

УДК 574.34+630\*4+571.513

## ИСТОРИЯ МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА В ВОСТОЧНЫХ ПРЕДГОРЬЯХ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ: ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕКОНСТРУКЦИЯ

Д. А. Демидко<sup>1,2</sup>, А. А. Ефременко<sup>1</sup>, Ю. Н. Баранчиков<sup>1</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 государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева 660037, Красноярск, проспект имени газеты «Красноярский рабочий», 31

E-mail: sawer\_beetle@mail.ru, efremenko2@mail.ru, baranchikov\_yuri@yahoo.com

Поступила в редакцию 10.11.2022 г.

Реконструирована история массовых размножений сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908) в лиственничниках лесостепи восточных предгорий Кузнецкого Алатау (запад Чулымо-Енисейской котловины, юг Восточной Сибири, Республика Хакасия). Вспышки массового размножения этого вида неоднократно охватывали леса от Урала до Дальнего Востока на площади более 1 млн га. Однако имеется недостаток продолжительных рядов наблюдений за изменениями численности популяций сибирского шелкопряда. Данные об истории нанесенной им дефолиации позволяют хотя бы частично восполнить этот пробел. Для реконструкции нами был изучен радиальный прирост в шести лиственничных древостоях, в прошлом подвергавшихся массовым размножениям сибирского шелкопряда. С помощью алгоритма Outbreak в рядах радиального прироста обнаружены специфические признаки (резкие, глубокие и продолжительные спады прироста), указывающие на дефолиацию в прошлом. Всего в 1740–2017 гг. был обнаружен 31 такой период. Исследование частотных характеристик хронологии дефолиации показало, что после завершения Малого Ледникового периода интервал между дефолиациями постепенно снижался с 10–11 в конце XIX в. до 7 лет в 1930-х годах. С 1940-х годов этот интервал уменьшился до 4–6 лет, что мы связываем с антропогенным воздействием (массированные рубки и, видимо, участвовавшие низовые пожары). Следствием этого стали фрагментация древостоев и периодическое уничтожение пожарами зимующих энтомофагов. В результате частота появления очагов сибирского шелкопряда в районе исследований возросла или за счет выхода его из-под контроля энтомофагов, или в результате образования системы существующих в разное время миграционных очагов в фрагментированных древостоях.

**Ключевые слова:** *Dendrolimus sibiricus*, лиственница сибирская, дефолиация, дендрохронология, Республика Хакасия.

DOI: 10.15372/SJFS20230109

### ВВЕДЕНИЕ

Сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (= *superans* Butler, 1877)) (Lepidoptera, Lasiocampidae) – один из наиболее экономически значимых филлофагов на территории России. Для него характерны эруптивные массовые размножения, то есть, способность временно уходить из-под контроля лимитирующих факторов и резко наращивать плотности по-

пуляции (Исаев и др., 2001). Высокая амплитуда колебаний численности его популяций приводит к периодическому возникновению очагов массового размножения на площадях до нескольких миллионов гектаров на пространстве от Урала и Рудного Алтая до Якутии и Сахалина (Кондаков, 1974, 2002).

Для исследований динамики численности сибирского шелкопряда необходимы продолжительные временные ряды наблюдений. Одна-

ко в настоящее время их длина равна 24 годам для Дальнего Востока и 17 – для Красноярского края (Суховольский и др., 2020). Учитывая, что средняя продолжительность градационного цикла сибирского шелкопряда составляет 14 лет (южная тайга Красноярского края) (Кондаков, 1974), такая длина рядов наблюдений явно недостаточна.

Для решения некоторых задач, связанных с анализом динамики популяций лесных филлофагов, достаточным приближением может служить временной ряд датировок наносимых ими повреждений. По крайней мере, этот подход дает материалы для изучения продолжительности их градаций (Кондаков, 1974) и связи массовых размножений с абиотическими факторами (Пальникова и др., 2002; Demidko et al., 2022).

В отличие от непосредственных данных о плотности популяций, история повреждений может быть восстановлена ретроспективно с помощью дендрохронологических методов. Так были датированы массовые размножения ряда филлофагов на весьма протяженных (в некоторых случаях более 1000 лет) временных отрезках: *Zeiraphera griseana* (Hübner, 1799) (= *diniana* Guenée, 1845) (Büntgen et al., 2009), *Choristoneura fumiferana* (Clemens, 1865) (Boulanger et al., 2012), *Ch. freemani* Razowski, 2008 (= *occidentalis* Freeman, 1967) (Swetnam, Lynch, 1993; Alfaro et al., 2018) и *Coloradia pandora* C. A. Blake, 1863 (Clark et al., 2017). Аналогичные реконструкции для сибирского шелкопряда (Кондаков, 1965; Костякова и др., 2021; Kostyakova et al., 2021) были вполне успешны, но использованные методы подразумевали применение метеоданных, что обусловило их небольшую (десятки лет) протяженность.

Наилучшим объектом для таких исследований стала лиственница (*Larix* Mill.). Поскольку ее хвоя восстанавливается ежегодно, она сравнительно легко переносит дефолиацию, и массивы лесов с преобладанием этой породы могут повреждаться неоднократно (Плешанов, 1982). Одним из регионов, где сибирский шелкопряд дает периодические массовые размножения в лиственничниках, является север Республики Хакасия (Галкин, 1960).

Данная работа посвящена попытке реконструкции истории массовых размножений сибирского шелкопряда в лиственничных лесах предгорий Кузнецкого Алатау (Северная Хакасия) методами дендрохронологии. Построение временного ряда вспышек массового размно-

жения в этом регионе представляется перспективным для уточнения особенностей динамики численности этого вида и влияния на неё внешних факторов.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Регион исследования.** Работа выполнена в лиственничниках восточных предгорий Кузнецкого Алатау на западе Чулымо-Енисейской котловины (рис. 1, а). Рельеф холмисто-рядовой, абсолютные высоты до 600–700 (на вершинах кряжей) м над ур. м. Центр котловины занят степями, периферия – лесостепью. Основные древесные виды – лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) и березы (*Betula* spp.) (Лиханов, Хаустова, 1964). Сумма температур за период с температурой выше 10 °С – 1550–1875 °С, продолжительность этого периода – 100–110 дней, осадков не более 450 мм/год (Лиханов, Хаустова, 1964). Такие характеристики климата оптимальны для развития вспышек массового размножения сибирского шелкопряда (Рожков, 1965; Кондаков, 2002), очаги которого возникают на границе леса с открытыми биотопами, по шлейфам и в нижних частях склонов (Галкин, 1960).

