

УДК 595.7:591.53

## ДОЛГОСРОЧНАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ В КРАСНОТУРАНСКОМ СОСНОВОМ БОРУ

В. Г. Суховольский<sup>1</sup>, О. В. Тарасова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

<sup>2</sup> Сибирский федеральный университет 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, olvitarasova2010@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.02.2023 г.

Описан опыт 40-летнего (1978–2016 гг.) регулярного исследования численности пяти видов насекомых-филлофагов в пяти ландшафтных структурах Краснотуранского соснового бора (юг Красноярского края). На основе полученных данных предложены модели динамики численности популяций этих видов. В основу моделей положено представление о существовании положительных и отрицательных обратных связей в популяциях. Такой подход позволил не учитывать воздействие паразитоидов на насекомых. Для расчетов была предложена авторегрессионная (AR) модель, согласно которой текущая плотность линейно зависит от плотностей предыдущих лет. Коэффициенты модели вычислялись по данным многолетних учетов. Показано, что для большинства популяций характерно влияние плотности прошедшего сезона на текущую плотность в форме положительной обратной связи и влияние на текущую плотность плотности предыдущего сезона в форме отрицательной обратной связи. Рассмотрены характеристики устойчивости популяционной динамики отдельных видов в различных местообитаниях. В качестве характеристик устойчивости использованы показатели запаса по устойчивости, широко используемых в теории управления. Показано, что запас по устойчивости для пилильщиков (*Tenthredinidae* Latreille) несколько больше, чем для других групп видов, что согласуется с меньшей дисперсией численности популяций этих видов при многолетних учетах. Использование AR-моделей и характеристики запаса по устойчивости позволило классифицировать ландшафтные структуры на территории Краснотуранского бора по рискам возникновения в этих ландшафтах вспышек массового размножения.

**Ключевые слова:** лесные насекомые-филлофаги, учеты численности, многолетняя динамика, модели, авторегрессия, запас по устойчивости.

DOI: 10.15372/SJFS20240311

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение связей динамики численности различных видов лесных насекомых в одном местообитании или одного вида в разных местообитаниях важно при оценке влияния различных факторов на популяционную динамику. Подобные связи указывают на наличие экологических механизмов, приводящих к согласованию временных рядов популяционной динамики, что позволяет оценить влияние различных факторов, воздействующих на эти популяции. Пространственно-временная синхронизация динамики численно-

сти разных видов лесных насекомых изучалась многими авторами в течение последних десятилетий (Тарасова, 1982, 1983; Пальникова, 1984; Henttonen et al., 1985; Miller, Epstein, 1986; Hanski, Woiwood, 1993; Haydon, Steen, 1997; Sutcliffe et al., 1997; Bascombe, Sole, 1998; Myers, 1998; Ranta et al., 1998; Bjørnstad et al., 1999; Curran, Webb, 2000; Liebhold, Kamata, 2000; Buonaccorsi et al., 2001; Bjørnstad, Bascombe, 2002; 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).

© Суховольский В. Г., Тарасова О. В., 2024

Показано, что степень связи популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях монотонно уменьшается с увеличением расстояния между этими местообитаниями. Если же уровень связей динамики популяций не уменьшается при увеличении расстояния между местообитаниями, а расстояние между ними существенно превосходит радиус перемещения особей изучаемого вида, то следует говорить о его пространственной когерентности, связанной с реакцией популяции на воздействие мощного модифицирующего фактора (Liebhold et al., 2004). Существует множество количественных данных о прямом влиянии погоды и межгодовых климатических колебаний, которые могут привести к крупномасштабным вспышкам (Sherriff et al., 2011; Chapman et al., 2012; Bentz et al., 2014; Hart et al., 2014). В более длительные периоды времени (от десятилетий до столетий) изменение климата может косвенно повлиять на численность насекомых (Bentz et al., 2010).

В ходе этих исследований стало ясно, что вспышки массового размножения вредителей леса – более сложный процесс, чем предполагалось ранее. В частности, они обусловлены факторами разного масштаба, например численностью хозяев на уровне древостоя, взаимосвязанностью на уровне ландшафта и влиянием климата на региональном уровне (Seidl et al., 2016; Senf et al., 2017). Следовательно, существует потребность в лучшем количественном понимании причинно-следственных связей и межмасштабных взаимодействий, ведущих к крупномасштабным вспышкам (Raffa et al., 2008; Senf et al., 2017). По мнению разных авторов, причиной синхронизации 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; Pollard, 1979; Baars, Van Dijk, 1984; Williams, Liebhold, 1995; Maron, Harrison, 1997; Bjørnstad et al., 1999; Volney, Fleming, 2000; Bjørnstad, Vascompte, 2002).

Для количественной оценки связей 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 (пп). К сожалению, такие полевые исследования проводятся достаточно редко, а для коротких временных рядов полу-

чить достоверные статистические оценки связей между ними не представляется возможным (Дженкинс, Ваттс, 1971; Андерсон, 1976; Кендалл, Стьюарт, 1976; Марпл мл., 1990).

Таким образом, анализ долгосрочной динамики популяций животных крайне важен для понимания процессов, происходящих в экосистемах, с точки зрения как эндогенных характеристик особенностей особей в популяциях, так и экзогенных взаимодействий в экосистемах. Однако технические трудности многолетних учетов численности популяций животных сильно ограничивают возможности получения таких долгосрочных данных. Общее число временных рядов долгосрочной динамики популяций животных можно перечислить на пальцах одной руки. Прежде всего, это классический ряд динамики популяций зайцев и рысей на побережье Гудзонова залива в Канаде с середины XIX по середину XX в. (Elton, Nicholson, 1942). Безусловно, проблемы этого ряда связаны с непрямими методами оценки плотностей изучаемых популяций. И в этом отношении гораздо более надежны данные по многолетней динамике популяций лосей (*Alces Gray*) и волков (*Canis Linnaeus*) на о. Айл-Ройяль (США) (Peterson, Page, 1988; Peterson et al., 1998; Wolves..., 2024). Конечно, следует упомянуть два классических долгосрочных временных ряда для лесных насекомых – популяций численности серой листовёртки (*Zeiraphera griseana* (Hubner) (Lepidoptera, Tortricidae) в Швейцарских Альпах (Baltensweiler, 1964) и популяции сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.) (Lepidoptera, Geometridae) в Тюрингии (Schwerdtfeger, 1952, 1968). Наличие таких длинных временных рядов позволяет использовать для их анализа достаточно сложные математические методы системного, корреляционного и спектрального анализа, позволяющие выявить достаточно редкие вариации динамики численности, которые не наблюдаются на коротких временных рядах.

