

УДК 595.7:591.53

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ НА ПРИМЕРЕ КРАСНОТУРАНСКОГО БОРА<sup>1</sup>

© 2023 г. О. В. Тарасова<sup>а</sup>, \*, П. А. Красноперова<sup>а</sup><sup>а</sup>Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 76, Красноярск, 660041 Россия

\*E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.

После доработки 31.08.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

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

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

DOI: 10.31857/S0024114823020109, EDN: ARSUEQ

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

Сопряженность и пространственно-временная синхронизация динамики численности изу-

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

Показано, что степень сопряженности популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях монотонно уменьшается с увеличением расстояния между этими местообитаниями. Если же уровень сопряженности динамики популяций не уменьшается при увеличении расстояния между местообитаниями, а расстояние между

<sup>1</sup> Работа поддержана Российским Научным Фондом (грант 22-24-00148).

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

Урочище	Урочище				
	“Плакор”	“Вершина сопки”	“Дюна”	“Терраса”	“Озеро”
“Плакор”	0.00	1.6	1.2	1.8	2.9
“Вершина сопки”		0.00	2.3	2.1	3.8
“Дюна”			0.00	1.0	3.9
“Терраса”				0.00	4.7

ними существенно превосходит радиус перемещения особей изучаемого вида, то следует говорить о его глобальной пространственной когерентности, связанной с реакцией популяции на воздействие мощного модифицирующего фактора (Liebhold et al., 2004).

Предполагается, что причиной синхронизации вспышек массового размножения насекомых может быть некоторый внешний фактор, воздействие которого приводит к одновременному развитию локальных вспышек. В частности, такими синхронизирующими факторами могут быть изменение активности Солнца (Чижевский, 1973), летние засухи на обширной территории (Кондаков, 1974, 2002) и др. Так как ритм солнечной активности определяет динамику воздействия солнечной радиации одновременно на всей планете, а вспышки численности различных видов насекомых все же не синхронизированы во времени и пространстве, то предполагается, что синхронизирующий фактор и есть сочетание ритма солнечной активности и локальных планетарных ритмов (Максимов, 1989). По мнению разных авторов, причиной сопряженности популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях может быть эффект Морана, связанный с однородностью климатических условий на значительной территории и сходством реакции популяций на изменение погоды в различных местообитаниях (Moran, 1953; Чижевский, 1973; Baars, Van Dijk, 1984; Pollard, 1991; Maron, Harrison, 1997; Bjornstad et al., 1999; Volney, Fleming, 2000; Bjornstad, Bascompte, 2001; Williams, Liebhold, 1995).

Для количественной оценки сопряженности популяционной динамики отдельного вида в различных местообитаниях или нескольких видов в одном местообитании необходимы длительные (в течение нескольких десятков лет) наблюдения за данными видами насекомых на постоянных пробных площадях. К сожалению, такие полевые исследования проводятся достаточно редко, а для коротких временных рядов получить достоверные оценки сопряженности не представляется возможным (Дженкинс, Ваттс, 1971; Андерсон, 1976; Кендалл, Стьюарт, 1976; Марпл, 1990). Однако в настоящей работе для оценки пространственно-временной синхронизации динамики

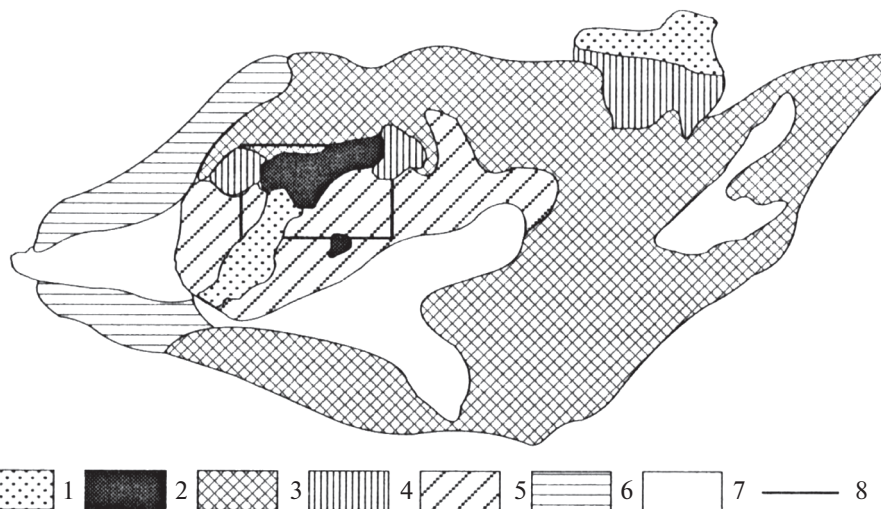
численности насекомых использованы данные учетов насекомых-филлофагов с 1979 по 2016 гг., что позволяет использовать стандартные статистические методы анализа временных рядов для оценки пространственной и популяционной сопряженности динамики комплекса видов лесных насекомых в близких местообитаниях.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Популяционная динамика комплекса насекомых-филлофагов в различных ландшафтных структурах на территории Краснотуранского ленточного бора (юг Средней Сибири, 54°16.315' N, 91°37.757' E) изучалась в течение 1979–2016 гг. (Пальникова и др., 2002; Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017). Основная лесообразующая порода ленточного бора – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) На момент начала исследований возраст деревьев в насаждениях бора составлял 60–80 лет. Более 80% сосняков были представлены II–III классами бонитета (Пальникова и др., 2002). Местообитания в пределах Краснотуранского бора классифицировались по характеристикам ландшафта как урочища. На рис. 1 приведена пространственная структура урочищ на территории Краснотуранского бора, выполненная Д.М. Киреевым на основе оригинальной методики (Киреев, 1977). В табл. 1 приведены расстояния между пробными площадями в пределах урочищ.

Комплекс видов насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору типичен для сосновых лесов Сибири (Кондаков, Сорокопуд, 1982; Тарасова, 1982; Пальникова, 1987; Пальникова, 1998; Эпова, 1999; Яновский, 2003). Список изученных видов включает в себя пяденицу сосновую *Bupalus piniarius* L., пяденицу сосновую углокрылую *Semiothisa liturata* Cl. (Geometridae), соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* L. (Lasiocampidae) и два вида пилильщиков – гильяинию зеленатоватую *Gilpinia virens* Kl. и пилильщика соснового бледноногого *Microdiprion pallipes* Fall. (Diprionidae).

В течение 1979–2016 гг. плотность популяций этих видов определялась в первой декаде августа методом околата на матерчатый полог. Ежегодные учеты численности филлофагов проводились в пяти типах урочищ: “Вершина сопки”, “Пла-



**Рис. 1.** Ландшафтная структура Краснотуранского бора (Пальникова и др., 2002). 1 – вершины и крутые прямые склоны сопки (“Вершина Сопки”); 2 – узкие плакоры (“Плакор”); 3 – пологие склоны; 4 – крутые склоны балок и логов (“Дюна”); 5 – вогнутые покатые и пологие склоны южной и западной экспозиций; 6 – пологонаклоненные террасовидные поверхности (“Терраса”); 7 – плоские пролювиальные днища (“Озеро”).

