

В.Г. Суховольский, О.В. Тарасова, А.В. Ковалев

**СКРЫТЫЕ ПАРАМЕТРЫ РЯДОВ ДИНАМИКИ
ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
СТРУКТУР ЭНТОМОКОМПЛЕКСА**

Введение. Анализ динамики численности животных крайне важен с точки зрения понимания механизмов экологической динамики. Лесные насекомые – один из наиболее удобных объектов исследований популяционной динамики животных как с точки зрения теории, так и при решении прикладных задач, таких, как защита лесных насаждений от воздействия насекомых-вредителей и контроль численности отдельных видов насекомых.

Для описания популяционной динамики используются три основные формы представления данных: как временного ряда в плоскости «плотность популяции – время», в форме фазового портрета в плоскости «плотность популяции – коэффициент размножения» и, наконец, в форме лестницы Ламерея в плоскости двух смежных значений плотностей популяции [Базыкин, 2003].

Однако этих показателей часто не хватает для того, чтобы описать основные характеристики динамики популяций – размах колебаний, тип и цикличность динамики, наличие устойчивых состояний. Насекомые являются одним из компонентов системы, включающей конкурентов (например, за такие ресурсы, как корм), паразитов и хищников. На все эти виды, входящие в состав системы, оказывают влияние погода и другие внешние факторы. Согласно базовым положениям системного анализа некорректно изучать лишь один экологический объект, в данном случае – популяции насекомых; анализ процессов, происходящих в сложной системе, должен быть основан на системном подходе и исследовании всех компонентов экосистемы. Однако догмы системного анализа рушатся уже при первой встрече исследователя с изучаемым объектом – популяциями насекомых. При долгосрочных измерениях обычно удается регистрировать только характеристики плотности популяций изучаемых видов в локальном участке. Построить даже простые модели динамики типа «паразит–хозяин» и «ресурс–потребитель» [Братусь и др., 2010; Вольтера, 2004] только с помо-

цью данных по численности невозможно, так как нужны дополнительные (но обычно отсутствующие) данные по численности популяций паразитов или характеристики кормовых ресурсов. Таким образом, в целом система «ускользает» от исследователя.

Здесь мы рассматриваем подходы к использованию некоторых дополнительных параметров (будем называть их скрытыми) для анализа популяционной динамики лесных насекомых, при этом не непосредственного измерения в ходе учетов численности отдельных видов лесных насекомых, а расчетные показатели пространственно-временной динамики комплекса видов насекомых с общими кормовыми объектами. С помощью этих скрытых параметров (непосредственно не измеряемых при учетах численности популяций) будут рассмотрены долгосрочные свойства популяций насекомых, которые необходимо учитывать при оценке типа динамики численности видов и риска возникновения всплеск массового размножения.

Методика исследования. Был проведен анализ данных по динамике численности комплекса насекомых – филлофагов сосны обыкновенной, полученные в ходе непрерывных учетов с 1979 по 2016 гг. численности пяти видов филлофагов в пяти местообитаниях на территории Краснотуранского бора на юге Красноярского края (54°16.315'N, 91°37.757'E) [Пальникова и др., 2002; Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017]. Ежегодные учеты плотности углокрылой сосновой пяденицы *Semiothisa liturata* Cl., сосновой пяденицы *Bupalus piniaria* L., соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* L., соснового пилильщика *Diprion pini* L. и пилильщика *Gilpinia laricis* Yur. проводились на стадии личинок старших возрастов методов околата с деревьев на матерчатый полог в начале августа. При этом непосредственно учитывались средняя плотность популяции (число найденных личинок в расчете на одно дерево) и относительная заселенность (доля деревьев, на которых были найдены личинки).

Дополнительно рассмотрены данные по динамике численности насекомых в лесных насаждениях Швейцарии в долине Oberengadin (Kanton Graubunden, Switzerland) [Baltensweiler, 1964, 1991]. Долина расположена на высотах 1600–1800 м н.у.м. и является биосферным резерватом ЮНЕСКО. Кроме того, использовались данные по динамике численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в таежных лесах Сибири [Болдаруев, 1969].

Для анализа особенностей динамики численности использовались следующие показатели.