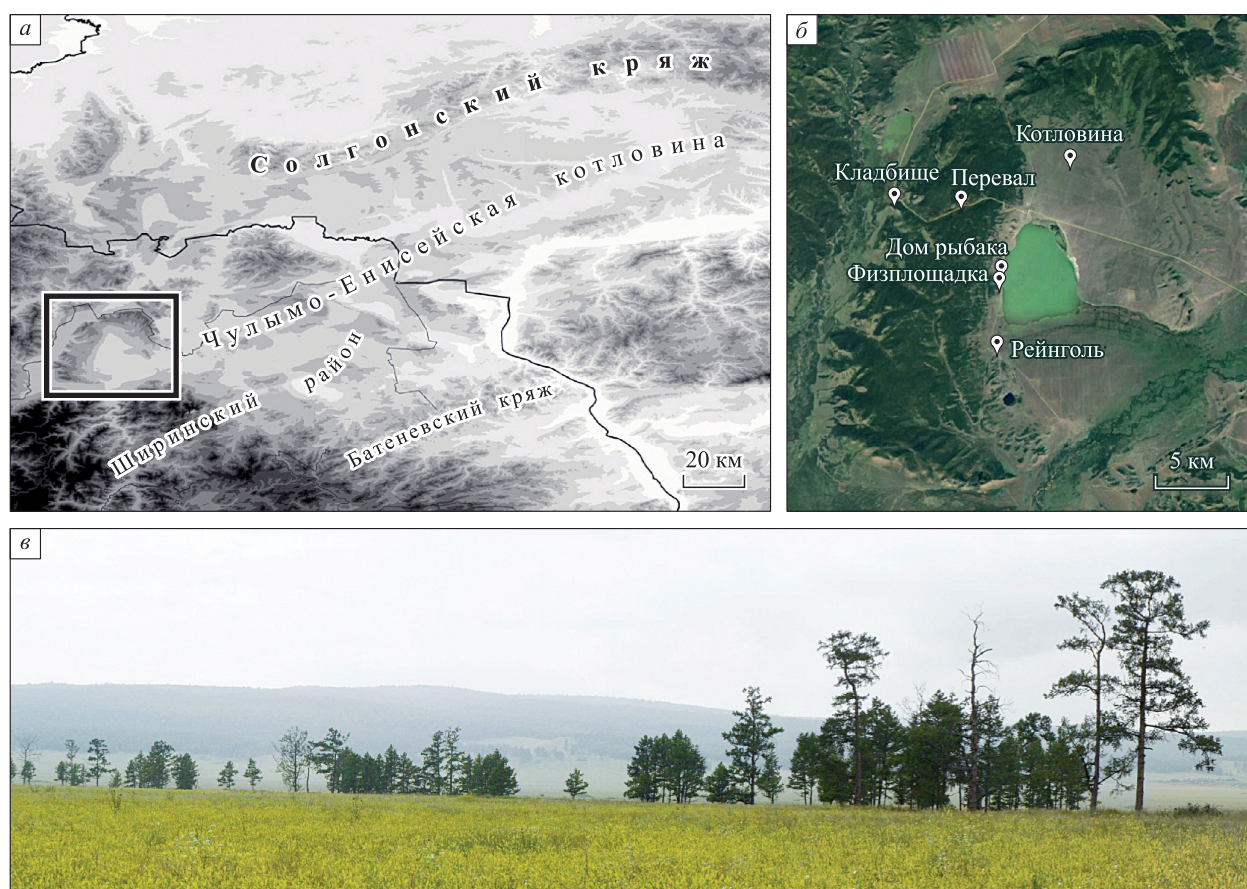
**Отбор образцов, измерение прироста и первичная обработка данных.** Исследованные древостои находятся в окрестностях Черного Озера (54.66° с. ш., 89.44° в. д., Ширинский район Республики Хакасия) (рис. 1, б, табл. 1).

Это низкополнотные лиственничники или редины, разновозрастные, с перестойным старшим поколением (рис. 1, в), с нагаром на стволах. Для трех из них (Физплощадка, Дом рыбака, Рейнголь) ранее была известна дефолиация сибирским шелкопрядом, но не непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758)) (данные многолетних наблюдений на стационаре Черное Озеро).

В каждом древостое выбирали наиболее старые деревья, без обширной гнили, сильных механических повреждений ствола, сильного наклона (Methods..., 1990). На высоте 0.5–2.0 м отбирали один-два керны, в древостое Перевал взяли также спилы с трех пней. Высушенные керны монтировали на подложки и шлифовали, спилы также шлифовали.

Ширину годовичных колец (ШГК) измеряли на комплексе LinTab (Rinntech, Германия). Древесно-кольцевые ряды перекрестно датировали в программе CDendro (Cybis, Швеция) для поиска пропущенных колец и отбраковки нетипичных





**Рис. 1.** Район и объекты исследований.

*а* – положение района в Чулымо-Енисейской котловине; *б* – местоположение исследованных древостоев; *в* – пример исследованного древостоя (котловина).

рядов. Индивидуальные ряды усредняли для каждого дерева.

В пакете *dplR* 1.7.2 (Bunn, 2008) рассчитывали древесно-кольцевые статистики, характеризующие интенсивность роста (средняя ширина годовичного кольца), пригодность для реконструкций (чувствительность) и согласованность хода прироста (эффективная корреляция, SNR

(signal-to-noise ratio), EPS (expressed population signal)). Обобщенную хронологию строили используя робастную среднюю и удаляли из нее тренд сглаженным сплайном (Methods..., 1990; Bunn, 2008). Между хронологиями древостоев рассчитывали коэффициент корреляции Пирсона. Исследовали интервалы, в которых число деревьев было не менее 7, а EPS не менее 0.85.

**Таблица 1.** Характеристика древостоев, в которых был отобран материал для дендрохронологического исследования

Местоположение древостоя	Координаты, °с. ш., °в. д.	Краткая характеристика древостоя
Кладбище	54.6876, 89.2852	Лиственнично-березовый древостой внизу крутого северо-западного склона с единичными старыми деревьями лиственницы
Котловина	54.7144, 89.4707	Низкополотный лиственничник в котловине вдоль временного водотока
Дом рыбака	54.6444, 89.3998	Лиственнично-березовый пройденный рубкой древостой внизу восточного склона с единичными старыми деревьями лиственницы
Физплощадка	54.6420, 89.3938	Низкополотный лиственничник на шлейфе восточного склона
Перевал	54.6867, 89.3547	Единичные старые деревья и пни лиственницы среди культур сосны ( <i>Pinus L.</i> ) (около 40 лет) в нижней части западного склона
Рейнголь	54.5996, 89.3972	Лиственничная редина на гребне низкой гряды, приподнятой над шлейфом восточного склона

**Реконструкция истории дефолиации.**

Предварительно из древесно-кольцевых рядов удалили тренд кубическим сплайном (Bunn, 2008). Для поиска следов дефолиации использовали алгоритм Outbreak (Swetnam et al., 1995), модифицированный для работы без сопоставления с неповреждаемым видом деревьев (Speer et al., 2001). Он ищет в древесно-кольцевых рядах деревьев кормовой породы специфические сигнатуры – резкие, глубокие и длинные спады прироста, соответствующие следующим условиям:

$$\begin{aligned} RWI_i / RWI_{i-1} &< abrupt, \\ RWI_{i...i+n} &< \overline{RWI} - \text{std} \times \sigma, \\ n &\geq \text{length}, \end{aligned} \quad (1)$$

где  $RWI_i$  – индексированный прирост в первый год влияния дефолиации на радиальный прирост;  $\overline{RWI}$  и  $\sigma$  – среднее арифметическое и стандартное отклонение индексированного радиального прироста для данного древесно-кольцевого ряда;  $n$  – длительность спада прироста,  $abrupt$ ,  $std$  и  $length$  – значения параметров (рис. 2).

Если такие сигнатуры появлялись одновременно у многих деревьев, мы предполагали их причиной дефолиацию.

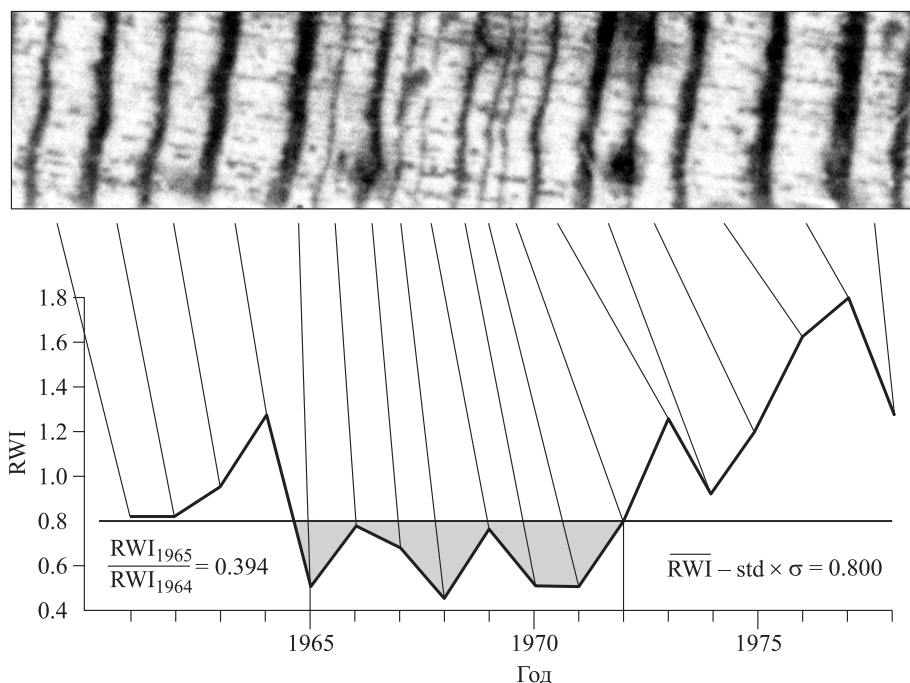
Ранее (Speer, 2001; Clark et al., 2017) значения  $abrupt$ ,  $std$  и  $length$  назначались произвольно

и были равны для всех древостоев. Мы подбирали для каждого древостоя несколько наборов их значений, оптимальных в том смысле, что их использование должно выявлять как можно больше деревьев с признаками дефолиации после известных вспышек массового размножения (Галкин, 1960, 1971; Баранчиков, Харитонченко, 1983; Яновский и др., 1998; Баранчиков и др., 2010; Ермолаев, 2014; Ermolaev, 2014).