кор”, “Дюны”, “Терраса”, “Озеро”. Данные учетов плотности популяций изученных видов в различных местообитаниях-рассмотрены в работе А.С. Исаева с соавторами (Исаев и др., 2015).

В табл. 2 приведены значения средних многолетних суммарной плотности (особей на дерево) популяций всех изученных видов, стандартные отклонения от средних значений, минимальные и максимальные значения плотностей и разница между максимальным и минимальным значениями плотностей в различных урочищах.

Как видно из табл. 2, суммарная плотность популяций изученных видов филофагов во всех местообитаниях в течение всего времени исследований была низка и не превышала 2.5 особей на дерево. Тем не менее такая низкая плотность филофагов наблюдалась не всегда, и в 1976–1978 гг. на территории Краснотуранского бора в районе урочища “Плакор” происходила вспышка массового размножения сосновой пяденицы, в ходе которой были повреждены значительные массивы сосны обыкновенной (Пальникова и др., 2002). Далее в

работе изучены сопряженные пространственно-временные характеристики рядов суммарных плотностей популяций исследуемых насекомых. Анализ рядов динамики отдельных видов был опубликован ранее (Soukhovolsky et al., 2022).

*Расчет модельной динамики суммарных плотностей популяций филофагов в урочищах*

Расчет популяционной динамики насекомых-филофагов выполнялся по следующей схеме:

- ряд динамики “ремонтровался”, и нулевые значения плотностей популяций заменялись значениями, в два раза меньшими минимальных значений плотности насекомых;
- для уменьшения разброса данных производился переход к логарифмической шкале (именно для этого выполнялась замена нулевых значений плотности);
- для уменьшения ошибок учетов численности насекомых производилась фильтрация высоко-

**Таблица 2.** Значения статистических характеристик временных рядов динамики суммарной численности филофагов в различных урочищах

Статистические характеристики, особи/дерево <sup>-1</sup>	Урочище				
	“Плакор”	“Вершина сопки”	“Озеро”	“Дюна”	“Терраса”
Среднее	1.07	1.21	0.91	2.20	0.85
Стандартное отклонение	1.52	2.01	1.31	3.47	1.24
Максимальное	5.87	11.16	6.80	13.78	6.56
Минимальное	0.01	0.00	0.01	0.04	0.02
Размах колебаний (макс–мин)	5.86	11.16	6.79	13.74	6.54

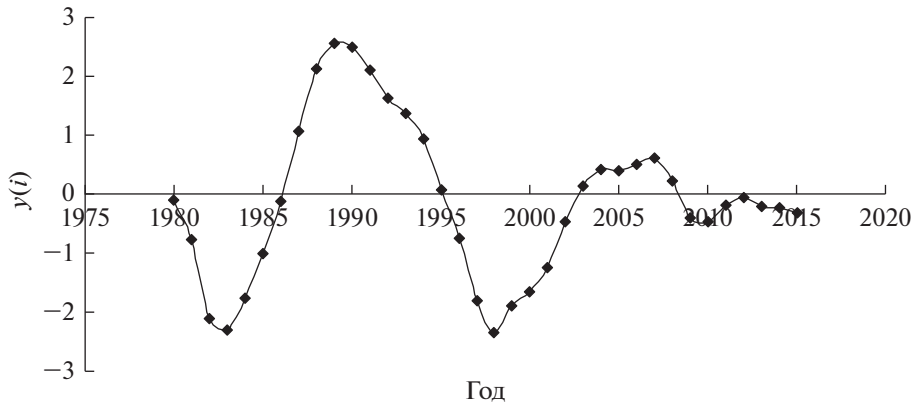


Рис. 2. Динамика численности филофагов в урочище “Дюна” после логарифмирования и высокочастотной фильтрации.

частотной составляющей ряда с использованием фильтра Ганна (Хемминг, 1987):

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

— предполагалось, что текущая численность насекомых в урочище (в логарифмической шкале) зависит от  $k$  значений предыдущих учетов, т.е. временной ряд динамики можно рассматривать как авторегрессионный (AR) (Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017):

$$y(i) = a_0 + \sum_{j=1}^k a_j y(i-j); \quad (2)$$

— для определения порядка  $k$  авторегрессии вычислялась парциальная автокорреляционная функция ПАКФ (Дженкинс, Ватс, 1971). Значение порядка авторегрессии характеризуется максимальным значением ПАКФ, большим значением доверительного интервала ПАКФ;

— модель (2) рассматривалась как регрессионное уравнение с известными из данных учетов значениями  $\{y(i)\}$ , и стандартными методами находили неизвестные коэффициенты  $a_0, \dots, a_k$ ;

— точность расчетов модельного уравнения динамики численности насекомых в урочище оценивалась по величине коэффициента детерминации  $R^2$ , характеризующего долю дисперсии значений логарифмов численности насекомых, рассчитываемую AR-моделью, значимостью коэффициентов AR-модели, оцениваемую по  $t$ -критерию и  $F$ -критерию Фишера (Поллард, 1982);

— синхронность временного ряда трансформированных данных и модельного ряда оценивалась по величине кросс-корреляционной функции (ККФ) (Дженкинс, Ватс, 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, Стюарт, 1976; Марпл, 1990);

— стабильность временного ряда суммарной динамики численности для данного урочища оценивалась по запасу устойчивости, вычисляемому по значениям коэффициентов  $a_1, \dots, a_k$  модели (2) для этого урочища (Гайдук и др., 2011). Чем больше значение запаса по устойчивости, тем выше устойчивость ряда динамики.

Расчеты выполнялись для всех временных рядов суммарных численностей насекомых в урочищах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим полный цикл расчетов для временного ряда динамики суммарной численности насекомых в урочище “Дюна”.

На рис. 2 приведена кривая популяционной динамики филофагов в урочище “Дюна” после логарифмирования и высокочастотной фильтрации.

На следующем этапе расчетов определялся порядок  $k$  авторегрессии по виду ПАКФ (рис. 3).

Как видно из рис. 3, порядок авторегрессии для анализируемого ряда равен 4. Это означает, что текущее значение трансформированного ряда зависит от четырех предыдущих значений и AR-модель можно записать в следующем виде:

$$y(i) = a_0 + a_1 y(i-1) + a_2 y(i-2) + a_3 y(i-3) + a_4 y(i-4). \quad (3)$$

Расчеты коэффициентов уравнения (3) производились с помощью статистического пакета Statistica 10. Результаты расчетов представлены в табл. 3.