1. Ранговое распределение многолетней плотности видов в отдельном местообитании. Ранговые распределения обычно рассматриваются как способ анализа соотношения численностей разных видов в учетах. При этом ранговые распределения характеризуют связь между рангом (номером вида в ряде численностей, начиная с вида с максимальной численностью, которому присваивается ранг 1, до вида с минимальной численностью (ранг n) и относительным обилием особей разных видов в пробе. В экологии предложено достаточно много различных моделей распределения видов по обилию: геометрическое распределение, логарифмическое распределение, логнормальное распределение, Q -распределение [Мэггарран, 1992]. Для разных сообществ обычно подбирается тип распределения, в наибольшей степени соответствующий наблюдениям. Аналогичные задачи оценки характеристик систем встречаются, кроме экологии, в целом ряде научных областей. Впервые задачу распределения ресурса на примере распределения богатства среди населения отдельной страны рассмотрел великий итальянский экономист и социолог В. Парето [Pareto, 1896–1897; Парето, 2008]. Аналогичное распределение слов в тексте было предложено Дж.К. Ципфом [Zipf, 1949]. Ранговое распределение особей разных видов насекомых можно характеризовать как показатель распределения ресурса между некоторыми конкурирующими за этот ресурс потребителями.

При анализе распределения ресурса в экологическом сообществе для сопоставления результатов анализа в разных урочищах s рассмотрены зна-

чения нормированной плотности популяции $X(s, j) = \frac{1}{n(t)} \sum_{t=t_0}^{t_m} X(t, s, j)$ (где

$X(s, j)$ – средняя плотность (особей/дерево год) особей вида j в урочище s за все годы учетов; $X(t, s, j)$ – плотность вида j в урочище s в год t ; $n(t)$ – число учетов вида j ; t_0 – год начала учетов (1979); t_m – год окончания учетов (2016)). В двойных логарифмических координатах относительное распределение Ципфа–Парето представляет собой прямую:

$$\ln X(i, s, j) = a - b \cdot \ln i, \quad (1)$$

где i – ранг вида j ; $X(i, s)$ – нормированная плотность вида ранга i ; $a = \ln X(1, s)$ – логарифм средней плотности вида ранга 1 и b – коэффициент конкуренции между видами – константы.

2. Характеристики распределения особей на деревьях с точки зрения модели фазовых переходов второго рода. Рассматривается связь между плотностью популяции X – числом насекомых отдельного вида в учетах в расчете на единицу учета (дерево, ветвь и т. п.) и относительной

заселенностью – доле p учетных единиц, на которых были обнаружены особи данного вида.

Связь между $q = 1 - p$ и X характеризует распределение особей по пробной площади, состоящей из m учетных единиц. Для описания связей между q и X эти взаимоотношения рассматриваются как аналоги фазового перехода второго рода в физических системах.

Согласно модели Л.Д. Ландау [Ландау, 1937] в физических системах связь между параметром порядка q , характеризующим свойства объекта в целом, и внешним фактором X описывается следующим уравнением:

$$q^2 = \begin{cases} 0, & X > X_r, \\ A - BX, & X \leq X_r, \end{cases} \quad (2)$$

где X_r – критическое значение внешнего параметра; A, B – некоторые константы.

Для популяций насекомых в уравнении (2) в качестве внешнего фактора X рассматривалась плотность популяции. В этом случае X_r – средняя критическая численность особей отдельного вида, при достижении которой значение $q = 0$, т. е. на всех учетных единицах встречаются особи изучаемого вида. Из (2) следует, что при значениях X , меньших критического значения X_r , связь между q^2 и общим числом X особей в учете будет описываться линейным уравнением. При плотностях же популяций выше критического значения X_r значение q будет равно нулю при любой плотности.

3. Параметры авторегрессионных уравнений динамики численности популяции с учетом порядка авторегрессии, знака коэффициентов модели и запаса по устойчивости. Известно, что воздействие паразитов и хищников, количество и качество корма, погодные условия влияют на численность популяции насекомых и коэффициент размножения с некоторым временным запаздыванием [Исаев и др., 2001]. Тогда в уравнении, описывающем воздействия различных факторов на популяционную динамику, значения внешних факторов можно определить через значения плотности в предыдущие учеты [Royama, 1992; Isaev et al., 2017]. В этом случае динамика численности популяции может быть описана авторегрессионным уравнением [Исаев и др., 2015]:

$$X(t) = a_0 + \sum_{z=1}^k a_z X(t-z), \quad (3)$$

где t – время; k – порядок авторегрессии, характеризующий запаздывание в системе; $a_0 - a_k$ – некоторые постоянные коэффициенты.