Из этих наборов мы находили такой, который позволял легко разделять смежные дефолиации, и в дальнейшем использовали именно его.

Частотные характеристики вспышек массового размножения исследовали с помощью вейвлетов Морле (WaveletComp 1.1) (Roesch, Schmidbauer, 2018).

**Реконструкция влияния пожаров и погоды на радиальный прирост.** Серьезной проблемой стала необходимость отделять спады прироста, вызванные дефолиацией, от спадов, связанных с пожарами и погодными явлениями (Pohl et al., 2006). Из-за отсутствия пожарных подсушин мы использовали данные о пожарах, полученные с помощью дистанционного зондирования Земли (FIRMS, 2022) за 2001–2017 гг. Для этого периода исследовали изменения ШПК в попытке найти признаки, отличающие сигнатуры пожаров от сигнатур дефолиации. Данные



**Рис. 2.** Сигнатура дефолиации сибирским шелкопрядом.

Линии соединяют кольца с соответствующими им индексами (RWI). Вертикальными линиями и заливкой выделен период спада после потери хвои. Слева на графике приведен расчет спада прироста в первый год после дефолиации, справа – расчет порогового значения спада прироста.

о месячных суммах осадков ( $P$ ) и среднемесячных температурах ( $T$ ) получены (Специализированные массивы..., 2022) для метеостанции Минусинск ( $53.67^\circ$  с. ш.,  $91.67^\circ$  в. д., данные с 1936 г. по настоящее время). Для летних месяцев рассчитаны значения гидротермического коэффициента Селянинова (ГТК).

Перед моделированием ряды радиального прироста стандартизировали с помощью кубических сплайнов (50 % отсечение, 67 % длина волны), получая индексированные ряды радиального прироста для отдельных деревьев. Затем из них удаляли авторегрессионную компоненту и строили усредненный для древостоя ряд, используя робастную среднюю (Samarego et al., 2021).

Методической основой для построения моделей ширины годичного кольца служила агрегированная линейная модель Кука (Cook, 1985):

$$G = C + A + D_1 + D_2 + E, \quad (2)$$

где  $G$  – ширина годичного кольца;  $C$  – связанная с погодой изменчивость;  $A$  – возрастной тренд;  $D_1$  и  $D_2$  – изменчивость, внесённая эндогенными и экзогенными (в частности, дефолиация) возмущениями соответственно,  $E$  – случайная изменчивость. Поскольку возрастной тренд удалялся при стандартизации, а эндогенная изменчивость в конкретный момент времени затрагивала лишь небольшую часть деревьев, в отличие от экзогенной (Cook, 1985), мы принимали во внимание только  $C$  и  $D_2$ .

Предикторами при моделировании радиального прироста служили метеоданные за период с начала предыдущего года по сентябрь текущего (уравнения 3 и 4) и результаты реконструкции дефолиации (уравнение 4).

$$RWI = \sum_{k=1}^n a_k x_k + c, \quad (3)$$

$$RWI = \sum_{k=1}^n a_k x_k + \sum_{l=1}^m b_l d_l + c, \quad (4)$$

где  $x_{1...n}$  – характеризующие метеоусловия предикторы (соответствуют  $C$  в модели (2)),  $d_{1...m}$  – фиктивные переменные, указывающие на количество лет с момента дефолиации ( $D_2$  в модели (2)),  $c$  – свободный член,  $a_{1...n}$  и  $b_{1...m}$  – коэффициенты. Во избежание переобученности моделей наилучшие предикторы сначала выбирали с помощью процедуры случайного леса (пакет randomForest 4.6-14) (Liaw, Wiener, 2002), затем – используя критерий Акаике (пакет MASS 7.3-53) (Venables, Ripley, 2002).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Статистики древесно-кольцевых рядов и значения коэффициентов для Outbreak.** Статистики древостоев указывают на достаточную представительность выборки (табл. 2).

Эффективная корреляция ( $rbar_{eff}$ ), чувствительность ( $sens$ ), EPS и SNR имеют достаточно высокие значения (Methods..., 1990). Коэффициенты корреляции Пирсона между усреднёнными рядами радиального прироста древостоев статистически значимы при  $p = 0.001$ , но их значения сравнительно невелики (в среднем 0.447 при размахе 0.249–0.724). Оптимальные значения коэффициентов abrupt, std и length для алгоритма Outbreak приведены в табл. 3.

**Влияние пожаров и погодных условий на ширину годичного кольца.** Все пожары в рассмотренный период произошли с февраля по май, что типично для лесостепи Хакасии (Бабушкина и др., 2013) из-за недостатка зимних осадков, облегчающего возгорание весной.

Из семи зарегистрированных пожаров только для двух был зафиксирован типичный для пожаров начала вегетационного периода (Pearson et al., 1972; Seifert et al., 2017) спад ШГК в год воздействия (рис. 3).

Один из них совпал по времени с дефолиацией, и однозначно утверждать, с чем именно связано уменьшение ШГК, невозможно. Второй случай характеризуется нетипичным для дефо-

**Таблица 2.** Статистические характеристики древесно-кольцевых рядов для изученных древостоев

Местоположение древостоя	Число деревьев/рядов	Годы	Средний прирост, мм	sens	$rbar_{eff}$	EPS	SNR
Кладбище	10/20	1868–2017	1.097	0.345	0.550	0.919	11.400
Котловина	13/24	1789–2013	1.025	0.410	0.577	0.940	15.628
Дом рыбака	13/13	1741–2015	1.021	0.424	0.554	0.933	13.951
Физплощадка	15/30	1888–2012	2.031	0.381	0.622	0.945	17.324
Перевал	11/11	1740–1989	1.079	0.329	0.590	0.934	14.134
Рейнголь	14/16	1741–2015	0.815	0.512	0.600	0.949	18.746

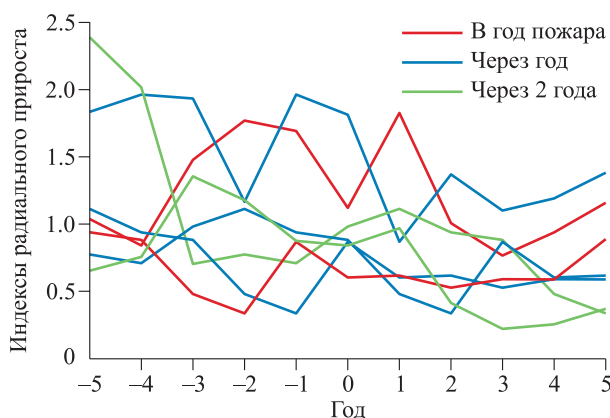


**Таблица 3.** Значения коэффициентов алгоритма Outbreak, использованные при реконструкции истории дефолиации

Местоположение древостоя	abrupt	std	length
Кладбище	0.6	0.5	2
Котловина	0.5	0.5	2
Дом рыбака	0.7	0.6	2
Физплощадка	0.7	0.5	3
Перевал	0.7	1.1	2
Рейнголь	0.5	0.6	2

лиации восстановлением радиального прироста на следующий год. Трижды после пожара спад прироста произошёл в следующем году, что характерно для пожаров конца вегетационного периода (Peterson et al., 1994), а не весны (рис. 3). В двух случаях прирост начал снижаться на 2-й год после пожара, что тем более не свойственно для реакции на повреждение огнем (рис. 3).