На рис. 4 сопоставлен трансформированный временной ряд общей плотности популяций филофагов в урочище “Дюна” и модельный ряд,

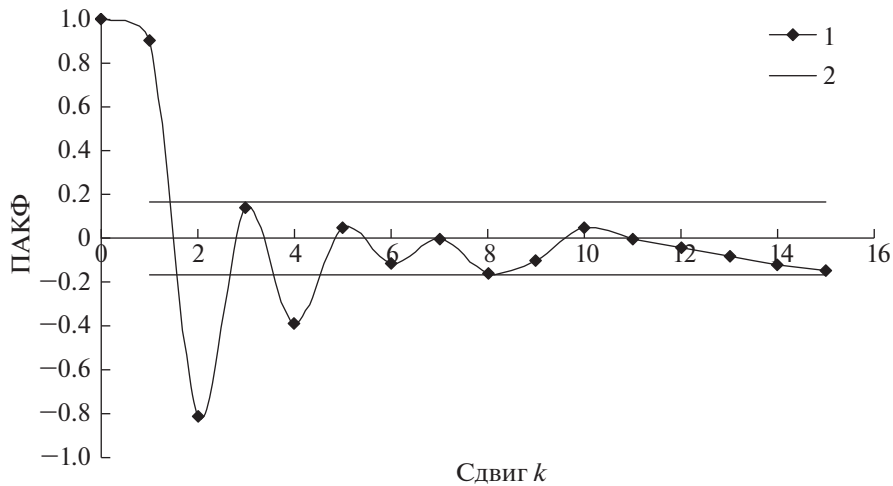


Рис. 3. Парциальная автокорреляционная функция временного ряда численности насекомых в урочище “Дюна”. 1 – ПАКФ; 2 – доверительный интервал стандартной ошибки ПАКФ.

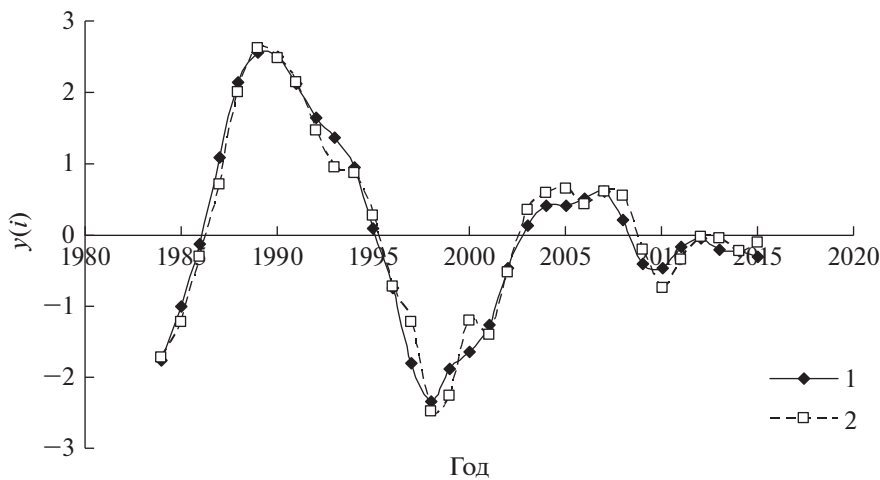


Рис. 4. Трансформированный временной ряд общей плотности популяций филофагов в урочище “Дюна” (1) и модельный ряд (2).

значения коэффициентов которого представлены в табл. 3.

Как следует из табл. 3, предложенная модель позволяет учесть 96% дисперсии значений плотностей популяций в урочище “Дюна”. Для количественной оценки сопряженности временного ряда учетов и модельного ряда применялась кросс-корреляционная функция (ККФ). Для расчета кросс-корреляционной функции  $\rho_{xy}(k)$  двух стационарных временных рядов  $\{x\}$  и  $\{y\}$  со средними значениями  $\mu_x$  и  $\mu_y$  и стандартными отклонениями  $\sigma_x$  и  $\sigma_y$  использовалось следующее выражение (Бокс, Дженкинс, 1974):

$$\rho_{xy}(k) = \frac{E|(x(t-k) - \mu_x)(y(t) - \mu_y)|}{\sigma_x \sigma_y}, \quad (4)$$

где  $E$  – оператор математического ожидания,  $k = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$  – временной сдвиг.

Если сравниваемые временные ряды синхронны, то в этом случае максимумы и минимумы совпадают во времени; максимум взаимной корреляционной функции наблюдается при временном сдвиге  $k = 0$  между рядами, и значение  $\rho_{xy}(0) \rightarrow 1$ . Для рядов со сдвигом  $k$  по фазе максимум взаимной корреляционной функции и значение  $\rho_{xy}(k) \rightarrow 1$ . Для несопряженных рядов  $\rho_{xy}(k) \rightarrow 0$  при любых значениях  $k$ .

Как показывает расчет кросс-корреляционной функции (ККФ), ряд данных и модельный ряд для урочища “Дюна” изменяются во времени синхронно (рис. 5).

Аналогично тому, как это было рассчитано для урочища “Дюна”, были выполнены расчеты и для других урочищ на территории Краснотуранского бора (табл. 3). Как следует из табл. 3, для всех популяций почти во всех урочищах (кроме урочища

**Таблица 3.** Параметры AR-моделей рядов динамики филофагов в различных урочищах Краснотуранского бора

	B	Std.Err.	t(26)	p-value
“Дюна”				
$a_0$	0.006	0.044	0.131	0.897
$y(i-4)$	-0.346	0.134	-2.585	0.015
$y(i-3)$	0.718	0.269	2.673	0.013
$y(i-2)$	-1.372	0.292	-4.694	0.000
$y(i-1)$	1.790	0.162	11.045	0.000
adjR <sup>2</sup>		0.96		
F		200.5		
η		0.046		
“Плакор”				
$a_0$	-0.243	0.071	-3.445	0.002
$y(i-4)$	-0.575	0.139	-4.139	0.000
$y(i-3)$	0.915	0.269	3.406	0.002
$y(i-2)$	-1.155	0.270	-4.278	0.000
$y(i-1)$	1.437	0.150	9.556	0.000
adjR <sup>2</sup>		0.95		
F		138.6		
η		0.109		
“Вершина сопки”				
$a_0$	-0.180	0.076	-2.384	0.024
$y(i-4)$	-0.591	0.141	-4.207	0.000
$y(i-3)$	1.177	0.277	4.246	0.000
$y(i-2)$	-1.637	0.283	-5.775	0.000
$y(i-1)$	1.753	0.150	11.653	0.000
adjR <sup>2</sup>		0.94		
F		112.3		
η		0.07		
“Озеро”				
$a_0$	-0.270	0.122	-2.215	0.035
$y(i-2)$	-1.325	0.336	-3.944	0.001
$y(i-1)$	1.685	0.184	9.156	0.000
adjR <sup>2</sup>		0.905		
F		75.3		
η		0.111		
“Терраса”				
$a_0$	-0.146	0.073	-1.994	0.056
$y(i-4)$	-0.291	0.121	-2.410	0.023
$y(i-3)$	0.936	0.264	3.550	0.001
$y(i-2)$	-1.808	0.306	-5.903	0.000
$y(i-1)$	1.979	0.171	11.544	0.000
adjR <sup>2</sup>		0.94		
F		120.0		
η		0.102		

“Озеро”) характерны модели AR (4), согласно которым текущая плотность филофагов зависит от плотностей популяций в предыдущие четыре года, а соответствующие коэффициенты этих моделей совпадают по знакам и близки по абсолютным значениям. Значения коэффициента  $a_j$  в AR-модели характеризует восприимчивость текущей плотности популяции к изменениям плотностей в год  $(i-j)$ :  $a_j = \frac{\partial y(i)}{\partial y(i-j)}$ . Положительные значения

коэффициентов AR-моделей можно трактовать как наличие положительных обратных связей между популяциями в разные годы. Так как в изученные виды характеризовались однолетним циклом генерации, то положительный коэффициент  $a_1$  описывает зависимость плотностей потомков от плотностей родительской популяции. Отрицательное значение коэффициента  $a_2$  можно трактовать как существования отрицательной обратной связи между популяциями в  $i$ -ом и  $(i-2)$ -м годами. В качестве причины обратной связи можно говорить о влиянии паразитов, отрицательно воздействующих с лагом 2 года на изучаемые популяции. Ранее было показано, что влияние паразитов на изучаемые виды филофагов достаточно сильно (Пальникова и др., 2002; Пальникова, Суховольский, 2016).