Если в течение некоторого времени t проводились регулярные учеты численности вида j , и ряд $\{X(t, j)\}$ учетов характеризовался наличием тренда, то на начальном этапе анализа тренд выделялся переходом к рядам первых разностей или построением временной регрессии [Подкорытова, Соколов, 2016]. Если тренд не наблюдался, выполнялась оценка авторегрессионных свойств ряда – наличия зависимости текущего значения ряда от k предыдущих значений. Для оценки порядка k авторегрессии вычислялась парциальная автокорреляционная функция ПАКФ [Бокс, Дженкинс, 1974]. Порядок авторегрессии соответствует числу членов ПАКФ, большому стандартной ошибки.

Для уменьшения ошибок учетов предварительно для каждого ряда $X(t, j)$ проводилась фильтрация высокочастотной составляющей с помощью фильтра Ганна [Хемминг, 1987]:

$$\widehat{X}(t, j) = 0,24X(t-1, j) + 0,52X(t, j) + 0,24X(t+1, j), \quad (4)$$

позволяющего убрать составляющие с частотами выше $f_0 = 1/4 \cdot t_0$ (где $t_0 = 1$ год – периодичность учетов), характеризующие случайные колебания численностей в ходе учета.

В уравнении (3) значения $\{X(t, j)\}$ для вида j известны, и это уравнение можно рассматривать как линейное регрессионное уравнение относительно параметров $a_0 - a_k$, которые можно вычислить стандартными методами регрессионного анализа [Хайяши, 2017].

Результаты исследования.

1. Анализ ранговых распределений видов в отдельных урочищах.

На рис. 1 приведено суммарное ранговое распределение пяти изученных видов насекомых в урочище Плакор за все годы исследований.

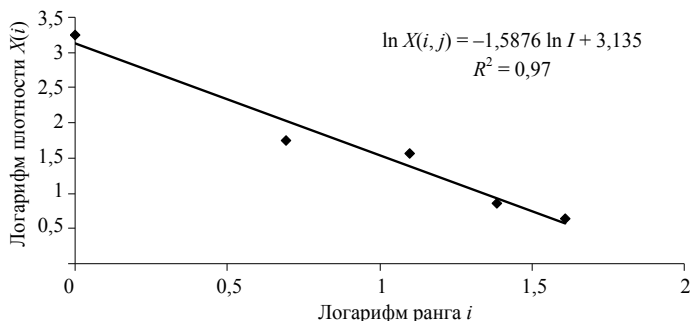


Рис. 1. Ранговое распределение видов по нормированной плотности $X(i, j)$ в урочище Плакор

Fig. 1. Rank distribution of species by density $X(i, j)$ in Plakor habitat

Как видим, соотношение плотности видов характеризуется уравнением Ципфа–Парето. Величина коэффициента детерминации R^2 характеризует долю дисперсии значений переменных, объясняемую уравнением (1). Близость R^2 к 1 показывает, что модель (1) очень хорошо описывает рассмотренные соотношения средних плотностей особей разных видов насекомых в урочище. Согласно уравнению Ципфа–Парето, коэффициент $b(j)$ характеризует восприимчивость плотности отдельного вида j к его рангу i :

$$b(j) = \frac{\partial \ln X(i, j)}{\partial \ln i}. \quad (5)$$

Чем сильнее конкуренция видов за ресурс, тем больше значение b . Насколько сильна конкуренция между изученными видами в разных урочищах? В табл. 1 приведены данные о значениях коэффициентов b рангового распределения для изученных сообществ лесных насекомых в различных урочищах.

Таблица 1

Значения коэффициентов рангового распределения для сообщества лесных насекомых в различных местообитаниях

The values of the rank distribution coefficients for the community of forest insects in different habitats

Параметры уравнения (1)	Урочище				
	Терраса	Дюна	Лысая гора	Озеро	Плакор
Общая плотность (особей на 1 дерево) за время учетов	32,2	83,5	46,1	34,7	40,6
b	0,85	1,63	1,28	0,47	1,59
a	2,60	3,89	3,04	2,40	3,13
R^2	0,96	0,97	0,93	0,96	0,97

Как видно из табл. 1, в двух урочищах (Плакоре и Дюне) конкуренция видов хвоегрызущих насекомых наибольшая. Несколько меньше коэффициент b для урочища Лысая Гора. Минимальная конкуренция характерна для урочища Озеро. При этом показатель конкуренции b не связан однозначно с общей плотностью обнаруженных в учетах за все время исследований особей. Так, при практически одинаковых значениях общей плотности особей всех видов в урочищах Терраса и Озеро (32,2 и 34,7 особей/дерево) значения b в этих урочищах различаются.