Местные популяции лиственницы весьма устойчивы к пожарам (Санников, Санникова, 2009; Цветков, 2011). Огнестойкие виды деревьев значительно снижают прирост только в случае сильного (40 % и более) ожога кроны (Pearson et al., 1972; Кучеров, Кучерова, 2015). Подтверждается это и результатами для соседней Минусинской котловины (Бабушкина и др., 2013). Следовательно, при реконструкции дефолиации лиственничников вызванные пожарами ложноположительные результаты возможны только в самой ранней ее части реконструкции,



**Рис. 3.** Ход радиального прироста в течение  $\pm 5$  лет после низовых пожаров.

Кривые описывают усреднённый для пострадавшего от пожара древостоя ход индексов радиального прироста. Спады прироста выделяли по той же методике, что и для дефолиации. Цвет линии показывает наличие спадов прироста и их запаздывание относительно года повреждения.

**Таблица 4.** Результаты моделирования радиального прироста лиственницы

Местоположение древостоя	Модель (3)		Модель (4)		$\Delta R^2$
	$F$	$R^2$	$F$	$R^2$	
Кладбище	9.77	0.184	8.40	0.289	0.105
Котловина	10.77	0.205	12.01	0.367	0.162
Дом рыбака	10.09	0.259	7.58	0.297	0.038
Физплощадка	10.13	0.328	10.50	0.432	0.104
Перевал	3.90	0.131	9.94	0.340	0.209
Рейнголь	9.88	0.313	8.17	0.356	0.043

Примечание.  $F$  – критерий Фишера;  $R^2$  – скорректированный коэффициент детерминации.

когда небольшие толщина коры и высота кроны деревьев не обеспечивали достаточной устойчивости дерева к огню.

Построенные нами согласно формуле (3) модели, описывающие влияние погоды на ШГК, значимы статистически на уровне  $p < 0.001$ . Однако значения их коэффициентов детерминации  $R^2$  указывают на слабое влияние погодных условий на радиальный прирост (табл. 4).

Большее значение имеют условия предыдущего года, что типично для листопадных видов (Carbone et al., 2013; Furze et al., 2019) (табл. 5).

Наиболее стабильна зависимость ШГК от температуры сентября предыдущего года. Это объясняется влиянием температуры на формирование пула запасных углеводов, происходящее у листопадных видов в конце вегетационного периода (Furze et al., 2019).

Рост температуры в этот период стимулирует обмен веществ за его счет пула запасных углеводов, а значит, за счет прироста следующего сезона. Это подтверждается положительным влиянием на ШГК температур сентября текущего года в древостое местоположения Рейнголь.

Влагообеспеченность влияет на рост древесных растений через комплекс физиологических процессов (Vilagrosa et al., 2010; Limousin et al., 2010). У лиственницы наиболее интенсивная эвапотранспирация приходится на начало вегетационного периода (Urban et al., 2019), поэтому осадки июня текущего года также значимы для ШГК (табл. 5).

По ряду особенностей (отрицательная зависимость от  $T$  конца предыдущего и положительная от  $P$  начала текущего вегетационного периода) наши результаты схожи с таковыми для лиственницы (Belokopytova et al., 2021) и сосны (Бабушкина и др., 2018; Babushkina et al., 2018) южных предгорий Кузнецкого Алатау.

**Таблица 5.** Предикторы моделей радиального прироста лиственницы

Местоположение древостоя	Модель (3)	Модель (4)
Кладбище	(-): <i>T</i> сен; <i>T</i> май	(-): <i>T</i> сен; <i>T</i> май; 1-й год п. д.; 2-й год п. д.
Котловина	(-): <i>T</i> сен; (+): <i>P</i> ноя	(-): <i>T</i> сен; 1-й год п. д.; 2-й год п. д.; (+): <i>P</i> ноя
Дом рыбака	(-): <i>T</i> сен; <i>T</i> июл; (+): <i>P</i> Июнь	(-): <i>T</i> сен; <i>T</i> июл; 1-й год п. д.; 2-й год п. д.; (+): <i>P</i> Июнь
Физплощадка	(-): <i>T</i> авг; <i>T</i> сен; (+): <i>T</i> Фев; <i>P</i> Июнь	(-): <i>T</i> сен; 1-й год п. д.; 2-й год п. д.; 3-й год п. д.; (+): <i>T</i> Фев; <i>P</i> Июнь
Перевал	(-): <i>P</i> июл; (+): <i>T</i> апр; ГТК июл; <i>P</i> Июнь	(-): <i>P</i> июл; 1-й год п. д.; 2-й год п. д.; (+): ГТК июл
Рейнголь	(-): <i>T</i> июл; <i>T</i> сен; (+): ГТК авг; <i>T</i> Сен	(-): <i>T</i> июл; <i>T</i> сен; 1-й год п. д.; 2-й год п. д.; (+): ГТК авг; <i>T</i> сен

*Примечание.* (+) и (-) – знаки при коэффициенте в линейной модели; с прописной буквы начинаются сокращения месяцев года формирования годичного кольца, со строчной – предыдущего года; п. д. – после дефолиации; *T* – температура; *P* – осадки; ГТК – гидротермический коэффициент.

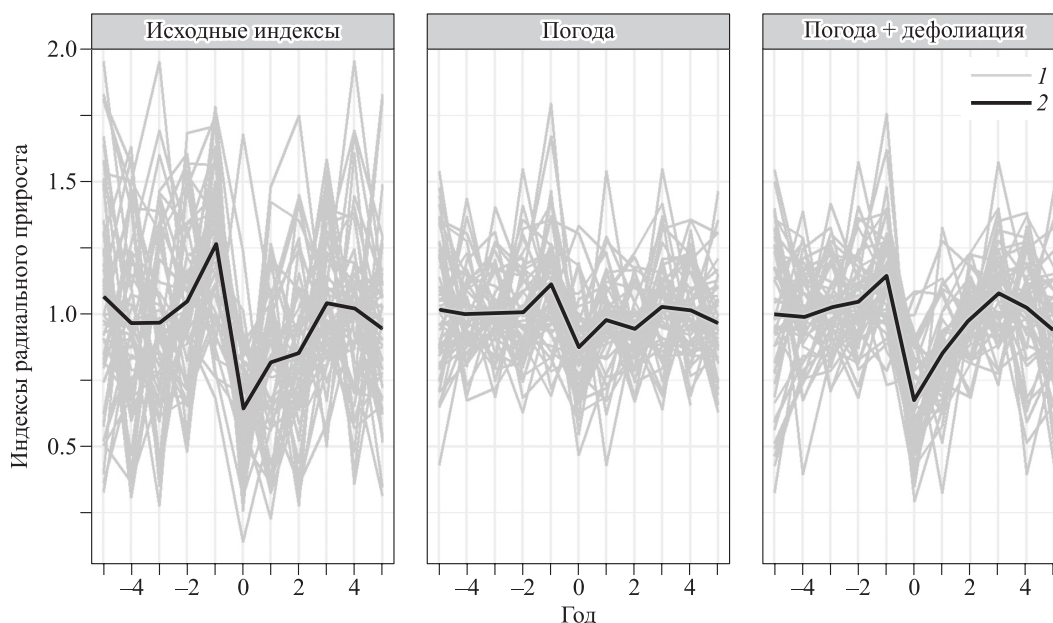
Повреждение фотосинтезирующего аппарата лиственниц ведет к уменьшению ШГК на протяжении 2 лет и более (Baltensweiler et al., 2008; Arbella et al., 2018). Введение в линейные модели последствий дефолиации в виде фиктивных переменных (формула (4)) позволило увеличить их предсказательную способность (табл. 4, рис. 4).

Спады прироста, выделенные нами как последствия дефолиации, продолжают не менее 2 лет и не могут быть удовлетворительно объяснены только погодными условиями. Это сводит к минимуму вероятность появления в реконструкции ложноположительных результа-

тов, связанных с погодными явлениями, хотя и не исключает их совершенно. То, что продолжительное снижение ШГК более свойственно воздействиям дефолиации, чем погоды, отмечали и ранее (Speer et al., 2001).