Для популяций филофагов в Краснотуранском бору характерно наличие циклических колебаний численности, что подтверждается расчетами спектров плотностей популяций во всех урочищах бора (рис. 6).

Как видно из рис. 6, периоды колебаний плотностей популяций (максимумы спектральной мощности) во всех урочищах близки (от 12 до 16 лет). Собственно говоря, циклические колебания с подобной периодичностью обычно наблюдаются для видов, дающих вспышки массового размножения (Исаев и др., 2001), однако плотность филофагов в изученном местообитании за все время наблюдений была, как это следует из табл. 2, низка. Что может быть причиной таких колебаний: влияние модифицирующих факторов (погодных условий либо изменений солнечной активности (Чижевский, 1973)) или же регулирующих факторов? В качестве объяснения наблюдаемых колебаний можно указать, что для авторегрессионных рядов в общем случае характерны циклические колебания с характерными частотами, определяемыми коэффициентами авторегрессионных уравнений (Андерсон, 1976). Так как из табл. 3 видно, что коэффициенты AR-моделей насекомых во всех урочищах близки по значениям, это и приводит к близости значений циклических колебаний.

Коэффициенты детерминации для AR-моделей всех урочищ очень близки к 1, что указывает на следующее: предложенные AR-модели позво-

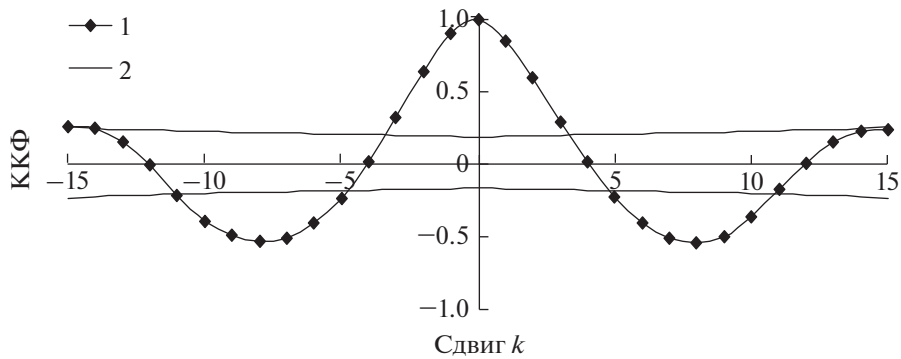


Рис. 5. Кросс-корреляционная функция ряда данных и модельного ряда для урочища “Дюна”.

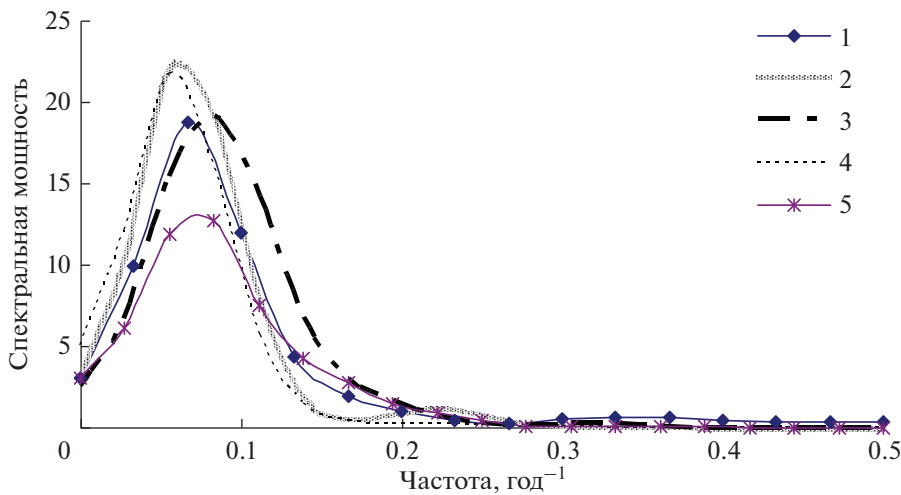


Рис. 6. Спектры временных рядов плотностей популяций филофагов в различных урочищах Краснотуранского бора (1 – “Плакор”, 2 – “Вершина сопки”, 3 – “Озеро”, 4 – “Дюна”, 5 – “Терраса”).

ляют учитывать практически всю дисперсию наблюдаемых значений численности популяций. Из этого следует, что погодные факторы (по крайней мере, при низкой плотности популяций) не будут оказывать сильного влияния на динамику численности филофагов.

В классической работе Морана (Moran, 1953) утверждается, что для близких по расположению местообитаний одного вида должны наблюдаться синхронные изменения плотностей популяций этого вида. Для оценки синхронности динамики популяций в разных урочищах были вычислены кросс-корреляционные функции (ККФ) временных рядов динамики филофагов в разных урочищах. Для синхронных по динамике популяций максимум ККФ, близкий к 1, должен достигаться при сдвиге  $k = 0$ . Если ряды динамики сдвинуты по фазе, максимум ККФ будет достигаться при  $k \neq 0$ . Расчеты парных ККФ для всех урочищ приведены в табл. 4, где выше главной диагонали рассмотрены максимальные значения  $ККФ(i, j)$

между рядами динамики урочищ  $m$  и  $l$ , а ниже главной диагонали – сдвиг во времени (в годах) между рядами динамики численности.

Как видно из данных табл. 4, для филофагов в Краснотуранском бору полной синхронности динамики численности насекомых во всех урочищах бора не наблюдается. Возможно, эта десинхронизация динамики и привела к тому, что вспышка массового размножения мажоритарного вида в комплексе филофагов – сосновой пяденицы в урочище “Плакор” не привела к возникновению очагов вспышки во всех урочищах. С другой стороны, если подобные эффекты десинхронизации характерны не только для изученных видов филофагов в пределах достаточно ограниченной территории, но носят общий характер, то при проведении учетов численности насекомых-вредителей нельзя быть уверенным, что данные по плотности учитываемого вида на некоторой пробной площади могут давать информацию о плотностях популяций насекомых

**Таблица 4.** Синхронизация временной динамики численности филофагов в различных урочищах

Урочище	Урочище				
	“Плакор”	“Вершина сопки”	“Озеро”	“Дюна”	“Терраса”
“Плакор”	1	0.831	0.747	0.823	0.857
“Вершина сопки”	0	1	0.865	0.937	0.787
“Озеро”	-1	0	1	0.745	0.693
“Дюна”	0	0	0	1	0.770
“Терраса”	-1	-1	0	-1	1

даже на достаточно близких расстояниях от пробной площади, на которой проводились расчеты.