Редкость долгосрочных рядов динамики численности популяций животных вызвана различными объективными и субъективными причинами. Во-первых, для проведения таких исследований необходимы местообитания, характеризующиеся отсутствием техногенных и антропогенных воздействий. Во-вторых, должны существовать организации или отдельные лица, заинтересованные в проведении таких исследований. Данные по зайцам (*Lepus Linnaeus*) и рысям (*Lynx Kerr*) в Гудзоновом заливе получены вследствие коммерческих интересов ком-

паний – заготовителя пушнины и только в 20-х годах прошлого века экологи оценили возможности анализа этих временных рядов в связи на основе предложенных в это время моделей динамики численности Лотки – Вольтерра. Долгосрочные учеты численностей популяций лосей и волков на о. Айл-Ройаль проводятся на технической базе находящегося здесь заповедника. Данные по динамике численностей серой листовичной листовертки и сосновой пяденицы собирались службами защиты леса.

Инициативные учеты численности животных (в частности, лесных насекомых) обычно достаточно коротки. Обычно эти данные собираются в процессе выполнения диссертационных работ и включают сведения чаще всего не более чем за 5 лет, после чего авторы инициативных учетов переключаются на другую тематику и к тому же на пробных площадях, где проводились учеты, происходят изменения, связанные с техногенными и антропогенными воздействиями на изучаемые экосистемы. Это приводит либо к исчезновению учитываемых видов животных, либо к таким изменениям условий существования этих популяций, после которых данные разных лет становятся несопоставимыми.

Проведение долгосрочных исследований численности лесных насекомых в Краснотуранском сосновом бору было вызвано целым рядом причин. На момент начала этих исследований (1978 г.) никто, и в том числе инициатор работ в этом местообитании директор Института леса и древесины СО АН СССР А. С. Исаев, не планировали проведения многолетних исследований. Речь шла всего лишь о написании диссертационных работ двумя аспирантками (Е. Н. Сорокопуд (Пальниковой) – по динамике численности сосновой пяденицы, и О. В. Тарасовой – по структуре комплекса насекомых-филлофагов) на территории, где только что закончилась вспышка массового размножения сосновой пяденицы. Фактически планировались исследования не более чем на 3–5 лет. Однако после защиты кандидатских диссертаций О. В. Тарасовой (1983), Е. Н. Пальниковой (1984) и В. Г. Суховольским (1984) учеты пяти видов насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору продолжались (к недоумению коллег) сначала как бы по инерции, а затем, после достижения критической длины временных рядов (примерно 12 лет), когда стало возможным анализировать полученные данные с использованием сначала методов, разработанных в лаборатории А. С. Исаева (Киреев, 1977), а затем собственных методов, и успешно

публиковать результаты этого анализа. Регулярные учеты продолжались и после защит докторских диссертаций В. Г. Суховольским (1996), Е. Н. Пальниковой (2000) и О. В. Тарасовой (2004) и далее вплоть до кончины Е. Н. Пальниковой в 2018 г. (Тарасова и др., 2020, 2024).

Все эти годы исследования были посвящены двум основным направлениям: анализу долгосрочной динамики численности популяций лесных насекомых филлофагов на низком уровне численности и взаимоотношениям в структуре комплекса этих видов.

Настоящая статья посвящена результатам долгосрочных исследований популяций лесных насекомых в Краснотуранском бору с 1978 по 2017 г.

## ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

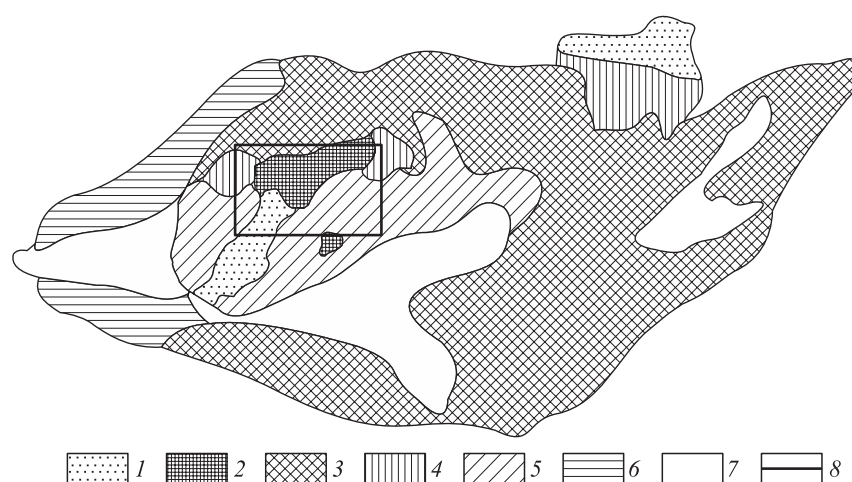
Популяционная динамика комплекса насекомых-филлофагов в различных ландшафтных структурах на территории Краснотуранского ленточного бора (юг Средней Сибири, 54°16.315' с. ш., 91°37.757' в. д.) изучалась в течение почти 40 лет – с 1979 по 2016 г. (Тарасова, 1983; Пальникова, 1984, 2000; Пальникова и др., 2002; 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. Местообитания в пределах бора классифицировались по характеристикам ландшафта. На рис. 1 приведена пространственная структура местообитаний на территории Краснотуранского бора.

В табл. 1 указаны расстояния между пробными площадями в различных местообитаниях.

Краткая лесотаксационная характеристика насаждений (на момент начала исследований в 1978 г.) в различных урочищах Краснотуранского бора представлена в табл. 2.

Комплекс видов насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору типичен для сосновых боров Сибири и включает в себя пяденицу сосновую и п. серую углокрылую (*Semiothisa liturata* Cl.) (Lepidoptera: Geometridae), соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.) (Lepidoptera: Lasiocampidae) и два вида пилильщиков – соснового зеленого (*Gilpinia virens* Kl.) и бледного соснового (*Microdiprion pallipes* Fall.) (Hymenoptera: Diprionidae).

В течение 1979–2016 гг. плотность популяций этих видов определяли в первой декаде августа методом околоты на матерчатый полог.



**Рис. 1.** Ландшафтная структура Краснотуранского бора (Пальникова и др., 2002). Местообитание: 1 – Вершина сопки, 2 – Плакор, 3 – Пологие склоны, 4 – Дюна, 5 – Озеро, 6 – Терраса, 7 – Плоские пролювиальные днища; 8 – границы очага сосновой пяденицы в 1973–1977 гг.