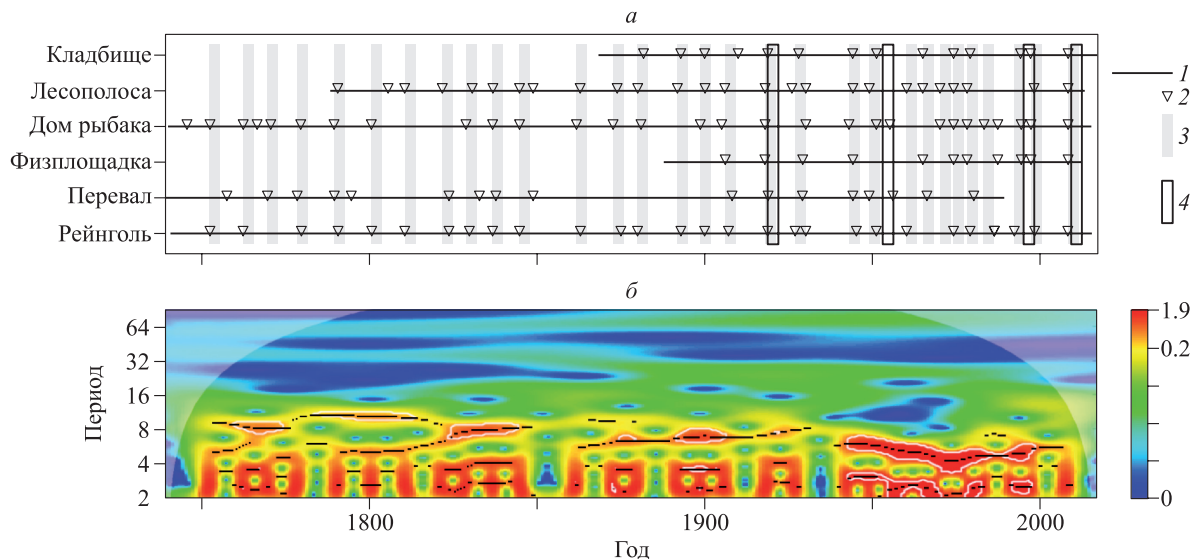
**Периодичность дефолиации.** За период с 1740 по 2017 г. был выделен 31 период со следами дефолиации (рис. 5, а).

Ложноположительными (слабый сигнал, промежуток времени < 3 лет от предыдущей дефолиации) есть основания считать 12 сигнатур. Пять массовых размножений сибирского шелкопряда подтверждены сообщениями, касающимися Черного Озера или хотя бы Ширинского



**Рис. 4.** Реальные (слева) и реконструированные по формулам (3) (в центре) и (4) (справа) значения радиального прироста до и после дефолиации.

1 – отдельные участки древесно-кольцевых рядов; 2 – усредненные данные.



**Рис. 5.** Анализ частотных характеристик дефолиации древостоев.

*a* – результаты реконструкции истории дефолиации: 1 – протяженность каждой хронологии, 2 – первый год дефолиации, 3 – реконструированные случаи дефолиации, 4 – вспышки массового размножения, известные из литературных источников; *б* – результаты вейвлет-анализа реконструированной хронологии дефолиации: цвет заливки отражает мощность сигнала, черные линии – локальные максимумы мощности, белыми линиями ограничены области, внутри которых мощность сигнала статистически значимо отличается от нуля на уровне  $\leq 0.1$ .

района, еще одно – указанием на обширный регион, включающий в себя восточные предгорья Кузнецкого Алатау (Рожков, 1965).

Средняя длина периода между двумя случаями дефолиации 8.5 лет, однако она значительно меняется во времени (рис. 5, *a*).

Вейвлет-анализ показал, что максимальная длина промежутка между дефолиациями была достигнута в  $\sim 1775$ –1825 гг. и составляла 10–11 лет (рис. 5, *б*). Затем она снижалась, достигнув минимума ( $\sim 7$  лет) в 1890-х годах, до конца 1920-х годов наблюдался небольшой рост. С 1940-х годов период между повреждениями начал сокращаться до минимума ( $\sim 4$  года) в середине 1970-х годов. Это сокращение не объясняется увеличением числа хронологий, представленных на данном отрезке (Swetnam, Lynch, 1993): изменения найдены в пределах периода с данными из всех изученных древостоев (рис. 5).

Уменьшение протяженности градационного цикла до 1930-х годов – следствие роста теплообеспеченности. Последний локальный минимум температур мая – августа зафиксирован в начале 1800-х годов (Anchukaitis et al., 2017), что соответствует наибольшему периоду между вспышками (рис. 5, *б*). Малый Ледниковый период в Алтае-Саянском регионе завершился к 1825–1850 гг. (Chernykh et al., 2013; Баринов и др., 2017). Потепление способствует более частым подъемам численности насекомых, что показано для ряда чешуекрылых филофагов

(Haynes et al., 2014), включая соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758)) (Skrzecz et al., 2020). Оно способствует и переходу популяций сибирского шелкопряда к однолетней генерации (Кондаков, 1957, 2002), а это, в свою очередь, приводит к вспышкам массового размножения (Исаев и др., 2001).

Картина, сложившаяся после 1940-х годов, противоречит теоретическим описаниям динамики численности (Исаев и др., 2001) и результатам наблюдений за популяциями сибирского шелкопряда (Кондаков, 1974, 2002). Градационный цикл сибирского шелкопряда при эруптивной вспышке состоит из нескольких фаз, которые не могут выпадать или значительно сокращаться (Исаев и др., 2001). В регионе исследований в 1920–1997 гг. произошло семь массовых размножений сибирского шелкопряда (Кондаков, 2002), что соответствует  $\sim 8$  годам продолжительности градации. Согласно нашим результатам (рис. 5, *б*), ее длительность после 1940 г. равна  $\sim 4$ –6 годам. Иногда периоды сильных дефолиаций вспышки почти накладываются друг на друга, что даже вызывает трудности в сопоставлении их с массовыми размножениями, описанными в литературных источниках (рис. 5, *a*).

Рост теплообеспеченности как причина более частых дефолиаций не выдерживает критики. Глобальный подъем температуры воздуха зафиксирован приблизительно с 1910 г. (Mann et al., 1999). Данные по метеостанции Мину-



синск (с 1885 г.) указывают на подъём температур мая – сентября с конца 1920-х годов, причём это лишь возврат к нормам конца XIX – начала XX в. (средняя температура 1885–1929 гг. равна 15.07 °С, 1930–2020 гг. – 15.06 °С) (Специализированные массивы..., 2022). Недостаточно потепление и по масштабу. В среднем за одну градацию развивается семь поколений сибирского шелкопряда (Кондаков, 1974), что при промежутках между смежными дефолиациями в 4–6 лет указывает на переход бóльшей части поколений сибирского шелкопряда с 1940-х годов на развитие по бивольтинному циклу. Но согласно предложенным для этого вида нормам (Кондаков, 1957), тепла для этого недостаточно даже после начала современного потепления.

Увеличение частоты случаев дефолиации из-за повреждения крон другими филофагами также маловероятно. Массовое размножение античной волнянки (*Orgyia antiqua* (Linnaeus, 1758)) проходило южнее (Прозоров и др., 1963), а у листовничной чехлоноски (*Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972) и листовничной углокрылой пяденицы (*Semiothisa pumila* Kusnetzov, 1929) оно было сопряжено с очагами сибирского шелкопряда (Кондаков, 1959; Ермолаев, 2014; Ermolaev, 2014). Вспышки непарного шелкопряда, охватывающие значительные площади листовничников, также нередко совпадают во времени и пространстве со вспышками сибирского шелкопряда (Кондаков, 1959, 1963; Фомин и др., 2022) или начинаются на 1–2 года раньше (Галкин, 1962). Незначительное влияние возможной в прошлом дефолиации непарным шелкопрядом на наши результаты подтверждает и отсутствие совпадений наших датировок со временем большинства вспышек непарного шелкопряда в Хакасии (Кондаков, 1963). С 1974 г. в рассматриваемом районе вспышек массового размножения непарного шелкопряда не было (Ю. Н. Баранчиков, личное сообщение).

