

Ierusalimov E.N., *Zoogennaya defoliatsiya i lesnoe soobshchestvo* (*Zoogenic defoliation and the forest community*), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2004, 263 p.

Il'inskii A.I., Tropin I.V., *Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozhenii khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v lesakh SSSR* (Monitoring, estimation and forecast of the needle- and leaf-eating insects outbreaks in forests of the USSR), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1965, 528 p.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Sukhovol'skii V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (*Population dynamics of the forest insects*), Moscow: Nauka, 2001, 373 p.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Y.P., Kiselev V.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh* (Population dynamics of forest insects), Novosibirsk: Nauka, 1984, 223 p.

Isaev A.S., Ovchinnikova T.M., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., Otsenka kharaktera vzaimodeistvii "les – nasekomye" v lesakh boreal'noi zony v khode vozmozhnykh klimaticheskikh izmenenii (Assessment of "forest – insect" relations in forests of boreal zone under probable climatic hcanges), *Lesovedenie*, 1999, No. 6, pp. 39–44.

Kirichenko N.I., Baranchikov Y.N., Kormovye normy gusenits sibirskogo shelkopryada na khvoinykh porodakh Sibiri (Withdrawn food rate for the larvae of Siberian moth on the conifers of Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2008., Vol. 15, No. 5, pp. 709–716.

Kirichenko N.I., Baranchikov Y.N., Krasnoshchekov Y.N., Akulov E.N., Dopolnitel'nye postupleniya ugleroda i zol'nykh elementov v ochagakh massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopryada (Additional inputs of carbon and ash elements in the centers of mass reproduction of the Siberian silkworm), *Monitoring sostoyaniya lesnykh i urboekosistem* (Monitoring of the state of forest and urban ecosystems), Moscow, Abstracts of Reports of Intl. Sci. Conf., Moscow: MGUL, pp. 83–85

Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S., Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 380, pp. 321–334.

Kolomiets N.G., Sibirskii shelkopryad – vreditel' ravninnoi taigi (Siberian silkworm – a pest of the lowland taiga), In: *Trudy po lesnomu khozyaistvu Zapadnoi Sibiri* (Proceedings on forestry in Western Siberia), Novosibirsk: Zap.-Sib. otd. VNITOLES, 1957, Vol. 3, pp. 61–76.

Kondakov Y.P., Zakonomernosti massovykh razmnozhenii sibirskogo shelkopryada (Regularities of the outbreaks of Siberian silk moth), In: *Ekologiya populyatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri* (Population ecology of the forest animals in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1974, pp. 206–265.

Kruger E.L., Volin J.C., Lindroth R.L., Influences of atmospheric CO_2 enrichment on the responses of sugar maple and trembling aspen to defoliation, *New Phytol.*, 1998, Vol. 140, No. 1, pp. 85–94.

Landsberg J., Smith M.S., A functional scheme for predicting the outbreak potential of herbivorous insects under global atmospheric change, *Aust. J. Bot.*, 1992, Vol. 40, No. 4–5, pp. 565–577.

Leckey E.H., Smith D.M., Nufio C.R., Fornash K.F., Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient, *Acta Oecologica*, 2014, Vol. 61, pp. 1–8.

Lin D., Xia J., Wan S., Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis, *New Phytologist*, 2010, Vol. 188, No. 1, pp. 187–198.

Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo razmnozheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoi situatsii (Modification of gypsy moth outbreaks related to ecological-climatic situation), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 3–9.

Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Zukert N.V., Vliyanie klimata i pogody na dinamiku chislennosti neparnogo shelkopryada v evropeiskoi Rossii (Effects of climate and weather on population dynamics of gypsy moth in European part of Russia), *Lesovedenie*, 2000, No. 1, pp. 62–67.

Mamaev V.V., Rubtsov V.V., I.A. U., Vliyanie defoliatsii kron duba na rostovuyu aktivnost' pogloshchayushchikh kornei v yuzhnoi lesostepi (Effects of oak crown defoliation on growth activity of absorptive roots), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 43–49.

Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Sezonnaya dinamika rostovoi aktivnosti pogloshchayushchikh kornei pri povtoryayushchikhsya defoliatsiyakh poimennykh dubrav (Seasonal dynamics of growth activity in absorbing roots of trees in floodplain oak forests under repeated defoliation), *Lesovedenie*, 2002, No. 5, pp. 39–43.

Marciniak A., available at: http://dx.doi.org/10.14288/1.0075624 (June 01, 2022)

Mattson W.J., Addy N.D., Phytophagous insects as regulators of forest primary production, *Science*, 1975, Vol. 190, pp. 515–522.

Metz R., Tobin P.C., Effects of temperature and host plant fragmentation on *Lymantria dispar* population growth along its expanding population front, *Biological Invasions*, 2022, Vol. 24, pp. 2679–2691.

Mozolevskaya E.G., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Otsenka roli dendrofil'nykh nasekomykh v lesnykh biogeotsenozakh (Evaluation of the role of dendrophilous insects in forest biogeocenoses), *Nasekomye v lesnykh biotsenozakh* (Insects in forest biocenoses), Moscow, XX Sukachev V.N. readings, November 22, 2002, Moscow: T-vo nauchnykh izdanii KMK, pp. 5–31.

Musolin D.L., Saulich A.K., Responses of insects to the current climate changes: from physiology and behavior to range shifts, *Entomological Review*, 2012, Vol. 92, No. 7, pp. 715–740.

Nastavlenie po nadzoru, uchetu i prognozu khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v Evropeiskoi chasti RSFSR (Manual on the supervision, accounting and forecast of needle- and leaf-eating insects in the European part of the RSFSR), Minleskhoz RSFSR, 1988, 84 p.