Выше было показано, что в экосистемах сообщество с несколькими типами сопряженных ресурсов, используемыми изучаемыми видами животных или растений, характеризуется полулогарифмическим ранговым распределением, в котором логарифм плотности связывается с абсолютным значением ранга вида. Например, для тропиков такое распределение характерно для групп птиц, потребляющих разные виды сопряженных ресурсов тропических деревьев – плоды, семена и цветы [Суховольский, Баранчиков, 1998]. Однако для изученного энтомокомплекса ранговое распределение описывается уравнением Ципфа–Парето, что указывает на то, что кормовой ресурс (хвою сосны) можно рассматривать как общий ресурс для всех видов насекомых, за который они конкурируют.

Используя данные учетов, представленные в работе [Baltensweiler, 1991], возможно вычислить ранговые распределения и сравнить между собой конкуренцию между насекомыми в Краснотуранском бору и между видами хвоегрызущих насекомых в лиственничных лесах Альп. Для комплекса насекомых в альпийских лесах значения коэффициента b в течение 1953–1976 гг. колеблется в пределах от 0,735 до 0,991 со средним значением 0,912, т. е. близким к значению $b = 0,85$ в урочище Терраса. В альпийских лесах точно так же, как в лесах Сибири, ряды динамики плотности популяций и коэффициента конкуренции b изменяются не вполне синхронно (рис. 2).

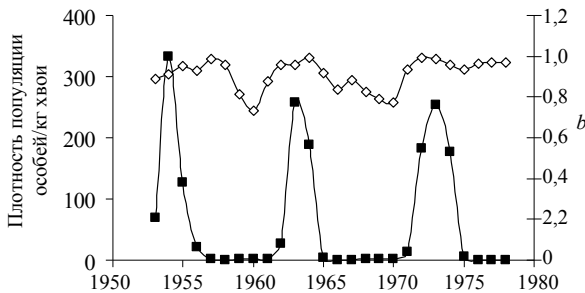


Рис. 2. Соотношения между плотностью популяций *Zeiraphera griseana* Hübner в лиственничных лесах Альп (1) и коэффициентом b (2) рангового распределения видов в сообществе
(—■)— 1; (---◇)— 2

Fig. 2. Ratio between the density of insect populations of *Zeiraphera griseana* Hübner in the larch forests of the Alps (1) and the coefficient b (2) of the rank distribution of species in the community
(—■)— 1; (---◇)— 2

Как видно из рис. 2, восприимчивости плотности популяции $\chi_p = \frac{\partial X(t)}{\partial t}$ и коэффициента b $\chi_b = \frac{\partial b(t)}{\partial t}$ к изменениям во времени в ходе вспышек массового размножения доминирующего в сообществе вида *Z. griseana* Hübner сильно различаются. Когда плотность популяций возрастает более чем на три порядка, значение коэффициента b возрастает только на 13%. При этом не всегда изменения b и плотности совпадают по фазе. Таким образом, конкуренция между видами слабо связана с изменением плотности популяций в сообществе, и коэффициент конкуренции можно рассматривать как независимый скрытый показатель состояния сообщества.

2. Соотношение между абсолютной и относительной заселенностями. Для расчета связей между долей $q = (1 - p)$ незаселенных учетных единиц (p – относительное обилие: доля заселенных деревьев на пробной площади) и плотностью X популяции использовались данные многолетних учетов в различных местообитаниях Краснотуранского бора. Типичный вид связи между q^2 и X для отдельного урочища показан на рис. 3.

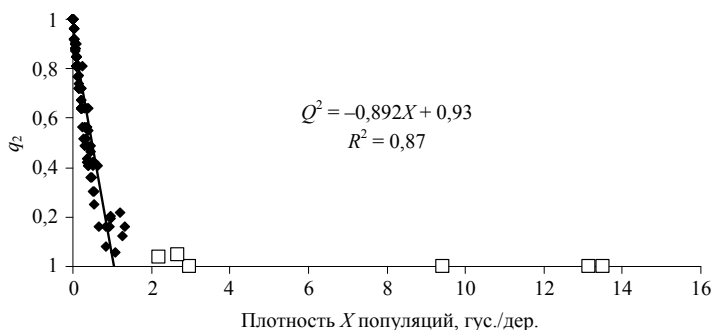


Рис. 3. Соотношение между q^2 и плотностью X популяций в урочище Дюна с 1979 по 2016 г.