**Антропогенный фактор как причина более частой дефолиации.** Наиболее обоснованным нам представляется увеличение частоты случаев дефолиации как следствие антропогенного изменения среды обитания филофагов (Swetnam, Lynch, 1993; Speer et al., 2001; Alfaro et al., 2018). До конца 1930-х годов хозяйственная деятельность не оказывала заметного влияния на лесные экосистемы района исследований (Бутанаев и др., 2008; Малыгина, 2020). В 1938 г. был образован трест «Хакаслес», к 1940 г. создан ряд деревообрабатывающих предприятий и началась интенсивная заготовка леса, особенно

лиственницы (Малыгина, 2020). Рост лесной промышленности замедлился только к 1980-м годам (Дроздов, 2006).

О масштабных заготовках леса в районе исследований свидетельствуют листовничные пни, повсеместно встречающиеся вокруг Черного Озера. Их нахождение в одних и тех же древостоях со старовозрастными деревьями указывает на выборочный характер рубок. Вероятно, активизация рубок и хозяйственной деятельности в целом привела к повышению частоты лесных пожаров, что могло иметь двойные последствия.

Первое из них заключается в стимулировании подъёмов численности сибирского шелкопряда. Известны указания на то, что преобладающие в районе исследований весенние низовые пожары уничтожают находящиеся в подстилке паразитоидов сибирского шелкопряда, приводя к ослаблению контроля численности сибирского шелкопряда (Галкин, 1960, 1962; Болдаруев, 1969), а выборочные рубки улучшают микроклимат для него (Галкин, 1960, 1962). Изменение режима хозяйствования в районе исследований с начала 1940-х годов могло привести к переходу популяций сибирского шелкопряда от эруптивного типа динамики численности к продромальному, когда ослабление контроля со стороны естественных врагов кратковременно, а подъёмы численности менее масштабны и продолжительны. Ведущая роль в возникновении продромальных вспышек принадлежит модифицирующим (без обратной связи со стороны популяций насекомых) факторам (Исаев и др., 2001), в качестве которых в данном случае могли выступать выборочные рубки и низовые пожары (Галкин, 1960, 1962; Болдаруев, 1969). Кратковременность таких подъёмов численности вполне объясняет выросшую в обсуждаемый период частоту дефолиации.

Надо отметить, что эти соображения вкуче с нашими данными не подтверждают гипотезу Тальмана – Гродницкого, согласно которой активность человека стала основной причиной массовых размножений сибирского шелкопряда (Гродницкий и др., 2002; Гродницкий, 2004). В частности, ей противоречит присутствие сигнатур дефолиации в период до 1940-х годов (рис. 5, а). Однако сам факт изменения частоты массовых размножений из-за действия антропогенного фактора вполне вероятен.

Второе возможное последствие связано с фрагментацией лесных массивов. Так, для *Choristoneura fumiferana* показано возрастание частоты, снижение амплитуды и рассинхронизация

зация колебаний численности популяций из-за уменьшения площади древостоев кормовых видов и их связности между собой после массивных рубок (Robert et al., 2018). Аналогичное утверждение, хотя и с оговорками, сделано относительно *Choristoneura freemani* (Alfaro et al., 2018).

Фрагментация может привести к тому, что вспышки массового размножения сибирского шелкопряда в районе исследований приобретут перманентный характер, когда популяция не стабилизирует численность на низком уровне после завершения градации, но повреждения не приводят к разрушению древостоев. В этом случае по окончании вспышка легко переходит к началу новой (Исаев и др., 2001). Описана ситуация, когда сибирский шелкопряд поддерживал высокую численность длительное время, сформировав систему из миграционных очагов. Из-за значительного расстояния между ними и неоднородности растительного покрова влияние паразитоидов на численность сибирского шелкопряда значительно ослабло (Болдаруев, 1969). Комплекс защитных реакций лиственницы на дефолиацию, снижающий кормовое качество хвои следующего года для гусениц шелкопряда (Плешанов, 1982) способствует восстановлению древостоев. Похожая картина (мозаичность и высокая частота появления очагов, большое значение миграций) описана в лиственничниках Тувы как для сибирского, так и для непарного шелкопрядов (Фомин и др., 2019, 2022). Фактическими наблюдениями подтверждена мозаичность очагов сибирского шелкопряда и в окрестностях Черного Озера (Яновский и др., 1998). В результате постоянного образования новых миграционных очагов один и тот же древостой может быть поврежден через сравнительно небольшое время, что согласуется с результатами выполненной нами реконструкции.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Построенная за период 1740–2017 гг. дендрохронологическая реконструкция позволила установить наличие в прошлом свыше 30 периодов высокой численности сибирского шелкопряда, приведших к дефолиации лиственницы в районе исследований. Вейвлет-анализ показал постепенное снижение протяженности интервалов между случаями дефолиации по мере увеличения теплообеспеченности после завершения Малого Ледникового периода. Однако это медленное изменение с начала 1940-х годов смени-

лось резким спадом, после которого следы дефолиации стали появляться в рядах радиального прироста приблизительно раз в 5 лет. Мы связываем это явление с интенсификацией лесозаготовок на современной территории Республики Хакасия, которые привели к разреживанию древостоев и, косвенно, к увеличению частоты низовых пожаров. Оба эти фактора благоприятствуют сибирскому шелкопряду, увеличивая поступление тепла в его местообитания и снижая влияние паразитоидов на его популяции. Кроме того, возникшая из-за рубок мозаичность древостоев способствовала превращению вспышек его массовых размножений в перманентные за счет образования системы возникающих в разное время миграционных очагов.

*Работа выполнена при поддержке проекта «Фундаментальные основы защиты лесов от энтомо- и фитовредителей в Сибири» (№ FEFE – 2020-0014) и государственного задания ИЛ СО РАН № 0287-2021-0011.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабушкина Е. А., Белокопытова Л. В., Костякова Т. В. Пирогенная депрессия радиального прироста хвойных в Республике Хакасия и ее использование для реконструкции лесных пожаров // Наука Красноярья. 2013. Т. 2. № 3. С. 5–23.
- Бабушкина Е. А., Белокопытова Л. В., Костякова Т. В., Кокова В. И. Характеристики ранней и поздней древесины *Pinus sylvestris* в семиаридных природных зонах Южной Сибири // Экология. 2018. № 3. С. 174–183.
- Баранчиков Ю. Н., Харитонченко Р. П. Суточная динамика поступления в подстилку экскрементов насекомых в очаге размножения сибирского шелкопряда // Роль подстилки в лесных биогеоценозах: тез. докл. М.: Наука, 1983. С. 18–19.
- Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Бабичев Н. С. Пространственно-временная динамика возрастной структуры популяции сибирского шелкопряда в дефолированном лиственничнике // Энтомологические исследования в Северной Азии: Материалы совещ. М.: КМК, 2010. С. 239–240.
- Баранов В. В., Мыглан В. С., Тайник А. В. Экстремальные климатические события в Центральном Алтае за последние 1500 лет по данным древесно-кольцевой хронологии Jelo // Изв. РАН. Сер. геогр. 2017. № 1. С. 91–102.
- Болдаруев В. О. Динамика численности сибирского шелкопряда и его паразитов. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1969. 165 с.
- Бутанаев В. Я., Амзараков П. Б., Бутанаева И. И., Бураков В. А., Буров В. Ф., Верник А. А., Грошева Г. В., Ивандаев В. И., Кыржинаков А. А., Тутаркова Н. В., Торбостаев К. М., Худяков Ю. С., Шавыркин О. В. Очерки истории Хакасии (с древнейших времен до современности). Абакан: Изд-во Хакас. гос. ун-та, 2008. 672 с.