Ежегодные учеты численности филлофагов проводили в пяти местообитаниях: Вершина сопки, Плакор, Дюна, Терраса, Озеро (Isaev et al., 2017).

По результатам околотов вычисляли абсолютную плотность  $x_{ij}(t)$  (число гусениц вида  $i$  в расчете на одно околоченное дерево на пробной площади  $j$  в год  $t$ ). Все данные, полученные в ходе исследований, были сведены в пять матриц  $\|x_i(t)\|$  размером  $(40 \times 5)$  по абсолютной плотности  $x$  для каждой пробной площади. Эти данные и послужили основой для последующего анализа.

К важными особенностями Краснотуранского бора как объекта исследований относятся его изолированность и отсутствие сильных техногенных и антропогенных воздействий. Ближайшая сходная по своим свойствам и видовому составу насекомых экосистема (Минусинские ленточные боры) находится на расстоянии около 60 км, что практически гарантирует замкнутость экологических процессов в Краснотуранском бору и отсутствие миграций между экосистемами Краснотуранского и Минусинского боров.

**Таблица 1.** Расстояния (км) между пробными площадями в различных урочищах Краснотуранского бора

Местообитание	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

**Таблица 2.** Лесотаксационная характеристика насаждений различных урочищ Краснотуранского бора

Урочище	Площадь, га	Состав	Класс возраста	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Бонитет	Полнота	Тип леса
1	331	10С	IV	19.0	23	II	0.8	A
2	207	10С	IV	17.0	18	III	0.9	B
5	335	10С	IV	18.0	22	II	0.7	C, D
6	193	10С ед. Б	II, IV	8.0	9	III	0.8	E
7	110	10С	IV	20.0	21	II	0.8	E

*Примечание.* А – сосняк разнотравно-зеленомошный; В – сосняк бруснично-зеленомошный; С – сосняк лишайниково-бруснично-зеленомошный; D – сосняк разнотравно-лишайниково-мертвопокровный; E – сосняк разнотравно-бруснично-зеленомошный; порода: С – сосна обыкновенная, Б – береза (*Betula L.*).

Практическое отсутствие лесозаготовок и резкое снижение после 1985 г. урожая брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и грибов, отсутствие водоемов, пригодных для отдыха, привело к резкому снижению антропогенного воздействия на бор. Все это позволяет считать экосистему Краснотуранского бора стабильной и рассматривать результаты учетов для разных лет как реализацию некоторого общего экологического процесса.

## МЕТОДЫ АНАЛИЗА

Исследуемые объекты (популяции лесных насекомых в определенных местообитаниях) рассматриваются как стационарные во времени системы с набором положительных и отрицательных обратных связей, зависящих от различных факторов и формирующих динамику популяции. Концептуальная схема такого подхода представлена на рис. 2.

Петли обратных связей отражают влияние прошлых состояний объекта на текущее состояние. Для исследуемой системы предполагается, что обратные связи линейны и сигнал обратной связи можно выразить как  $z(i) = a \cdot y(i - \tau)$  с задержкой во времени  $\tau$  и амплитудой  $a > 0$  для положительной обратной связи и  $a < 0$  для отрицательной.

Число петель обратной связи разного типа (положительных или отрицательных) неизвестно, но в общем случае, принимая во внимание петли обратной связи, стационарную систему можно охарактеризовать как авторегрессионную (AR). В этом случае можно записать для текущего состояния системы следующее уравнение:

$$y_i = a_0 + \sum_{j=1}^k a_j y(i - j) + \varepsilon. \quad (1)$$

Согласно (1), для описания регуляторных связей в системе необходимо знать общее число

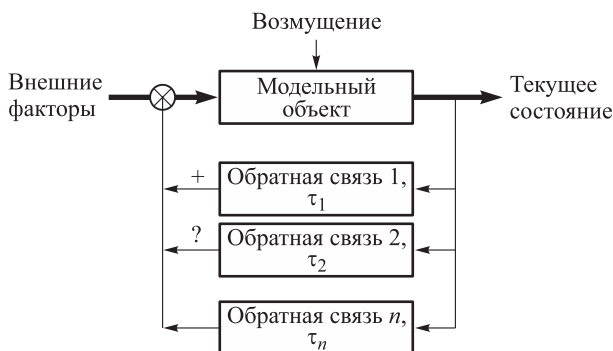


Рис. 2. Концептуальная схема модели популяции ( $\tau_1, \dots, \tau_n$  – характерные времена обратных связей).

$k$  значимых обратных связей, а также абсолютные значения и знаки коэффициентов  $a_1, \dots, a_k$  обратных связей. Анализу значений систем обратных связей в регуляции популяционной динамики различных видов в разных местообитаниях на территории Краснотуранского бора и посвящена настоящая работа.

Регуляторные характеристики популяционной динамики могут оцениваться по параметрам авторегрессионных (AR) уравнений, рассчитанных по известным значениям плотностей популяции в течение времени учетов. Если характеристики плотности популяций известны и динамика численности популяции носит стационарный характер, то при известном значении числа  $k$  значимых обратных связей уравнение (1) можно рассматривать как линейное регрессионное уравнение относительно неизвестных параметров  $a_1, \dots, a_k$ . Тогда эти коэффициенты можно найти, используя стандартные методы линейного регрессионного анализа. Таким образом, AR-модель плотности популяции отдельного вида конструировалась по следующей схеме:

1 – изучаемый ряд оценивался на стационарность и в случае необходимости трансформировался в стационарный ряд;

2 – оценивался порядок AR-уравнения, характеризующий число значимых обратных связей;

3 – используя результаты пп 1 и 2, по данным многолетних учетов вычислялись абсолютные значения и знаки коэффициентов обратных связей;

4 – оценивалась достоверность проделанных вычислений.