(♦) – 1; (□) – 2

1 – годы, когда $q > 0$ и насекомые найдены только на части деревьев;

2 – годы, когда $q = 0$ и на всех деревьях найдены насекомые.

R^2 – коэффициент детерминации уравнения (2)

Fig. 3. The ratio between q^2 and the density X of populations in the Dune habitat from 1979 to 2016.

(♦) – 1; (□) – 2

1 – years, when $q > 0$ and insects were found only on a part of trees;

2 – years, when $q = 0$ and insects were found on all trees. R^2

is the determination coefficient of equation (2)

Расчеты параметров модели (2) для урочищ Краснотуранского бора представлены в табл. 2.

Таблица 2

Параметры модели фазовых переходов второго рода для описания распределения особей на пробной площади для местообитаний (урочищ) в 1979–2016 гг.

Parameters of the second order phase transitions model for describing the distribution of individuals on the trial plot for the habitats in 1979–2016

Урочище	Параметры модели (2) фазовых переходов			
	B	A	R^2	$X_r = A/B$
Терраса	1,14	0,97	0,93	0,85
Дюна	0,89	0,93	0,87	1,04
Плакор	0,91	0,95	0,87	1,04
Озеро	1,09	0,96	0,91	0,88
Лысая гора	1,00	0,95	0,89	0,95

Можно выделить три основных типа распределения особей по пробной площади: случайное, равномерное и групповое. Случайный тип распределения описывается моделью Пуассона, при равномерном распределении число особей на отдельных учетных единицах равно. Групповое распределение характеризуется скоплением особей на отдельных учетных единицах.

При случайном распределении связь между q^2 и X будет описываться следующим экспоненциальным уравнением:

$$q^2 = (\exp(-X))^2. \quad (6)$$

При $X \rightarrow 0$ $q^2 \rightarrow 1$, но с увеличением плотности X величина q^2 экспоненциально стремится к 0, при этом всегда $q^2 > 0$. Для случайного распределения восприимчивость q к изменению плотности X $\frac{\partial q^2}{\partial X} = -2\exp(-X)$, тогда как для группового распределения (2) восприимчивость $\frac{\partial q^2}{\partial X} = -B$, т. е. равна константе B . Как видно из табл. 2, распределение особей по учетным единицам (деревьям) в различных местообитаниях на территории

Краснотуранского бора при малых плотностях популяции линейно зависит от плотности и коэффициент B есть константа. При больших значениях плотностей $X q^2 \equiv 0$ и не зависит от X . На рис. 4 приведены зависимости, описываемые уравнениями (2) и (6) для популяции сибирского шелкопряда, вычисленные по данным, представленным в [Болдаруев, 1969].

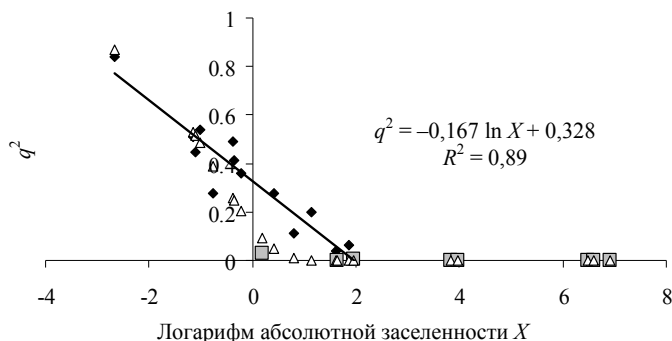


Рис. 4. Соотношение квадрата относительной незаселенности q^2 и абсолютной заселенности X популяции сибирского шелкопряда (по данным Болдаруева [1969])

($\blacklozenge$) – 1; ($\square$) – 2; ($\triangle$) – 3

- 1 – фаза неполного расселения при низкой плотности популяции;
- 2 – фаза полного расселения при высокой плотности;
- 3 – случайное распределение по уравнению (6)

Fig. 4. The ratio of q^2 and the absolute population X of the Siberian silkmoth population (according to Boldaruev [1969])

($\blacklozenge$) – 1; ($\square$) – 2; ($\triangle$) – 3

- 1 – phase of incomplete resettlement at a low population density;
- 2 – phase of complete resettlement at a high population density; 3 – random distribution

Как видно из рис. 4, в условиях вспышки массового размножения полное заселение достигается при плотности несколько более 7 гусениц на дерево ($X_r = \exp\left(\frac{0,328}{0,167}\right) = 7,13$). Таким образом, расселение сибирского шелкопряда носит групповой характер, и на часть деревьев вредитель оказывает повышенное воздействие.