- Веселов, И. Р. Прибыльская, О. А. Мирзеабасов. Специализированные массивы для климатических исследований / В. М. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 2022. <http://aisori-m.meteo.ru/>
- Галкин Г. И. Некоторые вопросы формирования резерваций и первичных очагов сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Сибирский шелкопряд. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. С. 21–33.
- Галкин Г. И. О надзоре за сибирским шелкопрядом в лиственничных лесах Красноярского края // Лиственница: сб. ст. Красноярск: СибТИ, 1962. Т. 29. С. 113–121.
- Галкин Г. И. Динамика численности сибирского шелкопряда в лиственничных лесах Кузнецкого Алатау в 1958–1969 гг. // Проблемы защиты таёжных лесов. Красноярск, 1971. С. 30–32.
- Гродницкий Д. Л. Сибирский шелкопряд и судьба пихтовой тайги // Природа. 2004. № 11. С. 49–56.
- Гродницкий Д. Л., Разнобарский В. Г., Солдатов В. В., Ремарчук Н. П. Деградация древостоев в таежных шелкопрядниках // Сиб. экол. журн. 2002. Прил. 1. С. 3–12.
- Дроздов А. И. Развитие производственной сферы Хакасии в середине 1960-х – середине 1980-х гг. (на материалах промышленности и сельского хозяйства): автореф. дис. ... канд. ист. наук: 07.00.02. Абакан: Хакас. гос. ун-т им. Н. Ф. Катанова, 2006. 22 с.
- Ермолаев И. В. Непериодическая популяционная волна на примере лиственничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (Lepidoptera, Coleophoridae) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 8. С. 967–981.
- 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.
- Кондаков Ю. П. К вопросу биоэкологии сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tshvtv) в пихтовых лесах Красноярского края // Учен. зап. КПИ. Красноярск, 1957. Т. 10. С. 144–153.
- Кондаков Ю. П. Сопряжённые очаги *Dendrolimus sibiricus* Tschvtv., *Ocneria dispar* L. и *Semiothisa pumila* Kusn. в лиственничных лесах Красноярского края // Учен. зап. КПИ. Красноярск: КПИ, 1959. Т. 15. С. 183–193.
- Кондаков Ю. П. Непарный шелкопряд (*Ocneria dispar* L.) в лесах Красноярского края // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 30–77.
- Кондаков Ю. П. К изучению периодичности вспышек массового размножения сибирского шелкопряда // Исследования по защите лесов Сибири. М.: Наука, 1965. С. 98–111.
- Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 206–265.
- Кондаков Ю. П. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: КФ РЭО, 2002. Вып. 2. С. 25–74.
- Костякова Т. В., Белокопытова Л. В., Журнова Д. Ф., Бабушкина Е. А., Ваганов Е. А. Дендрохронологическая индикация вспышек размножения филлофагов по радиальному приросту лиственницы в лесостепной зоне Республики Тыва // Сиб. экол. журн. 2021. № 1. С. 46–60.
- Кучеров С. Е., Кучерова С. В. Влияние пожаров на радиальный прирост лиственницы на Зилаирском плато // Изв. УНЦ РАН. 2015. Т. 4. № 1. С. 95–97.
- Лиханов Б. Н., Хаустова М. Н. Алтае-Саянское нагорье // Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. С. 359–380.
- Малыгина Е. Е. История развития промышленности Хакасии // Сиб. арх.: электрон. журн. 2020. <https://archivesiberia-journal.nso.ru/page/242>
- Пальникова Е. Н., Свищерская И. В., Суховольский В. Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 232 с.
- Плешанов А. С. Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 209 с.
- Прозоров С. С., Коршунова Л. М., Земкова Р. И. Античная волнянка (*Orgyia antiqua* L.) – вредитель лиственницы сибирской // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–29.
- Рожков А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М.: Наука, 1965. 180 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Эволюционные аспекты пирологии светлохвойных видов // Лесоведение. 2009. № 3. С. 3–10.
- Суховольский В. Г., Тарасова О. В., Ковалёв А. В. Моделирование критических явлений в популяциях лесных насекомых // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 5. С. 374–386.
- Фомин С. Н., Баринов В. В., Мыглан В. С. Сибирский шелкопряд в Республике Тыва, история исследований // Сиб. лесн. журн. 2019. № 5. С. 3–14.
- Фомин С. Н., Баринов В. В., Мыглан В. С. Вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в Республике Тыва: история исследований // Журн. СФУ. Биол. 2022. Т. 15. № 1. С. 48–71.
- Цветков П. А. Пирогенные свойства древесных пород // Лесоведение. 2011. № 2. С. 25–31.
- Яновский В. М., Баранчиков Ю. Н., Перевозникова В. Д., Новиков А. П., Ходыкина В. Н. Энтомофауна лиственничников, дефолированных сибирским шелкопрядом // Энтомол. иссл. в Сибири. Вып. 1. Красноярск: КФ РЭО, 1998. С. 33–43.
- Alfaro R. I., Akker L. van, Berg J., Hezewijk B. van, Zhang Q.-B., Hebdac R., Smith D., Axelson J. Change in the periodicity of a cyclical forest defoliator: An indicator of ecosystem alteration in Western Canada // For. Ecol. Manag. 2018. V. 430. P. 117–125.
- Anchukaitis K. J., Wilson R., Briffa K. R., Büntgen U., Cook E. R., D'Arrigo R., Davi N., Esper J., Frank D., Gunnarson B. E., Hegerl G., Helama S., Klesse S., Krusic P. J., Linderholm H. W., Myglan V., Osborn T. J., Zhang P., Rydval M., Schneider L., Schurer A., Wiles G., Zorita E. Last millennium Northern Hemisphere summer temperatures from tree rings: Part II, spatially resolved reconstructions // Quatern. Sci. Rev. 2017. V. 163. P. 1–22.
- Arbellay E., Jarvis I., Chavardès R. D., Daniels L. D., Stoffel M. Tree-ring proxies of larch bud moth defoliation: latewood width and blue intensity are more precise than tree-ring width // Tree Physiol. 2018. V. 38. Iss. 8. P. 1237–1245.
- Babushkina E. A., Belokopytova L. V., Kostyakova T. V., Kokova V. I. Earlywood and latewood features of *Pinus sylvestris* in semiarid natural zones of south Siberia // Rus. J. Ecol. 2018. V. 49. N. 3. P. 209–217 (Original Rus. text © 2018, E. A. Babushkina, L. V. Belokopytova,