Данный метод включал в себя:

– «ремонт» ряда динамики популяции и замену нулевых значений плотностей популяций значениями, в 2 раза меньшими минимальных за все время измерений значений плотности насекомых;

– переход к логарифмической шкале, необходимый для уменьшения разброса данных (именно для этого выполнялся замена нулевых значений плотности);

– фильтрацию высокочастотной составляющей ряда, необходимую для уменьшения ошибок учетов численности насекомых. Для фильтрации использовался фильтр Ганна (Хемминг, 1987):

$$y(i) = 0.24 \cdot \ln x(i - 1) + 0.52 \cdot \ln x(i) + 0.24 \cdot \ln x(i + 1); \quad (2)$$

– для определения порядка  $k$  авторегрессионного уравнения (1) – вычисление парциальной автокорреляционной функции 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 находились неизвестные коэффициенты  $a_0, \dots, a_k$ ;

– точность расчетов модельного уравнения динамики численности насекомых оценивалась по коэффициенту детерминации  $R^2$ , характеризующему 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 значению кросскорреляционной 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 мл., 1990);

Для ADL-моделей популяционной динамики лесных насекомых важной характеристикой, позволяющей оценить изменение состояние популяции при различного рода трансформациях внешней среды и собственно характеристик популяции, является запас модели по устойчивости. В связи с этим в условиях неопределенности состояния природной среды и самой моделируемой популяции лесных насекомых необходимо оценить запас по устойчивости модели, характеризующий близость этой точки к границам зоны устойчивости. Для его оценки используются критерий Михайлова и годограф Михайлова (Ким, 2007):

$$D(j\nu) = \bar{D}(z) \Big|_{z=\exp(j\nu)}; \nu \in [-\pi, \pi], \quad (3)$$

где  $\bar{D}(z)$  – нормированный по старшей степени  $z$  характеристический многочлен исследуемой системы.

Система с некоторым характеристическим полиномом устойчива, если годограф Михайлова (3) при изменении переменной  $\nu$  от  $-\pi$  до  $\pi$ , начинаясь на вещественной оси, обходит последовательно вокруг точки  $z = 0$  против часовой стрелки  $4n$  квадрантов (Гайдук и др., 2023). Несмотря на внешне сложную процедуру расчета, расчет запаса по устойчивости выполня-

**Таблица 3.** Программа в пакете MATLAB для расчета запаса по устойчивости авторегрессионной модели (Гайдук и др., 2023)

```
Dz = [1 a [1] a [2];
Dz = Dz/Dz (1);
nu = (-pi: pi / (100 * length (Dz)): pi);
j = sqrt (-1);
z = exp (j*nu);
GM = polyval (Dz, z);
eta = min (abs (GM));
disp ([ 'запас устойчивости η = ' num2str (eta)])
```

ется с помощью простой программы в пакете MATLAB (табл. 3).

Для расчета программы по оценке запаса по устойчивости необходимо в пакете MATLAB загрузить программу из табл. 3 и выполнить лишь одну операцию: ввести в строку 1 значения коэффициентов авторегрессионной модели.

Расчет запаса по устойчивости позволяет оценить свойства системы: чем меньше значение  $h$ , тем больше вероятность «срыва» и потери устойчивости системы при внешних воздействиях.

Таким образом, стабильность временного ряда динамики численности для данного местообитания оценивали по запасу устойчивости, вычисляемому по значениям коэффициентов  $a_1, \dots, a_k$  модели (2) для этого местообитания. Чем больше значение запаса по устойчивости, тем выше устойчивость ряда динамики.

Расчеты выполняли для всех временных рядов численностей всех популяций насекомых во всех местообитаниях.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В табл. 4 приведены средние многолетние плотности (особей на дерево) популяций всех изученных видов, стандартные отклонения от средних значений, максимальные значения плотностей в различных местообитаниях. Как видно из табл. 4, суммарная плотность популяций изученных видов филофагов во всех местообитаниях в течение всего времени исследований была низкой и не превышала 13.51 особей на дерево.

Тем не менее такая низкая плотность филофагов наблюдалась не всегда, и еще до начала учетов в 1976–1978 гг. на территории Краснотуранского бора происходила вспышка массового размножения сосновой пяденицы, в ходе кото-

**Таблица 4.** Средние многолетние плотности (особей на дерево) популяций всех изученных видов, стандартные отклонения от средних значений, максимальные значения плотностей в различных местообитаниях

Местообитание	Параметры, насекомых в расчете на одно дерево	Сосновая пяденица	Серая углокрылая пяденица	Сосновый зеленый пилильщик	Бледноногий сосновый пилильщик	Сосновый шелкопряд
Вершина сопки	Средняя плотность	0.72	0.09	0.14	0.10	0.16
	Стандартное отклонение	1.96	0.14	0.22	0.15	0.28
	Максимальная плотность	10.88	0.55	1.00	0.60	1.30
Плакор	Средняя плотность	0.68	0.05	0.13	0.06	0.15
	Стандартное отклонение	1.28	0.07	0.23	0.11	0.27
	Максимальная плотность	5.60	0.24	1.10	0.45	1.20
Озеро	Средняя плотность	0.18	0.19	0.30	0.15	0.09
	Стандартное отклонение	0.31	0.38	0.59	0.41	0.13
	Максимальная плотность	1.56	2.05	2.68	2.25	0.65
Терраса	Средняя плотность	0.11	0.17	0.14	0.04	0.38
	Стандартное отклонение	0.18	0.30	0.31	0.06	0.77
	Максимальная плотность	0.76	1.56	1.36	0.24	3.08
Дюна	Средняя плотность	1.46	0.16	0.20	0.05	0.33
	Стандартное отклонение	3.39	0.25	0.25	0.08	0.64
	Максимальная плотность	13.51	1.32	0.92	0.40	2.96

рой были повреждены значительные массивы сосны обыкновенной (Пальникова и др., 2002).

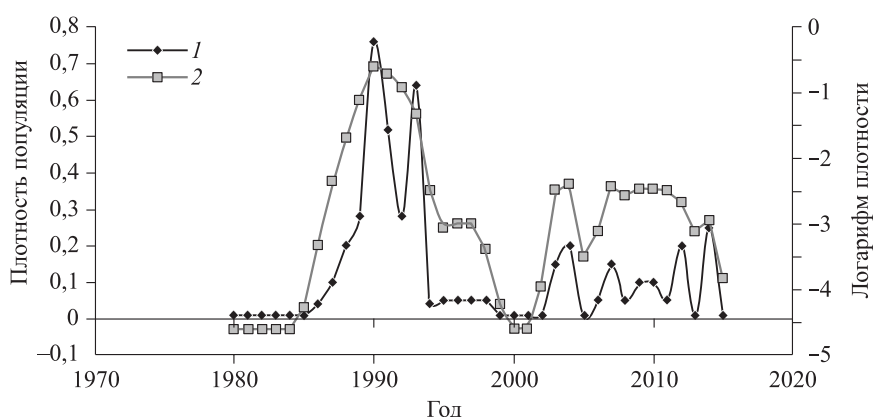
Анализ временных рядов динамики численности изученных лесных насекомых показал, что все изученные ряды можно рассматривать как стационарные. На рис. 3 (кривая 1) приведена типичная кривая временной численности популяции сосновой пяденицы в местообитании Терраса.