Важным фактором динамики численности филофагов в расположенных достаточно близко друг к другу урочищах Краснотуранского бора могут стать миграционные процессы. Если миграция существует, то текущая численность популяций филофагов может зависеть не только от плотностей популяций в предыдущие годы, но и от плотности популяций в соседнем урочище в

**Таблица 5.** Параметры уравнений (5) для динамики численностей филофагов в урочище “Плакор” с учетом данных численностей популяций  $yD(i-1)$  в урочище “Дюна” и в урочище “Дюна” с учетом данных численностей популяций  $yP(i-1)$  в урочище “Плакор”

Переменные	Коэффициенты	Std.Err.	$t(25)$	$p$ -value
“Плакор”				
$a_0$	-0.302	0.085	-3.556	0.0015
$yD(i-1)$	0.092	0.075	1.212	0.239
$y(i-4)$	-0.564	0.138	-4.092	0.00039
$y(i-3)$	0.873	0.268	3.253	0.00326
$y(i-2)$	-1.139	0.268	-4.250	0.00026
$y(i-1)$	1.379	0.156	8.822	0.000000
adj $R^2$		0.95		
$F$		113.2		
“Дюна”				
$a_0$	-0.002	0.065	-0.033	0.973
$yP(i-1)$	-0.010	0.061	-0.170	0.866
$y(i-4)$	-0.356	0.148	-2.408	0.023
$y(i-3)$	0.726	0.277	2.616	0.015
$y(i-2)$	-1.369	0.298	-4.590	0.0001
$y(i-1)$	1.795	0.167	10.732	0.000000
adj $R^2$		0.96		
$F$		154.6		

предыдущий год. Тогда для оценки влияния миграционных процессов в  $m$ -ом урочище следует рассмотреть AR-модель, в которую включена численность насекомых  $y_1(i-1)$  в урочище  $s$ :

$$y_m(i) = a_{m0} + a_{m1}y_m(i-1) + a_{2m}y_m(i-2) + a_{3m}y_m(i-3) + a_{4m}y_m(i-4) + b_{1s}y_s(i-1), \quad (5)$$

где  $a_{m0}$ ,  $a_{m1}$ ,  $a_{m2}$ ,  $a_{m3}$ ,  $a_{m4}$ ,  $b_{1s}$  – коэффициенты.

Расчеты по возможному влиянию на динамику численности филофагов в урочище миграции из соседнего урочища были проведены для соседних урочищ “Дюна” и “Плакор”. В табл. 5 приведены расчеты коэффициентов уравнений (5) для этих урочищ.

Как видно из табл. 5, коэффициенты при переменной  $yD(i-1)$  в модели динамики филофагов в урочище “Плакор” и коэффициенты при переменной  $yP(i-1)$  в модели динамики филофагов в урочище “Дюна” незначимы при  $p = 0.05$ , а коэффициенты восприимчивости при переменных, характеризующих смежные урочища, отрицательны, хотя при наличии миграции из соседнего урочища они должны быть положительными. Следовательно, гипотезу о влиянии миграции из соседних урочищ на плотность популяций филофагов в урочище следует отвергнуть. Таким образом, популяции филофагов в отдельных урочищах следует рассматривать как независимо развивающиеся и пространственная корреляция между популяциями на территории Краснотуранского бора не проявляется.

Как видно из табл. 2, стандартное отклонение и максимумы значений плотностей популяций во всех урочищах Краснотуранского бора невелики и за все годы исследований не достигают значений, характерных для вспышек массового размножения, в частности, для вспышек массового размножения сосновой пяденицы (Пальникова и др., 2002). В связи с этим возникает вопрос о механизмах поддержания популяций филофагов в стабильно-разреженном состоянии. С точки зрения теории автоматического управления поддержание стабильного состояния любой системы (в том числе и системы насекомых в лесу) связано с влиянием



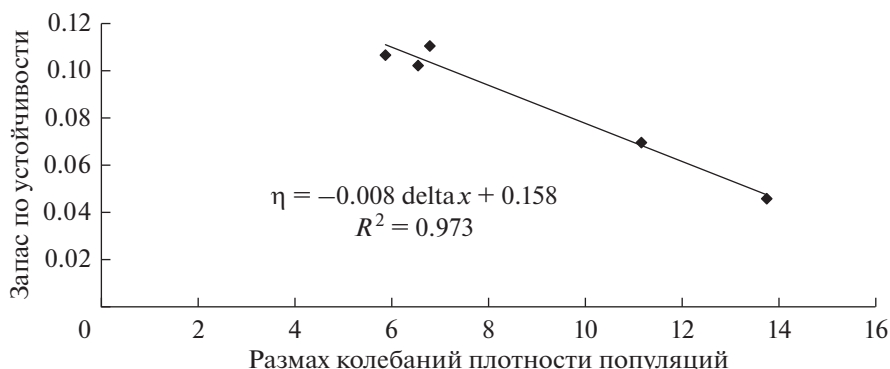


Рис. 7. Связь между размахом колебаний  $\Delta x$  многолетней динамики численности насекомых-филлофагов (см. табл. 2) и запасом по устойчивости  $\eta$  модельного ряда динамики популяций насекомых в урочище.

обратных связей (Дорф, Бишоп, 2004; Ким, 2007). При наличии сильных и быстрых отрицательных обратных связей система стремительно возвращается в норму после воздействия. Напротив, сильные и быстрые положительные обратные связи ведут к значительным отклонениям от нормы. При наличии как отрицательных, так и положительных обратных связей, как это характерно для насекомых в Краснотуранском бору, ситуация становится неясной и для оценки устойчивости системы необходимы комплексные показатели, учитывающие влияние как отрицательных, так и положительных обратных связей. В теории автоматического управления таким комплексным показателем является запас по устойчивости  $\eta$  (Гайдук и др., 2011). Чем больше запас по устойчивости системы, тем меньше вероятность “выбросов” ее характеристик (в данном случае подъемов и спадов численности в ходе массового размножения насекомых). Запас по устойчивости вычисляется по значениям коэффициентов AR-модели, характеризующих как положительные, так и отрицательные обратные связи (Гайдук, 2011). Значения запаса по устойчивости  $\eta$  для насекомых в каждом урочище приведены в табл. 3. Связь между величинами запаса по устойчивости и стандартного отклонения плотностей популяций в каждом урочище приведена на рис. 7.