- T. V. Kostyakova, V. I. Kokova, publ. in *Ekologiya*. 2018. N. 3. P. 174–183).
- Baltensweiler W., Weber U. M., Cherubini P. Tracing the influence of larch-bud-moth insect outbreaks and weather conditions on larch tree-ring growth in Engadine (Switzerland) // *Oikos*. 2008. V. 117. N. 2. P. 161–172.
- Belokopytova L. V., Meko D. M., Zhirnova D. F. Babushkina E. A., Vaganov E. A. Spatial classification of moisture-sensitive pine and larch tree-ring chronologies within Khakass–Minusinsk depression, south Siberia // *Trees*. 2021. V. 35. Iss. 6. P. 2133–2139.
- Bunn A. G. A dendrochronology program library in R (dplR) // *Dendrochronologia*. 2008. V. 26. N. 2. P. 115–124.
- Büntgen U., Frank D., Liebhold A., Johnson D., Carrer M., Urbinati C., Grabner M., Nicolussi K., Levanić T., Esper J. Three centuries of insect outbreaks across the European Alps // *New Phytol.* 2009. V. 182. Iss. 4. P. 929–941.
- Boulanger Y., Arsenault D., Morin H., Jardon Y., Bertrand P., Dagneau C. Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years // *Can. J. For. Res.* 2012. V. 42. N. 7. P. 1264–1276.
- Camarero J. J., Collado E., Martínez-de-Aragón J., de-Miguel S., Büntgen U., Martínez-Peña F., Martín-Pinto P., Ohenoja E., Romppanen T., Salo K., Oria-de-Rueda J. A., Bonet J. A. Associations between climate and earlywood and latewood width in boreal and Mediterranean Scots pine forests // *Trees*. 2021. V. 35. Iss. 1. P. 155–169.
- Carbone M. S., Czimczik C. I., Keenan T. F., Murakami P. F., Pederson N., Schaberg P. G., Xu X., Richardson A. D. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees // *New Phytol.* 2013. V. 200. Iss. 4. P. 1145–1155.
- Chernykh D. V., Galakhov V. P., Zolotov D. V. Synchronous fluctuations of glaciers in the Alps and Altai in the second half of the Holocene // *The Holocene*. 2013. V. 23. N. 7. P. 1074–1079.
- Clark P. W., Speer J. H., Winship L. J. Identifying and separating pandora moth outbreaks and climate from a 1500-year ponderosa pine chronology from central Oregon // *Tree-Ring Res.* 2017. V. 73. N. 2. P. 113–125.
- Cook E. R. A time series analysis approach to tree ring standardization. Tucson: The Univ. Arizona, 1985. 171 p.
- Demidko D. A., Sultson S. M., Mikhaylov P. V., Verkhovets S. V. Influence of weather conditions and climate oscillations on the pine looper *Bupalus piniaria* (L.) outbreaks in the forest-steppe of the West Siberian plain // *Forests*. 2022. V. 13. N. 1. Article number: 15.
- Ermolaev I. V. The nonperiodic population wave: a case study of the larch casebearer *Protocryptis sibiricella* (Lepidoptera, Coleophoridae) // *Entomol. Rev.* 2014. V. 94. Iss. 8. P. 1091–1105 (Original Rus. text © I. V. Ermolaev, 2014, publ. in *Zool. zhurn.* 2014. V. 93. N. 8. P. 967–981).
- FIRMS. Fire Information for Resource Management System. NASA, 2022. <https://firms.modaps.eosdis.nasa.gov/map/>
- Furze M. E., Huggett B. A., Aubrecht D. M., Stolz C. D., Carbone M. S., Richardson A. D. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species // *New Phytol.* 2019. V. 221. N. 3. P. 1466–1477.
- Haynes K. J., Allstadt A. J., Klimetzek D. Forest defoliator outbreaks under climate change: Effects on the frequency and severity of outbreaks of five pine insect pests // *Glob. Change Biol.* 2014. V. 20. N. 6. P. 2004–2018.
- Kostyakova T. V., Belokopytova L. V., Zhirnova D. F., Babushkina E. A., Vaganov E. A. Dendrochronological indication of phyllophages' outbreaks by larch radial growth in the forest-steppe zone of the Republic of Tyva // *Contemp. Probl. Ecol.* 2021. V. 14. N. 1. P. 37–48 (Original Rus. text © 2021, T. V. Kostyakova, L. V. Belokopytova, D. F. Zhirnova, E. A. Babushkina, E. A. Vaganov, publ. in *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal*. 2021. N. 1. P. 46–60).
- Liaw A., Wiener M. Classification and regression by random Forest // *R News*. 2002. V. 2. N. 3. P. 18–22.
- Limousin J.-M., Misson L., Lavoisier A.-V., Martin N. K., Rambal S. Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? // *Plant, Cell Environ.* 2010. V. 33. N. 5. P. 863–875.
- Mann M. E., Bradley R. S., Hughes M. K. Northern hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations // *Geophys. Res. Lett.* 1999. V. 26. Iss. 6. P. 759–762.
- Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences / E. R. Cook, L. A. Kairiukstis (Eds.). Springer Dordrecht, 1990. 394 p.
- Pearson H. A., Davis J. R., Schubert G. H. Effects of wildfire on timber and forage production in Arizona // *J. Range Manag.* 1972. V. 25. N. 4. P. 250–253.
- Peterson D. L., Sackett S. S., Robinson L. J., Haase S. M. The effects of repeated prescribed burning on *Pinus ponderosa* growth // *Int. J. Wildland Fire*. 1994. V. 4. N. 4. P. 239–247.
- Pohl K. A., Hadley K. S., Arabas K. B. Decoupling tree-ring signatures of climate variation, fire, and insect outbreaks in Central Oregon // *Tree-Ring Res.* 2006. V. 62. N. 2. P. 37–50.
- Robert L. E., Sturtevant B. R., Cooke B. J., James P. M. A., 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* // *Ecography*. 2018. V. 41. Iss. 9. P. 1556–1571.
- Roesch A., Schmidbauer H. WaveletComp: Computational wavelet analysis. R package version 1.1. 2018. <https://CRAN.R-project.org/package=WaveletComp>
- Seifert T., Meincken M., Odhiambo B. O. The effect of surface fire on tree ring growth of *Pinus radiata* trees // *Ann. For. Sci.* 2017. V. 74. Iss. 2. Article number: 34. 11 p.
- Skrzecz I., Ślusarski S., Tkaczyk M. Integration of science and practice for *Dendrolimus pini* (L.) management – A review with special reference to Central Europe // *For. Ecol. Manag.* 2020. V. 455. Article number: 117697.
- Speer J. H., Swetnam T. W., Wickman B. E., Youngblood A. Changes in Pandora moth outbreak dynamics during the past 622 years // *Ecology*. 2001. V. 82. N. 3. P. 679–697.
- Swetnam T. W., Lynch A. M. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks // *Ecol. Monogr.* 1993. V. 63. N. 4. P. 399–424.
- Swetnam T. W., Wickman B. E., Paul H. G., Baisan C. H. Historical patterns of western spruce budworm and Douglas-fir tussock moth outbreaks in the northern Blue Mountains, Oregon, since A. D. 1700. Portland, OR: USDA For. Serv., Pacific Northwest Res. St., 1995. 27 p.

Urban J., Rubtsov A. V., Urban A. V., Shashkin A. V., Benkova V. E. Canopy transpiration of a *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris* forest in Central Siberia // Agr. For. Meteorol. 2019. V. 271. P. 64–72.

Venables W. N., Ripley B. D. Modern applied statistics with S. Springer New York, NY: 2002. 498 p.

Vilagrosa A., Morales F., Abadía A., Bellot J., Cochard H., Gil-Pelegrin E. Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf-level processes in two Mediterranean drought-resistant species // Environ. Exp. Bot. 2010. V. 69. Iss. 3. P. 233–242.

## HISTORY OF THE SIBERIAN MOTH OUTBREAKS AT THE EASTERN FOOTHILLS OF KUZNETSKIY ALATAU MOUNTAINS: DENDROCHRONOLOGICAL RECONSTRUCTION

D. A. Demidko<sup>1,2</sup>, A. A. Efremenko<sup>1</sup>, Yu. N. Baranchikov<sup>1</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> Reshetnev Siberian State University of Science and Technology Prospekt Krasnoyarskiy Rabochi, 31, Krasnoyarsk, 660037 Russian Federation

E-mail: sawer\_beetle@mail.ru, efremenko2@mail.ru, baranchikov\_yuri@yahoo.com

The outbreaks history of the Siberian moth (*Dendrolimus sibiricus* Tschetveraikov, 1908) in larch forests of the forest-steppe at the eastern foothills of the Kuznetsk Alatau mountains (West of the Chulym-Yenisei basin, South of Eastern Siberia, Republic of Khakassia) is reconstructed. Outbreaks of this species have repeatedly covered forests from the Urals to the Far East on an area of more than 1 million hectares. However, there is a lack of long series of observations of changes in the size of the Siberian moth populations. Data on the history of the defoliations caused by it will at least partially fill this gap. For reconstruction, we studied the radial growth in six larch stands, which in the past were subjected to intensive defoliation by the Siberian moth. Using the OUTBREAK algorithm, specific features (abrupt, deep, and prolonged declines in growth) were found in the series of radial growth, indicating defoliation in the past. In total 31 such periods were found in 1740–2017. A study of the frequency characteristics of the chronology of defoliation showed that after the end of the Little Ice Age, the interval between defoliations gradually decreased from 10–11 years at the end of the 19th century to 7 years in the 1930s. Since the 1940s, this interval has decreased to 4–6 years, which we attribute to anthropogenic impact (massive logging and, apparently, more frequent ground fires). The consequence of this was the fragmentation of forest stands and the periodic eliminations of overwintering entomophages by fires. As a result, the frequency of occurrence of the Siberian moth foci in the study area increased either due to its escape from the control of entomophages, or because of the formation of a system of migration foci that existed at different times in fragmented forest stands.

**Keywords:** *Dendrolimus sibiricus*, Siberian larch, defoliation, dendrochronology, Republic of Khakassia.

**How to cite:** Demidko D. A., Efremenko A. A., Baranchikov Yu. N. History of the Siberian moth outbreaks at the eastern foothills of Kuznetskiy Alatau mountains: dendrochronological reconstruction // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 1. P. 98–110 (in Russian with English abstract and references).