После «ремонта», перехода к логарифмической шкале и фильтрации кривая 1 на рис. 3 трансформируется в кривую 2. Все изученные ряды можно характеризовать как стационарные во времени. Стационарность временных рядов динамики численности позволяет рассмотреть AR-модели динамики оценить их характери-

сти. Для оценки порядка авторегрессии вычисляли парциальные автокорреляционные функции трансформированных рядов.

На рис. 4 приведена парциальная автокорреляционная функция (ПАКФ) кривой 2 на рис. 3. Как видно из рис. 4, порядок авторегрессии равен 2, т. е. регуляция временного ряда характеризуется существованием двух обратных связей с характерными временами 1 и 2 года. Для заданного значения  $k = 2$  по значениям трансформированного ряда численности вычислялись коэффициенты регрессионного уравнения.

В табл. 5 приведены значения коэффициентов и достоверность этих значений для сосновой пяденицы в местообитании Терраса. AR-модель характеризуется положительной обратной свя-



**Рис. 3.** Ряды натуральных (1) и трансформированных (2) данных численности сосновой пяденицы в местообитании Терраса.

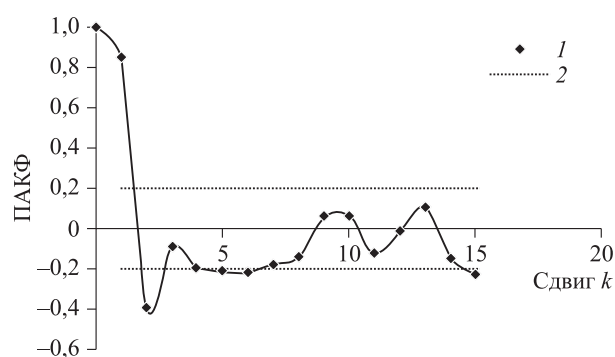


Рис. 4. Парциальная автокорреляционная функция (ПАКФ) трансформированного ряда динамики численности сосновой пяденицы в местообитании Терраса.

Таблица 5. Коэффициенты AR-уравнения (2) и достоверность значений этих коэффициентов для сосновой пяденицы в местообитании Терраса

Переменные	Коэффициент	Стандартное отклонение	t-критерий	p
$a_0$	-0.565	0.235	-2.406	0.022
$y(i-2)$	-0.530	0.155	-3.427	0.002
$y(i-1)$	1.339	0.159	8.410	0.000
$adjR^2$	0.820			0.000
F-критерий	74.400			
$\eta$	0.08			

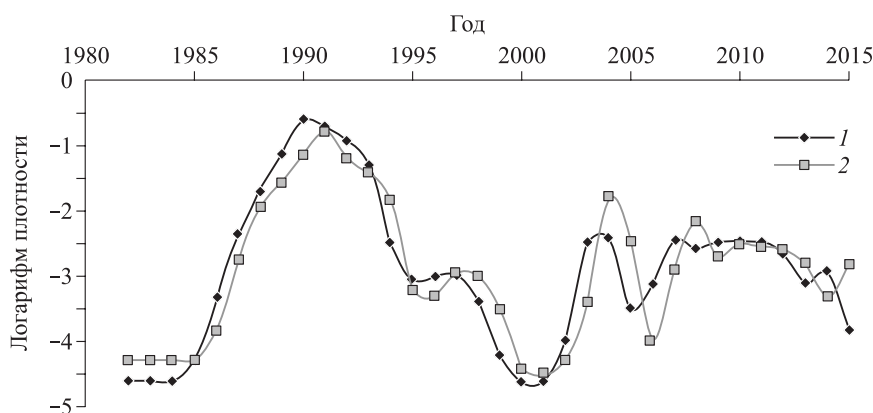


Рис. 5. Трансформированный (1) и модельный (2) ряды динамики численности сосновой пяденицы в местообитании Терраса.

зью между значениями  $y(i)$  и  $y(i-1)$  (коэффициент  $a(i-1) > 0$ ) и отрицательной обратной связью между значениями  $y(i)$  и  $y(i-2)$  (коэффициент  $a(i-2) < 0$ ).

Как видно из табл. 5, все коэффициенты AR-модели значимы. Коэффициент детерминации  $R^2$  характеризует вклад систем обратной связи в дисперсию значений трансформированной плотности популяции. Значение  $(1 - R^2)$  характеризует вклад других факторов (например, погодных) в динамику численности популяции. На рис. 5 показаны соответствия между трансформированным и модельным рядами динамики численности сосновой пяденицы в местообитании Терраса.

Для оценки синхронности трансформированного и модельного рядов динамики численности сосновой пяденицы вычисляли кросскорреляционную функцию (ККФ) между этими рядами (рис. 6).

Как видно из рис. 6, максимум CCF достигается при сдвиге  $k = 0$ , что указывает на синхронность этих рядов. Подобная процедура выполнялось для всех 25 изученных временных рядов

(по пять временных рядов в каждом из пяти местообитаний). Анализ показал, что для трех видов (пядениц сосновой и серой углокрылой, соснового шелкопряда) динамика численности характеризуется наличием одной статистически значимой положительной и одной статистически значимой отрицательной обратными связями. При этом характер регуляторных связей не изменяется на расстоянии около 4 км между пробными площадями (см. табл. 1). Положительную

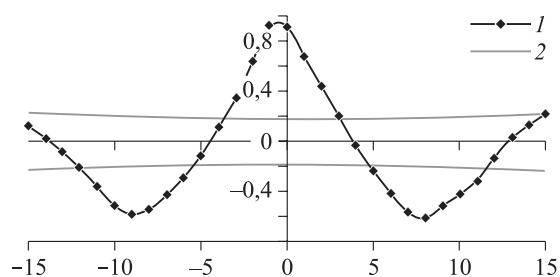


Рис. 6. Кросскорреляционная функция (ККФ) рядов трансформированных натуральных данных и рядов модельных данных сосновой пяденицы в местообитании Терраса.

1 – ККФ; 2 – стандартные ошибки ККФ.