Parmesan C., Ecological and evolutionary responses to recent climate change, *Ann Rev Ecol Evol Syst.*, 2006, Vol. 37, pp. 637–669.

Pearse I.S., Hipp A.L., Global patterns of leaf defenses in oak species, *Evolution,* 2012, Vol. 66, No. 7, pp. 2272–2286.

Portalier S., Candau J.-N., Lutscher F., A temperature-driven model of phenological mismatch provides insights

into the potential impacts of climate change on consumer–resource interactions, *Ecography*, 2022, Vol. 8, 13 p. Paper No. e06259

Post E.S., Pedersen C., Wilmers C.C., Forchhammer M.C., Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming, *Ecology*, 2008, Vol. 89, No. 2, pp. 363–370.

Pureswaran D.S., Roques A., Battisti A., Forest insects and climate change, *Current Forestry Reports*, 2018, Vol. 4, No. 2, pp. 35–50.

Rafes P.F., Massovye razmnozheniya vrednykh nasekomykh kak osobye sluchai krugovorota veshchestv i energii v lesnom biogeotsenoze (Mass reproductions of harmful insects as special cases of matter and energy cycle in the forest biogeocenosis), In: *Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh* (Protection of the forest from insect pests), Moscow: Nauka, 1964, pp. 3–57.

Raich J.W., Nadelhoffer K.J., Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends, *Ecology*, 1989, Vol. 70, No. 5, pp. 1346–1354.

Ramsfield T.D., Bentz B.J., Faccoli M., Jactel H., Brockerhoff E.G., Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts, *Forestry*, 2016, Vol. 89, No. 3, pp. 245–252.

Rinker H.B., Lowman M.D, Hunter M.D., Schowalter T.D., Fonte S.J., Literature review: canopy herbivory and soil ecology, the top-down impact of forest processes, *Selbyana*, 2001, Vol. 22, No. 2, pp. 225–231.

Rozhkov A.S., Khlimankova E.S., Stepanchuk E.S., *Vosstanovitel'nye protsessy u khvoinykh pri defoliatsii* (Recovery processes in conifers during defoliation), Novosibirsk: Nauka, 1991, 88 p.

Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaktsii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.

Rubtsov V.V., Utkina I.A., Reaktsiya lesnykh nasekomykh-fillofagov na sovremennoe izmenenie klimata (Response of forest phyllophagous insects to climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.

Schwartzberg E.G., Jamieson M.A., Raffa K.F., Reich P.B., Montgomery R.A., Lindroth R.L., Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees, *Oecologia*, 2014, Vol. 175, No. 3, pp. 1041–1049.

Solomou A.D., Proutsos N.D., Karetsos G., Tsagari K., Effects of climate change on vegetation in Mediterranean forests: A review, *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 2017, Vol. l–2, No. 1, 8 p.

Stiling P., Rossi A.V., Hungate B., Dijkstra P., Hinkle C.R., Knott W.M. III, Drake B., Decreased leaf-miner abundance in elevated CO_2: reduced leaf quality and increased parasitoid attack, *Ecological Applications*, 1999, Vol. 9, No. 1, pp. 240–244.

Tai A.R., Carroll A.L., In the pursuit of synchrony: northward shifts in western spruce budworm outbreaks in a warming environment, *Frontiers in Forests and Global Change*, 2022, 11 p.
https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.895579

Trotter R.T., Cobb N.S., Whitham T.G., Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions, *PNAS*, 2002, Vol. 99, No. 15, pp. 10197–10202.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Sovremennye predstavleniya o vliyanii izmenenii klimata na vzaimodeistvie lesnykh derev'ev i nasekomykh-fitofagov (Modern ideas about the impact of climate change on interactions of forest trees and phytophagous insects), *Lesnoi vestnik. Forestry bulletin*, 2017, Vol. 21, No. 6, pp. 5–12.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Vzaimootnosheniya raznykh vidov duba i fillofagov kak ob"ekt biogeotsenoticheskikh issledovanii (Relationship of different species of oak and phyllophages as an object of biogeocenotic research), *Lesovedenie*, 2021, No. 5, pp. 547–554.

Visser M.E., Holleman L.J.M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology, *Proc. Royal Soc. London*, 2001, Vol. 268, No. 1464, pp. 289–294.

Vorontsov A.I., *Biologicheskie osnovy zashchity lesa* (Biological basis of forest protection), Moscow: Vysshaya shkola, 1960, 342 p.

Vorontsov A.I., Ierusalimov E.N., Mozolevskaya E.G., Rol' listogryzushchikh nasekomykh v lesnom biogeotsenoze (The role of leaf-eating insects in forest biogeocenosis), *Zhurnal obshchei biologii*, 1967, Vol. 28, No. 2, pp. 172–187.

Vorontsov A.I., Mozolevskaya E.G., Sokolova E.S., *Tekhnologiya zashchity lesa* (Forest protection technology), Moscow: Ekologiya, 1991, 303 p.

Vorontsov A.I., *Patologiya lesa* (Forest pathology), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1978, 267 p.

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C, Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., Ecological responses to recent climate change, *Nature*, 2002, Vol. 416, pp. 389–395.

Williamson J., The E., Jucker T., Brindle M., Bush E., Chung A.Y.C., Parrett J., Lewis O.T., Rossiter S.J., Slade E.M., Local-scale temperature gradients driven by human disturbance shape the physiological and morphological traits of dung beetle communities in a Bornean oil palm–forest mosaic, *Functional Ecology*, 2022, Vol. 36, pp. 1655–1667.

Zlotin R.I., Khodasheva K.S., *Rol' zhivotnykh v biologicheskom krugovorote lesostepnykh ekosistem* (The role of animals in the biological cycle of forest-steppe ecosystems), Moscow: Nauka, 1974, 200 p.