3. Динамика численности насекомых в различных местообитаниях.

Как указывалось в методике, для описания динамики численности в условиях, когда кроме плотности популяции в распоряжении исследователя нет

других данных, используется авторегрессионное (AR) уравнение (3). Для расчетов используется суммарная плотность популяций филлофагов в отдельном урочище, характеризующая общее взаимодействие ресурса (хвои) с потребителем (насекомыми) с учетом однородности погодных условий в пределах урочища. Для оценки параметра порядка k AR-уравнения необходимо вычислить парциальную автокорреляционную функцию (ПАКФ) (рис. 5).

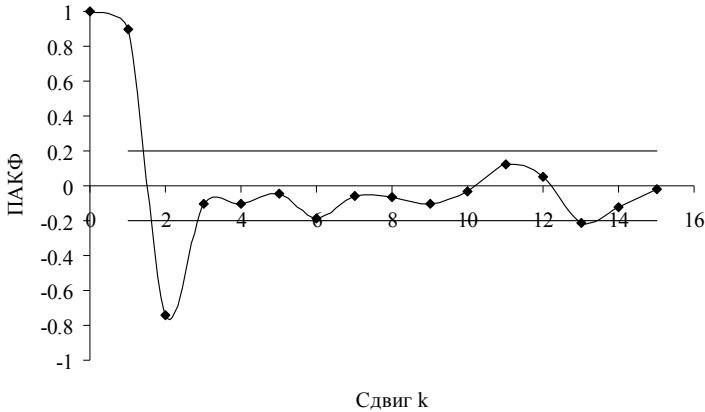


Рис. 5. Парциальная автокорреляционная функция (ПАКФ) плотности популяций в урочище Дюна

(—♦—) – I; (—) – 2

I – ПАКФ; 2 – стандартная ошибка ПАКФ при уровне достоверности $p = 0,06$

Fig. 5. Partial autocorrelation function (PACF) of population density in the Dune habitat

(—♦—) – I; (—) – 2

I – PACF; 2 – standard error of PACF

Как видно из рис. 5, значения ПАКФ значимы до значения $k = 2$, т. е. порядок авторегрессии равен 2 и уравнение, описывающее динамику численности суммарной плотности популяций всех видов в урочище Дюна, можно записать следующим образом:

$$\widehat{X}(t) = a_0 + a_1 \widehat{X}(t-1) + a_2 \widehat{X}(t-2). \quad (7)$$

Значения $\{\widehat{X}(t)\}$ вычисляются из данных учетов по уравнению (4), и необходимо найти неизвестные коэффициенты a_0 , a_1 , a_2 , рассматривая (7) как регрессионное уравнение. Значения коэффициентов для суммарной динамики численности всех популяций насекомых в урочище Дюна приведены в табл. 3.

Таблица 3

Параметры AR-моделей суммарной динамики насекомых-филлофагов в различных урочищах Краснотуранского бора**Parameters of AR-models of the total dynamics of phyllophagous insects in different habitats of Krasnoturansky pine forest**

Параметр уравнения (7)	Урочище				
	Плакор	Дюна	Лысая гора	Озеро	Терраса
a_0	-0,140	0,005	-0,121	-0,279	-0,305
a_2	-0,664	-0,779	-1,371	-0,735	-0,627
a_1	1,445	1,597	1,594	1,408	1,257
R^2	0,870	0,920	0,930	0,840	0,760
F	106,1	181,9	92,0	83,0	48,7
$\langle X \rangle$	1,07	2,20	1,21	0,91	0,85
S	1,52	3,47	2,01	1,31	1,24
V	1,42	1,58	1,66	1,43	1,46
η	0,16	0,09	0,09	0,15	0,23

Обозначения: a_0 – a_2 – параметры авторегрессионного уравнения; R^2 – коэффициент детерминации, характеризующий долю дисперсии переменной X , объясняемой моделью; F – значение критерия Фишера [Поллард, 1982]; $\langle X \rangle$, S , V – среднее многолетнее значение, стандартное отклонение и коэффициент вариации значений плотности популяций; η – запас по устойчивости.

На рис. 6 приведены ряд данных учетов и модельная кривая для популяций в урочище Дюна.