Как видно из рис. 7, между величинами  $\Delta x$  и  $\eta$  существует отрицательная линейная связь с очень высоким коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.973$ . Таким образом, коэффициенты AR-модели, по которым вычисляется запас по устойчивости, определяют размах колебаний плотностей популяций. Чем больше размах колебаний плотности популяций, тем меньше запас по устойчивости, то есть величина запаса по устойчивости характеризует разброс величин плотностей популяций в урочище. При увеличении размаха колебаний плотностей популяций

на единицы запас по устойчивости снижается на 0.008, т.е.  $\frac{\partial \eta}{\partial (\Delta x)} = -0.008$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных многолетних учетов показывает, что даже на достаточно близких расстояниях характеристики динамики численности насекомых-филлофагов различаются как по абсолютным значениям, так и по фазам динамики, хотя периоды  $L$  циклических колебаний филлофагов в различных урочищах близки. “Память” системы, выражающаяся в порядке авторегрессии для изученных комплексов видов филлофагов, достаточно велика: на текущее значение плотности популяций филлофагов указывает значимое влияние плотности популяций даже за четыре года до учетов. Подобные значения “памяти” приводят к повышению запаса по устойчивости популяций и снижению рисков развития вспышек массового размножения. Сравнение параметров порядка авторегрессий насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору ( $k = 4$ ) с параметрами порядка авторегрессий непарного и сибирского шелкопряда ( $k = 2$ ) показывает, что риски вспышек массового размножения выше для видов с малыми значениями параметров авторегрессии. Кроме того, близкие к 1 коэффициенты детерминации  $R^2$  для моделей динамики филлофагов в урочищах Краснотуранского бора указывают на слабое влияние модифицирующих (в частности, погодных) факторов на динамику численности популяций.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир, 1976. 755 с.
- Бокс Дж., Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. М.: Мир, 1974. Вып.1. 406 с.

- Гайдук А.Р., Беляев В.Е., Пьявченко Т.А. Теория автоматического управления в примерах и задачах. СПб.: Лань, 2011. 464 с.
- Дженкинс Г., Ваттс Д. Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1971. Вып. 1. 316 с.; Вып. 2. 287 с.
- Дорф Р.К., Бишон Р.Х. Современные системы управления. М.: Лаборатория базовых знаний, 2004. 832 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Кондаков Ю.П., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых М.: Наука, 2001. 374 с.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 276 с.
- Кендалл М.Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.
- Ким Д.П. Теория автоматического управления. М.: Физматлит, 2007. Т. 1. 312 с.
- Киреев Д.М. Методы изучения лесов по аэроснимкам. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1977. 213 с.
- Кондаков Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206–265.
- Кондаков Ю.П. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтотомологические исследования в Сибири. Вып. 2. Красноярск: КФ РЭО, 2002. С. 25–74.
- Кондаков Ю.П., Сорокопуд Е.Н. Сосновая пяденица в ленточных борах Минусинской котловины // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 34–56.
- Максимов А.А. Природные циклы: Причины повторяемости экологических процессов. Л.: Наука, 1989. 236 с.
- Марпл С.Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Пальникова Е.Н. Ландшафтно-экологические особенности очагов массового размножения сосновой пяденицы в борах юга Сибири // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. С. 96–106.
- Пальникова Е.Н. Факторы динамики численности сосновой пяденицы // Лесоведение. 1998. № 4. С. 3–10.
- Пальникова Е.Н., Свищерская И.В., Суховольский В.Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 252 с.
- Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г. Взаимодействие “фитофаг – энтомофаг” на разных фазах массового размножения лесных насекомых // Лесоведение. 2016. № 1. С. 15–24.
- Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Тарасова О.В. Ландшафтно-экологическая специфика вредной лесной энтомофауны Минусинских ленточных боров // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 18–34.
- Хемминг Р.В. Цифровые фильтры. М.: Недра, 1987. 221 с.
- Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1973. 349 с.
- Эпова В.И. Конспект фауны хвоегрызущих насекомых Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 1999. 96 с.
- Яновский В.М. Лесопатологическое районирование южной части Приенисейской Сибири. Красноярск: Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, 2003. 69 с.
- Baars M.A., Van Dijk T.S. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland // J. Animal Ecology. 1984. V. 53. P. 375–388.
- Bascombe J., Sole R.V. Spatiotemporal patterns in nature // Trends in Ecology and Evolution. 1998. V. 13. P. 173–174.
- Bjornstad O.N. Cycles and synchrony: two historical “experiments” and one experience // J. Animal Ecology. 2000. V. 69. P. 869–873.
- Bjornstad O.N., Bascombe J. Synchrony and second order spatial correlation in host–parasitoid system // J. Animal Ecology. 2001. V. 70. P. 924–933.
- Bjornstad O.N., Ims R.A., Lambin X. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony // Trends in Ecology and Evolution. 1999. V. 14. № 11. P. 427–431.
- Bone C., Wulder M.A., White J.C., Robertson C., Nelson T.A. A GIS-based risk rating of forest insect outbreaks using aerial overview surveys and the local Moran’s I statistic // Applied Geography. 2013. V. 40. P. 161–170.
- Buonaccorsi J.P., Elkington J.S., Evans S.R., Liebhold A. Measuring and testing for spatial synchrony // Ecology. 2001. V. 82. P. 1668–1679.
- Choi W.I., Ryoo M.I., Chung Y.-J., Park Y.-S. Geographical variation in the population dynamics of *Thecodiplosis japonensis*: causes and effects on spatial synchrony // Population Ecology. 2011. V. 53. № 3. P. 429–439.
- Curran L.M., Webb C.O. Experimental test of the spatio-temporal scale of seeds predation in mast-fruited Diptero-carpaceae // Ecological Monographs. 2000. V. 70. № 1. P. 129–148.
- Foster J.R., Townsend P.A., Mladenoff D.J. Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics // Landscape Ecology. 2013. V. 28. № 7. P. 1307–1320.
- Hanski I., Woiwood I.P. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations // J. Animal Ecology. 1993. V. 62. P. 656–668.
- Haydon D., Steen H. The effect of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis // Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 1997. V. 264. P. 1375–1381.
- Haynes K.J., Liebhold A.M., Johnson D.M. Elevational gradient in the cyclicity of a forest-defoliating insect // Population Ecology. 2012. V. 54. № 2. P. 239–250.
- Henttonen H., McGuire D., Hansson L. Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Annales Zoologici Fennici. 1985. V. 22. P. 221–229.
- Herrero A., Zamora R., Castro J., Hódar J.A. Limits of pine forest distribution at the treeline: herbivory matters // Plant Ecology. 2012. V. 213. № 3. P. 459–469.
- Isaev A.S., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V. Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks, and Global Warming Effects. N.Y.: Wiley, 2017. 298 p.
- Kapeller S., Schroeder H., Schueler S. Modelling the spatial population dynamics of the green oak leaf roller (*Tortrix viridana*) using density dependent competitive interactions:

- Effects of herbivore mortality and varying host-plant quality // *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. № 7. P. 1293–1302.
- Liebold A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population? // *Population Ecology*. 2000. V. 42. P. 205–209.
- Liebold A., Koenig W., Bjornstad O.N. Spatial Synchrony in population dynamics // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2004. V. 35. P. 467–490.
- Maron J.L., Harrison S. Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system // *Science*. 1997. V. 278. P. 1619–1621.
- Miller W.E., Epstein M.E. Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidoptera) // *Environmental Entomology*. 1986. V. 15. P. 443–447.
- Moran P.A.P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // *Australian J. Zoology*. 1953. V. 1. P. 291–298.
- Myers J.H. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect // *Ecology*. 1998. V. 79. № 3. P. 1111–1117.
- Peltonen V., Liebold A., Bjornstad O.N., Williams D.W. Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal // *Ecology*. 2002. V. 83. P. 3120–3129.
- Pollard E. Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly population // *Oikos*. 1991. V. 60. P. 7–10.
- Ranta E., Kaitala V., Lundberg P. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous populations // *Oikos*. 1998. V. 83. № 2. P. 376–382.
- Schwalter T.D. Insect Responses to Major Landscape-Level Disturbance // *Annual Review of Entomology*. 2012. V. 57. P. 1–20.
- Soukhovolsky V., Ovchinnikova T., Tarasova O., Ivanova Y., Kovalev A. Regulatory Processes in Populations of Forest Insects (a Case Study of Insect Species Damaging the Pine *Pinus sylvestris* L. in Forests of SIBERIA) // *Diversity*. 2022. V. 14 (10). P. 1038.  
<https://doi.org/10.3390/d14121038>
- Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Yates T.J., Greatorex-Devies J.N. Correlation extinctions, colonisations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation // *Oecologia*. 1997. V. 109. P. 235–241.
- Van Rossum F., Triest L. Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments // *Plant Ecology and Evolution*. 2012. V. 145. № 3. P.332-340.
- Volney W.J.A., Fleming R.A. Climate change and impacts of boreal forest insects // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2000. V. 82. P. 283–294.
- Williams D.W., Liebold A. Influence of weather on synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) outbreaks in New England // *Environmental Entomology*. 1995. V. 24. P. 987–995.

## Spatio-Temporal Connectivity of the Long-Term Dynamics of the Forest Phyllophagus Insects' Abundance

O. V. Tarasova<sup>1, \*</sup> and P. A. Krasnoperova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Siberian Federal University, av. Svobodny, 76, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

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

The study was conducted regarding the conjugation of the population dynamics of different forest insects species under different landscape conditions on the territory of the Krasnoturansky pine forest (South of the Krasnoyarsk Territory). The population dynamics conjugation indicates the presence of an ecological mechanism that leads to the coordination of the temporal series of different species' population dynamics in one habitat or one species in different habitats. This means that using the conjugation indicators of insect dynamics one can indirectly assess the influence of various factors affecting these populations. To assess the spatio-temporal synchronization of the population dynamics of insects in different landscape conditions, the data of the phyllophagous insects counts for the period from 1979 to 2016 were used. According to the phases of dynamics, although the periods of cyclic fluctuations of phyllophages' populations in different stows are close, the characteristics of the phyllophagous insects number dynamics still differ in both the absolute values and the phases of dynamics, even when the distance between the test sites is relatively small. The “memory” of the system, expressed in the order of the autoregressive model of the population dynamics, is fairly large for the studied complexes of phyllophagous species: the current value of the phyllophagous populations density can be influenced by the population density values from as far as four years before the counts. Such values of “memory” lead to an increase in the populations' stability margin, and a decrease in the risks of developing insect outbreaks. The determination coefficients close to 1 for the phyllophages dynamics models in the stows of the Krasnoturansky pine forest indicate a weak influence of modifying factors (such as weather) on the population dynamics.

*Keywords: forest stands, phyllophagous insects, population dynamics, conjugation, synchronism, models, autoregression, migration, stability.*

**Acknowledgements:** The study was supported by the RSF (grant No. 22-24-00148).

## REFERENCES

- Anderson T., *Statisticheskii analiz vremennykh ryadov* (The Statistical Analysis of Time Series), Moscow: Mir, 1976, 755 p.
- Baars M.A., Van Dijk T.S., Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland, *J. Animal Ecology*, 1984, Vol. 53, pp. 375–388.
- Bascompte J., Sole R.V., Spatiotemporal patterns in nature, *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, Vol. 13, pp. 173–174.
- Bjornstad O.N., Bascompte J., Synchrony and second order spatial correlation in host–parasitoid system, *J. Animal Ecology*, 2001, Vol. 70, pp. 924–933.
- Bjornstad O.N., Cycles and synchrony: two historical “experiments” and one experience, *J. Animal Ecology*, 2000, Vol. 69, pp. 869–873.
- Bjornstad O.N., Ims R.A., Lambin X., Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony, *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, Vol. 14, No. 11, pp. 427–431.
- Bone C., Wulder M.A., White J.C., Robertson C., Nelson T.A., A GIS-based risk rating of forest insect outbreaks using aerial overview surveys and the local Moran’s I statistic, *Applied Geography*, 2013, Vol. 40, pp. 161–170.
- Box G., Jenkins G., *Analiz vremennykh ryadov. Prognoz i upravlenie. Perevod s angliiskogo* (Time series analysis: Forecasting and control. Translated from English), Moscow: Mir, 1974, Vol. 1, 406 p.
- Buonaccorsi J.P., Elkington J.S., Evans S.R., Liebhold A., Measuring and testing for spatial synchrony, *Ecology*, 2001, Vol. 82, pp. 1668–1679.
- Chizhevskii A.L., *Zemnoe ekho solnechnykh bur'* (Terrestrial echo of solar storms), Moscow: Mysl', 1973, 349 p.
- Choi W.I., Ryoo M.I., Chung Y.-J., Park Y.-S., Geographical variation in the population dynamics of *Thecodiplosis japonensis*: causes and effects on spatial synchrony, *Population Ecology*, 2011, Vol. 53, No. 3, pp. 429–439.
- Curran L.M., Webb C.O., Experimental test of the spatiotemporal scale of seeds predation in mast-fruiting Diptero-carpaceae, *Ecological Monographs*, 2000, Vol. 70, No. 1, pp. 129–148.
- Dorf R.K., Bishop R.H., *Sovremennye sistemy upravleniya. Perevod s angliiskogo* (Modern control systems. Translated from English), Moscow: Laboratoriya Bazovykh Znanii, 2004, 832 p.
- Dzhenkins G., Vatts D., *Spektral'nyi analiz i ego prilozheniya*. (Spectral analysis and its applications), Moscow: Mir, 1971, Vol. 1, 316 p.; Vol. 2, 287 p.
- Epova V.I., *Konspekt fauny khvoegryzushchikh nasekomykh Baikal'skoi Sibiri* (Conspectus of needle-eating insects fauna of Baikal Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1999, 96 p.
- Foster J.R., Townsend P.A., Mladenoff D.J., Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics, *Landscape Ecology*, 2013, Vol. 28, No. 7, pp. 1307–1320.
- Gaiduk A.R., Belyaev V.E., P'yavchenko T.A., *Teoriya avtomaticheskogo upravleniya v primerakh i zadachakh* (Theory of automatic control in examples and the task), St. Petersburg: Lan', 2011, 464 p.
- Hanski I., Woiwood I.P., Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations, *J. Animal Ecology*, 1993, Vol. 62, pp. 656–668.
- Haydon D., Steen H., The effect of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis, *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1997, Vol. 264, pp. 1375–1381.
- Haynes K.J., Liebhold A.M., Johnson D.M., Elevational gradient in the cyclicity of a forest-defoliating insect, *Population Ecology*, 2012, Vol. 54, No. 2, pp. 239–250.
- Henttonen H., McGuire D., Hansson L., Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species, *Annales Zoologici Fennici*, 1985, Vol. 22, pp. 221–229.
- Herrero A., Zamora R., Castro J., Hodar J.A., Limits of pine forest distribution at the treeline: herbivory matters, *Plant Ecology*, 2012, Vol. 213, No. 3, pp. 459–469.
- Isaev A.S., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V., *Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks, and Global Warming Effects*, N.Y.: Wiley, 2017, 298 p.
- Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Soukhovolsky V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (Population dynamics of the forest insects), Moscow: Nauka, 2001, 373 p.
- Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2015, 262 p.
- Kapeller S., Schroeder H., Schueler S., Modelling the spatial population dynamics of the green oak leaf roller (*Tortrix viridana*) using density dependent competitive interactions: Effects of herbivore mortality and varying host-plant quality, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 7, pp. 1293–1302.
- Kendall M.D., St'yuart A., *Mnogomernyi statisticheskii analiz i vremennye ryady* (Multivariate statistical analysis and time series), Moscow: Nauka, 1976, 736 p.
- Khemming R.V., *Tsifrovye fil'try* (Digital filters), Moscow: Nedra, 1987, 221 p.
- Kim D.P., *Teoriya avtomaticheskogo upravleniya* (Theory of automatic control), Moscow: Fizmatlit, 2007, Vol. 1, 312 p.
- Kireev D.M., *Metody izucheniya lesov po aerosnimkam* (Methods of forest study with aerial photography), Novosibirsk: Nauka, 1977, 213 p.
- Kondakov Y.P., Massovye razmnozheniya sibirskogo shelkopyrada v lesakh Krasnoyarskogo kraia (The outbreaks of Siberian moth in the forests of Krasnoyarsk Krai), In: *Entomologicheskie issledovaniya v Sibiri* (Entomological research in Siberia), Krasnoyarsk: Izd-vo KF SO REO, 2002, Vol. 2, pp. 25–74.
- Kondakov Y.P., Sorokopud E.N., Sosnovaya pyadenitsa v lentochnykh borakh Minusinskoi kotloviny (The pine looper in the ribbon-like pine forests in the Minusinsk hollow), In: *Nasekomye lesostepnykh borov Sibiri* (Insects of the forest-steppe pine forests in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 34–56.
- Kondakov Y.P., Zakonomernosti massovykh razmnozhenii sibirskogo shelkopyrada (Regularities of the outbreaks of Siberian silk moth), In: *Ekologiya populyatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri* (Population ecology of the forest animals in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1974, pp. 206–265.
- Liebhold A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population? // *Population Ecology*. 2000. V. 42. P. 205–209.