**Таблица 6.** Средние  $\langle \eta_s \rangle$  по всем местообитаниям значения запасов по устойчивости для отдельных видов и средние значения  $\langle \eta_m \rangle$  по всем видам в отдельных местообитаниях

Вид	Среднее значение $\langle \eta_s \rangle$ запаса по устойчивости для вида	Местообитание	Среднее значение $\langle \eta_m \rangle$ запаса по устойчивости в местообитании
Сосновая пяденица	0.13	Вершина сопки	0.38
Серая углокрылая пяденица	0.12	Плакор	0.21
Сосновый зеленый пилильщик	0.40	Озеро	0.20
Бледноногий сосновый пилильщик	0.46	Терраса	0.28
Сосновый шелкопряд	0.12	Дюна	0.16

обратную связь можно описать как влияние родительского поколения на текущую плотность, отрицательная обратная связь с запаздыванием в 2 года может отражать влияние паразитов на популяцию. Для соснового зеленого пилильщика в четырех из пяти местообитаний авто-регрессия характеризуется наличием одной положительной (с запаздыванием в 1 год) и одной отрицательной (с запаздыванием в 2 года) обратной связи, точно так же, как и для пядениц сосновой и серой углокрылой, соснового шелкопряда. Однако для одного местообитания (Вершина сопки) AR-модель характеризуется наличием четырех обратных связей с запаздыванием от 1 до 4 лет. Наиболее неоднородная ситуация характерна для бледноногого соснового пилильщика, для которого в местообитании Дюна AR-модель характеризуется наличием двух обратных связей (положительной и отрицательной), в двух местообитаниях (Плакор и Терраса) в AR-модели включены две положительные и одна отрицательная обратная связь, наконец для местообитаний Вершина сопки и Озеро в AR-модели – две отрицательных и две положительных обратные связи.

В моделях сосновой пяденицы вклад авто-регрессионных компонентов в дисперсию данных о плотности популяции колеблется от 82 до 94 %, в моделях пяденицы серой углокрылой вклад изменяется от 80 до 90 %. Практически одинаковый вклад AR-модели в динамику численности (от 85 до 90 %) наблюдается для популяций соснового шелкопряда в разных местообитаниях. Для бледноногого соснового пилильщика вклад AR-компонентов в динамику численности колеблется от 75 до 82 %. Наименьшим (от 61.5 до 71.5 %) является вклад авторегрессионных компонентов в модели соснового зеленого пилильщика.

С точки зрения теории автоматического управления, поддержание стабильного состояния любой системы (в том числе и системы насеко-

мых в лесу) связано с влиянием обратных связей (Дорф, Бишоп, 2004). При наличии сильных и быстрых отрицательных обратных связей система быстро возвращается в норму после воздействия. Напротив, сильные и быстрые положительные обратные связи ведут к сильным отклонениям от нормы. При наличии как отрицательных, так и положительных обратных связей, как это характерно для насекомых в Красно-туранском 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  $\eta$  (Гайдук и др., 2023). Запас по устойчивости вычисляется по значениям коэффициентов AR-модели, характеризующих как положительные, так и отрицательные обратные связи.

В табл. 6 приведены средние по всем местообитаниям значения запасов по устойчивости  $h$  для отдельных видов и средние значения по всем видам в отдельных местообитаниях

Как следует из табл. 6, наиболее устойчивыми оказываются пилильщики: сосновый зеленый и бледноногий сосновый. Для трех видов чешуекрылых – пядениц сосновой и серой углокрылой, соснового шелкопряда – запас по устойчивости в 2–3 раза меньше, что указывает на большие риски колебаний плотностей этих видов и возможности возникновения вспышек их массового размножения. При анализе среднего запаса по устойчивости для видов в отдельных местообитаниях наименее устойчивым оказывается местообитание Дюна, а наиболее устойчивым – местообитание Вершина сопки.

Чем больше запас по устойчивости системы, тем меньше вероятность «выбросов» ее характеристик – подъемов и спадов численности в ходе массового размножения насекомых (рис. 7).

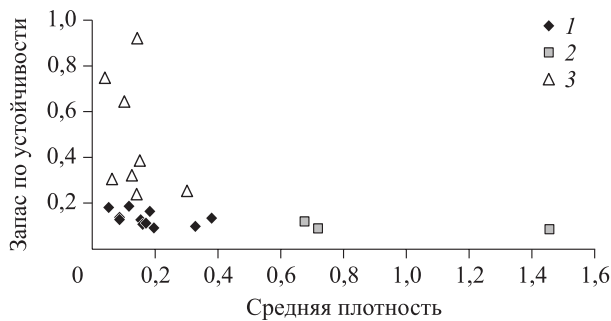


Рис. 7. Связи между средним многолетним значением плотности популяции и запасом  $h$  по устойчивости.

1 – пяденицы сосновая и серая углокрылая, сосновый шелкопряд в местообитаниях Озеро и Терраса; 2 – сосновая пяденица в местообитаниях Вершина сопки, Плакор и Дюна; 3 – пилильщики сосновый зеленый и бледноногий сосновый).

Как видно из рис. 7, для сосновой пяденицы – вида, дающего вспышки массового размножения в местообитаниях Вершина сопки, Плакор и Дюна на территории Краснотуранского бора, при средних многолетних значениях плотности популяций в стабильно-разреженных состояниях (не больше 0.6 гусеницы на дерево) запас по устойчивости популяций мал ( $\eta < 0.12$ ), тогда как для видов пилильщиков соснового зеленого и бледноногососнового, характеризующихся лишь подъемами численности, при малых средних многолетних значениях плотности запас по устойчивости достаточно велик ( $\eta > 0.2$ ). Для «промежуточных» видов (пяденицы серой углокрылой, соснового шелкопряда) и для сосновой пяденицы в местообитаниях Озеро и Терраса, где вспышки массового размножения не наблюдались, при низких плотностях популяций малы и значения запаса по устойчивости.