Как видно из рис. 6, модель (7) достаточно хорошо описывает динамику численности популяций в различных урочищах. В качестве скрытых параметров можно рассматривать коэффициенты AR-уравнений. Знаки коэффициентов a_2 отрицательны, т. е. между текущей плотностью и плотностью в позапрошлом году существует отрицательная обратная связь. Знаки же коэффициентов a_1 для всех урочищ положительны, т. е. чем больше плотность популяций в прошедшем году, тем больше будет плотность популяций в текущем году, и между этими величинами существует положительная обратная связь. Величины положительно обратной связи примерно одинаковы для всех урочищ, тогда как абсолютная величина коэффициента a_2 для урочища Лысая гора в два раза больше, чем для других урочищ.

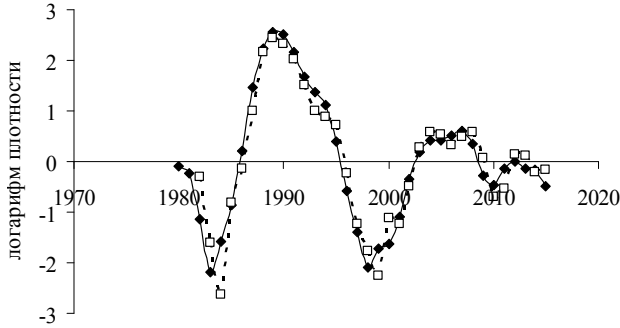


Рис. 6. Суммарная динамика численности насекомых в урочище Дюна

(—◆—) – 1; (---□---) – 2

1 – данные учетов; 2 – модель

Fig. 6. Overall dynamics of the insect density in the Dune habitat

(—◆—) – 1; (---□---) – 2

1 – field data; 2 – model

Для AR-моделей популяционной динамики лесных насекомых важными характеристиками, позволяющими оценить изменение состояния популяции при различного рода трансформациях внешней среды и собственно характеристик популяции, являются запас модели по устойчивости [Гайдук и др., 2001; Ким, 2007]. Запас по устойчивости характеризует близость этой точки к границам зоны устойчивости. Для оценки запаса устойчивости η дискретных систем используется критерий Михайлова и годограф Михайлова [Ким, 2007].

Чтобы оценить устойчивость дискретной системы (7), необходимо записать характеристическое уравнение $D(z) = z^2 - a_1 z + a_2$, заменить переменную $z \left(z = \frac{1+v}{1-v} \right)$ и построить годограф Михайлова $D(jv) = D(z)|_{z=\exp(jv)}$ (где $j = \sqrt{-1}$). Для построения годографа выделяются вещественная и мнимая части полинома $D(jv)$. Запас устойчивости η есть радиус окружности с центром в точке $z = 0$, которую можно вписать внутрь годографа [Гайдук и др., 2011].

По определению, величина запаса по устойчивости $\eta \geq 0$, и чем меньше значение η , тем больше вероятность «срыва» и потери устойчивости системы при внешних воздействиях.

Несмотря на внешне сложную процедура расчета, оценка запаса по устойчивости выполняется с помощью простой программы в пакете MATLAB [Гайдук и др., 2001], и для расчетов необходимы только значения коэффициентов AR-уравнения для популяций.

Показатели запаса по устойчивости для насекомых в различных местообитаниях на территории Краснотуранского бора приведены выше, в табл. 3. Значения запаса по устойчивости для насекомых в Краснотуранском бору можно сопоставить с показателями запаса по устойчивости в популяциях насекомых в лиственных насаждениях в Альпах, которые, по нашим расчетам, колеблются в пределах от 0,8 до 1,3 [Исаев и др., 2015]. Таким образом, запас по устойчивости для популяций насекомых в Краснотуранском бору мал, и этот вывод хорошо согласуется с низкой плотностью популяций насекомых в этих местообитаниях, когда достаточно часто плотность популяции в учетах становится ниже точности учетов и особей изучаемых видов не удается обнаружить.