- Liebholt A., Koenig W., Bjornstad O.N., Spatial Synchrony in population dynamics, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, Vol. 35, pp. 467–490.
- Maksimov A.A., *Prirodnye tsikly: Prichiny povtoryaemosti ekologicheskikh protsessov* (Natural cycles: reasons of recurrence of ecological processes), Leningrad: Nauka, 1989, 236 p.
- Maron J.L., Harrison S., Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system, *Science*, 1997, Vol. 278, pp. 1619–1621.
- Marpl S.L., *Tsifrovoy spektral'nyi analiz i ego prilozheniya* (Digital spectral analysis and its applications), Moscow: Mir, 1990, 584 p.
- Miller W.E., Epstein M.E., Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidoptera), *Environmental Entomology*, 1986, Vol. 15, pp. 443–447.
- Moran P.A.P., The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology, *Australian J. Zoology*, 1953, Vol. 1, pp. 291–298.
- Myers J.H., Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect, *Ecology*, 1998, Vol. 79, No. 3, pp. 1111–1117.
- Pal'nikova E.N., Faktory dinamiki chislennosti sosnovoipyadenitsy (Factors of Pine moth population dynamics), *Lesovedenie*, 1998, No. 4, pp. 3–10.
- Pal'nikova E.N., Landshaftno-ekologicheskie osobennosti ochagov massovogo razmnozheniya sosnovoipyadenitsy v borakh yuga Sibiri (Landscape-ecological features of the centers of mass reproduction of the pine moth in the forests of southern Siberia), In: *Ekologicheskaya otsenka mestoobitaniy lesnykh zhivotnykh* (Ecological assessment of habitats of forest animals), Novosibirsk: Nauka, 1987, pp. 96–106.
- Pal'nikova E.N., Soukhovolsky V.G., Vzaimodeistvie "fitofag – entomofag" na raznykh fazakh massovogo razmnozheniya lesnykh nasekomykh (Phytophage – entomophage interaction during various phases of the outbreaks of forest insects), *Lesovedenie*, 2016, No. 1, pp. 15–24.
- Pal'nikova E.N., Sviderskaya I.V., Soukhovolsky V.G., *Sosnovaya pyadenitsa v lesakh Sibiri. Ekologiya, dinamika chislennosti, vliyaniye na nasazhdeniya* (The pine looper in Siberian forests. Ecology, population dynamics, impact on the stands), Novosibirsk: Nauka, 2002, 254 p.
- Peltonen V., Liebhold A., Bjornstad O.N., Williams D.W., Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal, *Ecology*, 2002, Vol. 83, pp. 3120–3129.
- Pollard E., Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly population, *Oikos*, 1991, Vol. 60, pp. 7–10.
- Pollard J.H., *Spravochnik po vychislitel'nym metodami statistiki* (A handbook of numerical and statistical techniques), Moscow: Finansy i statistika, 1982, 344 p.
- Ranta E., Kaitala V., Lundberg P., Population variability in space and time: the dynamics of synchronous populations, *Oikos*, 1998, Vol. 83, No. 2, pp. 376–382.
- Schowalter T.D., Insect Responses to Major Landscape-Level Disturbance, *Annual Review of Entomology*, 2012, Vol. 57, pp. 1–20.
- Soukhovolsky V., Ovchinnikova T., Tarasova O., Ivanova Y., Kovalev A. Regulatory Processes in Populations of Forest Insects (a Case Study of Insect Species Damaging the Pine Pinus sylvestris L. in Forests of SIBERIA) // *Diversity*. 2022. V. 14 (10). P. 1038. <https://doi.org/10.3390/d14121038>.
- Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Yates T.J., Greatorex-Devies J.N., Correlation extinctions, colonisations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation, *Oecologia*, 1997, Vol. 109, pp. 235–241.
- Tarasova O.V., Landshaftno-ekologicheskaya spetsifika vrednoi lesnoi entomofauny Minusinskikh lentochnykh borov (Landscape and ecological features of forest pest insects in Minusinsk pine forest bands), In: *Nasekomye lesostepnykh borov Sibiri* (Insects of the forest-steppe pine forests in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 18–34.
- Van Rossum F., Triest L., Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments, *Plant Ecology and Evolution*, 2012, Vol. 145, No. 3, pp. 332–340.
- Volney W.J.A., Fleming R.A., Climate change and impacts of boreal forest insects, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, Vol. 82, pp. 283–294.
- Williams D.W., Liebhold A., Influence of weather on synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) outbreaks in New England, *Environmental Entomology*, 1995, Vol. 24, pp. 987–995.
- Yanovskii V.M., *Lesopatologicheskoe raionirovaniye yuzhnoi chasti Prieniseiskoi Sibiri* (Forest pathological zoning of the southern part of the Yenisei Siberia), Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N.Sukacheva SO RAN, 2003, 69 p.