Таким образом, даже в период между вспышками с относительно малой плотностью популяции, по показателям запаса по устойчивости можно в плоскости  $\{<N>, \eta\}$  выделить три кластера с разными характеристиками динамики численности и регуляторными свойствами популяций, определяющих запас по устойчивости, и выявить виды и местообитания, где возможны вспышки массового размножения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Долгосрочные исследования динамики численности насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору на постоянных пробных площадях в течение почти 40 лет позволили выявить изменения, происходившие во многих поколениях насекомых и особенности их многолетней пространственно-временной динамики, что было бы

невозможно при краткосрочных наблюдениях. При использовании многолетних данных были вычислены коэффициенты авторегрессионных моделей динамики численности всех изученных видов насекомых-филлофагов во всех местообитаниях и даны оценки достоверности коэффициентов этих уравнений. Показано, что для большинства популяций в разных местообитаниях регуляторные связи внутри популяции характеризуются наличием одной положительной связи с запаздыванием в 1 год и одной отрицательной обратной связи с запаздыванием в 2 года. Однако для таких видов, как сосновый зеленый пилильщик и бледноногий сосновый пилильщик, характерное время запаздывания обратных связей достигает 4 лет. При наличии обратных связей разных знаков (положительных и отрицательных) трудно оценить устойчивость динамики популяции. Для такой оценки рассмотрен такой показатель, как запас по устойчивости, позволяющий количественно оценить возможность выброса за зону устойчивости системы. Расчеты запаса по устойчивости для разных видов насекомых в различных местообитаниях показали, что устойчивость для таких видов, как сосновый зеленый пилильщик и бледноногий сосновый пилильщик, превосходит устойчивость прочих анализировавшихся видов. Минимальный запас по устойчивости характерен для популяций сосновой пяденицы в местообитаниях, где перед началом учетов наблюдалась вспышка массового размножения этого вида.

*Работа выполнена в рамках базового проекта ИЛ СО РАН FWES-2024-0029 «Болезни и вредители основных лесобразующих пород и экономически значимых сельскохозяйственных растений России в условиях глобальных изменений окружающей среды» (2024–2026 гг.). Регистрационный номер НИОКТР 124012900560-0.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир, 1976. 755 с.
- Бокс Д., 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 с решениями в MATLAB: учеб. пособие. 7-е изд., стер. СПб.: Лань, 2023. 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., Бишон Р. Х. Современные системы управления. М.: Лаб. базовых знаний, 2004. 832 с.

- Кендалл М. Д., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.
- Ким Д. П. Теория автоматического управления. Т. 1. М.: Физматлит, 2007. 312 с.
- Киреев Д. М. Методы изучения лесов по аэроснимкам. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 213 с.
- Марпл мл. С. Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Пальникова Е. Н. Экология и лесохозяйственное значение сосновой пяденицы в лесостепных борах Средней Сибири: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. 207 с.
- Пальникова Е. Н. Сосновая пяденица в лесостепных борах Сибири (экология, динамика численности, влияние на насаждения): дис. ... д-ра с.-х. наук: 03.00.16. Красноярск: СибГТУ, 2000. 369 с.
- Пальникова Е. Н., Сви́дерская И. В., Суховольский В. Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 252 с.
- Поллард Д. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Суховольский В. Г. Исследование взаимодействия дерева с насекомыми на основе анализа диэлектрических свойств тканей хвойных: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. 179 с.
- Суховольский В. Г. Моделирование роста деревьев и взаимодействия лесных насекомых с древесными растениями: оптимизационный подход: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.02. Красноярск: Ин-т биофиз. СО РАН, 1996. 31 с.
- Тарасова О. В. Ландшафтно-экологическая специфика вредной лесной энтомофауны Минусинских ленточных боров // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 18–34.
- Тарасова О. В. Ландшафтно-экологический анализ комплекса хвоегрызущих насекомых ленточных боров Средней Сибири: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1983. 156 с.
- Тарасова О. В. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: особенности структуры энтомокомплексов, динамики численности популяций и взаимодействия с кормовыми растениями: дис. ... д-ра с.-х. наук: 03.00.16. Красноярск: СибГТУ, 2004. 360 с.
- Тарасова О. В., Суховольский В. Г., Солдатов В. В. Памяти Елены Николаевны Пальниковой (1954–2018) // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XI чтения памяти О. А. Катаева: Материалы Всерос. конф. с междунар. участ., Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 43–44.
- Тарасова О. В., Солдатов В. В., Ковалев А. В., Суховольский В. Г. Елена Николаевна Пальникова (12.03.1954 – 26.11.2018) // Сиб. лесн. журн. 2024. № 3. 4 с. (сетевое изд.).
- Хемминг Р. В. Цифровые фильтры. М.: Недра, 1987. 221 с.
- Vaars M. A., Van Dijk T. S. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland 1. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal // J. Animal Ecol. 1984. V. 53. N. 2. P. 375–388.
- Baltensweiler W. *Zeiraphera griceana* Hubner (Lepidoptera, Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles // Can. Entomol. 1964. V. 96. N. 5. P. 792–800.
- Bascompte J., Sole R. V. Spatiotemporal patterns in nature // Trends Ecol. Evol. 1998. V. 13. Iss. 5. P. 173–174.
- Bentz B. J., Regniere J., Fettig C. J., Hansen E. M., Hayes J. L., Hicke J. A., Kelsey R. G., Negro'n J. F., Seybold S. J. Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada: direct and indirect effects // Bioscience. 2010. V. 60. Iss. P. 602–613.
- Bentz B., Vandygriff J., Jensen C., Coleman T., Maloney P., Smith S., Grady A., Schen-Langenheim G. Mountain pine beetle voltinism and life history characteristics across latitudinal and elevational gradients in the western United States // For. Sci. 2014. V. 60. Iss. 3. P. 434–449.
- Bjørnstad O. N., Bascompte J. Synchrony and second-order spatial correlation in host-parasitoid system // J. Animal Ecol. 2002. V. 70. Iss. 6. P. 924–933.
- Bjørnstad O. N., Ims R. A., Lambin X. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. Iss. 11. P. 427–432.
- 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 // Appl. Geogr. 2013. V. 40. P. 161–170.
- Buonaccorsi J. P., Elkinton J. S., Evans S. R., Liebhold A. Measuring and testing for spatial synchrony // Ecology. 2001. V. 82. Iss. 6. P. 1668–1679.
- Chapman T. B., Veblen T. T., Schoennagel T. Spatiotemporal patterns of mountain pine beetle activity in the southern Rocky Mountains // Ecology. 2012. V. 93. Iss. 10. P. 2175–2185.
- 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 // Popul. Ecol. 2011. V. 53. N. 3. P. 429–439.
- Curran L. M., Webb C. O. Experimental test of the spatiotemporal scale of seeds predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae // Ecol. Monogr. 2000. V. 70. Iss. 1. P. 129–148.
- Elton C., Nicholson M. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada // J. Animal Ecol. 1942. V. 11. N. 2. P. 215–244.
- Foster J. R., Townsend P. A., Mladenoff D. J. Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics // Landscape Ecol. 2013. V. 28. N. 7. P. 1307–1320.
- Hanski I., Woiwood I. P. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations // J. Animal Ecol. 1993. V. 62. N. 4. P. 656–668.
- Hart S. J., Veblen T. T., Eisenhart K. S., Jarvis D., Kulakowski D. Drought induces spruce beetle (*Dendroctonus rufipennis*) outbreaks across northwestern Colorado // Ecology. 2014. V. 95. Iss. 4. P. 930–939.
- Haydon D., Steen H. The effect of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis // Proc. Royal Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. 1997. V. 264. N. 1386. P. 1375–1381.
- Haynes K. J., Liebhold A. M., Johnson D. M. Elevational gradient in the cyclicity of a forest-defoliating insect // Popul. Ecol. 2012. V. 54. N. 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 // *Ann. Zool. Fenn.* 1985. V. 22. N. 3. P. 221–229.
- Herrero A., Zamora R., Castro J., Hodar J. A. Limits of pine forest distribution at the treeline: herbivory matters // *Plant Ecol.* 2012. V. 213. N. 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 // *Ecol. Model.* 2011. V. 222. N. 7. P. 1293–1302.
- Liebholt A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? // *Popul. Ecol.* 2000. V. 42. Iss. 3. P. 205–209.
- Liebholt A., Koenig W., Bjornstad O. N. Spatial synchrony in population dynamics // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2004. V. 35. Iss. 1. P. 467–490.
- Maron J. L., Harrison S. Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system // *Science.* 1997. V. 278. Iss. 5343. P. 1619–1621.
- Miller W. E., Epstein M. E. Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidoptera) // *Environ. Entomol.* 1986. V. 15. Iss. 3. P. 443–447.
- Moran P. A. P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // *Austral. J. Zool.* 1953. V. 1. Iss. 3. P. 291–298.
- Myers J. H. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect // *Ecology.* 1998. V. 79. N. 3. P. 1111–1117.
- Peltonen V., Liebhold A., Bjornstad O. N., Williams D. W. Spatial synchrony in forest insect outbreaks: roles of regional stochasticity and dispersal // *Ecology.* 2002. V. 83. Iss. 11. P. 3120–3129.
- Peterson R. O., Page R. E. The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986 // *J. Mammalogy.* 1988. V. 69. N. 1. P. 89–99.
- Peterson R. O., Thomas N. J., Thurber J. M., Vucetich J. A., Waite T. A. Population limitation and the wolves of Isle Royale // *J. Mammalogy.* 1998. V. 79. N. 3. P. 487–481.
- Pollard E. Population ecology and change in range of the white admiral butterfly *Ladoga Camilla* L. in England // *Ecol. Entomol.* 1979. V. 4. Iss. 1. P. 61–74.
- 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. Iss. 6. P. 501–517.
- Ranta E., Kaitala V., Lundberg P. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous populations // *Oikos.* 1998. V. 83. N. 2. P. 376–382.
- Schowalter T. D. Insect responses to major landscape-level disturbance // *Ann. Rev. Entomol.* 2012. V. 57. Iss. 1. P. 1–20.
- Schwerdtfeger F. Untersuchungen über den Bestand von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.), Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) und Kiefernswarmer (*Hyloicus pinastri* L.) // *Zeitschrift für angew. Entomol.* 1952. Bd. 34. N. 2. S. 216–283.
- Schwerdtfeger F. *Ökologie der Tiere. 2. Demökologie.* Hamburg, Berlin: Verl. Paul Parey, 1968. 448 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. Appl. Ecol.* 2016. V. 53. Iss. 2. P. 530–540.
- Senf C., Campbell E. M., Pflugmacher D., Wulder M. A., Hostert P. A multi-scale analysis of western spruce budworm outbreak dynamics // *Landscape Ecol.* 2017. V. 32. Iss. 3. P. 501–514.
- Sherriff R. L., Berg E. E., Miller A. E. Climate variability and spruce beetle (*Dendroctonus rufipennis*) outbreaks in south-central and southwest Alaska // *Ecology.* 2011. V. 92. Iss. 7. P. 1459–1470.
- 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. N. 2. P. 235–241.
- Van Rossum F., Triest L. Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments // *Plant Ecol. Evol.* 2012. V. 145. N. 3. P. 332–340.
- Volney W. J. A., Fleming R. A. Climate change and impacts of boreal forest insects // *Agr. Ecosyst. Environ.* 2000. V. 82. Iss. 1–3. P. 283–294.
- Williams D. W., Liebhold A. Influence of weather on synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) outbreaks in New England // *Environ. Entomol.* 1995. V. 24. P. 987–995.
- Wolves & moose of Isle Royale. 2024. <https://isleroyalewolf.org/>

## LONG-TERM DYNAMICS OF FOREST INSECT POPULATIONS IN KRASNOTURANSKIY PINE FOREST

V. G. Soukhovolsky<sup>1</sup>, O. V. Tarasova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,  
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

<sup>2</sup> Siberian Federal University  
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

---

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, olvitarasova2010@yandex.ru

The experience of a long-term study of the population dynamics of phyllophagous insects in Krasnoturansky pine forest (the southern part of Krasnoyarsk Krai) is discussed in the paper. Over the course of 40 years (1978–2016), regular counts of the abundance of five species of phyllophages were carried out in five landscape structures. Based on the data obtained, models of population dynamics of these species were proposed. The models were based on the idea of the existence of positive and negative feedbacks in populations. This approach made it possible to ignore the impact of parasites on insects. For calculations, an autoregressive (AR) model was proposed, according to which the current density linearly depends on the densities of previous years. The model coefficients were calculated using data from long-term surveys. It has been shown that most populations are characterized by the influence of the density of the past season on the current density in the form of a positive feedback and the influence on the current density of the density of the previous season in the form of a negative feedback. The characteristics of the stability of population dynamics of individual species in various habitats are considered. Stability margin indicators, widely used in control theory, were used as stability characteristics. It has been shown that the margin of resistance for sawflies (Tenthredinidae Latreille) is slightly greater than for other groups of species, which is consistent with the smaller dispersion of the population sizes of these species during long-term censuses. The use of AR models and characteristics of the stock of stability made it possible to classify landscape structures on the territory of the Krasnoturansky forest according to the risks of outbreaks of mass reproduction in these landscapes.

**Keywords:** forest insects – phyllophages, population counts, long-term dynamics, models, autoregression, stability margin.

**How to cite:** Soukhovolsky V. G., Tarasova O. V. Long-term dynamics of forest insect populations in Krasnoturanskiy pine forest // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 3. P. 110–122 (in Russian with English abstract and references).