Выводы. Полученные «скрытые» закономерности динамики численности характеризуют многолетнюю динамику численности сообществ лесных насекомых. Как показали наши расчеты, для многолетних данных характерны связи между численностями видов в комплексе, описываемые простой моделью Ципфа–Парето – конкуренция за ресурс. При этом для одного и того же комплекса видов лесных насекомых в разных местообитаниях конкуренция за ресурс описывается различными параметрами. Если модель конкуренции верна, эти параметры можно использовать как характеристики местообитания. Связи между относительной и абсолютной заселенностями насекомых в насаждении характеризуют расселение особей на пробной площади и могут служить индикаторами воздействия насекомых на их кормовые объекты. Наконец, авторегрессионные модели динамики численности описывают долгосрочные взаимосвязи между разными поколениями популяций и позволяют рассчитать запас по устойчивости, характеризующий риск потери устойчивости популяций. Безусловно, для расчета всех этих «скрытых» показателей необходимы данные многолетних учетов, однако если такие учеты проводятся в ходе мониторинга, возможно получить дополнительную информацию о свойствах и динамике изучаемых популяций.

Благодарности. Сбор материалов выполнен в рамках базового проекта ИЛ СО РАН-2021-2025 «Снижение рисков возрастающего воздействия болезней и вредителей на лесные экосистемы в условиях глобальных изменений окружающей среды», № 0287-2021-0011. Рег. НИОКТР № 121031500335-2. Обработка материалов частично поддержана грантом РФФИ и ККФН № 19-44-240003.

Библиографический список

Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Ин-т комп. исслед., 2003. 368 с.

Братусь А.С., Новожиллов А.С., Платонов А.П. Динамические системы и модели в биологии. М.: Физматлит, 2010. 400 с.

Бокс Дж. Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. М.: Мир, 1974. Вып. 1. 406 с.

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

Вольтера В. Математическая теория борьбы за существование. М.; Ижевск: Ин-т комп. исслед., 2004. 288 с.

Гайдук А.Р., Беляев В.Е., Пьявченко Т.А. Теория автоматического управления в примерах и задачах. СПб.: Лань, 2001. 464 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.: Тов-во науч. изд. КМК, 2015. 262 с.

Ким Д.П. Теория автоматического управления. М.: Физматлит, 2007. Т. 1. 312 с.

Ландау Л.Д. К теории фазовых переходов // ЖЭТФ. 1937. Т. 7. С. 19–32.

Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 1992. 184 с.

Пальникова Е.Н., Свидерская И.В., Суховольский В.Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 252 с.

Парето В. Компендиум по общей социологии. М.: Изд. дом ГУ ВШЭ, 2008. 511 с.

Подкорытова О.А., Соколов М.В. Анализ временных рядов. М.: Юрайт, 2016. 266 с.

Суховольский В.Г., Баранчиков Ю.Н. Методы количественной оценки видового разнообразия сообществ // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: КФ РЭО. 1998. Вып. 1. С. 44–54.

Хайяши Ф. Эконометрика. М.: Дело, 2017. 728 с.

Хемминг Р.В. Цифровые фильтры. М.: Недра, 1987. 221 с.

Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera, Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles // Can. Entomol. 1964. Vol. 96, no. 5. P. 792–800.

Baltensweiler W. The folivore guild on larch (*Larix decidua*) in the Alps // Y. Baranchikov, W. Mattson, F. Hain, T. Payne (eds.). Forest insect guilds: patterns of

interaction with host trees. USDA Forest Service. General Technical Report NE-153. 1991. P. 145–164.

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 and Sons. 2017. 286 p.

Pareto V. Cours d'Économie Politique. Lausanne: F. Rouge. 1896. Vol. I. 430 p.; 1897. Vol. II. 426 p.

Royama T. Analytical population dynamics. L.: Chapman and Hall, 1992. 371 p.

Zipf G.K. Human behavior and the principle of least effort. Cambridge, MA: Addison-Wesley, 1949. 573 p.

References

Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera, Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. *Can. Entomol*, 1964, vol. 96, no. 5, pp. 792–800.

Baltensweiler W. The folivore guild on larch (*Larix decidua*) in the Alps. Y. Baranchikov, W. Mattson, F. Hain, T. Payne (eds.). *Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees*. USDA Forest Service. General Technical Report NE-153, 1991, pp. 145–164. (In Russ.)

Bazykin A.D. Nonlinear dynamics of interacting populations. Moscow; Izhevsk: Institute of Computer Studies, 2003. 368 p. (In Russ.)

Boldaruev V.O. Population dynamics of the Siberian silkmoth and its parasites. Ulan-Ude: Buryat. Books, 1969. 162 p. (In Russ.)

Box G.E.P., Jenkins G.M. Time series analysis: forecasting and control. San Francisco: Holden-Day, 1970. 784 p. (In Russ.)

Bratus A.S., Novozhilov A.S., Platonov A.P. Dynamical systems and models in biology. M.: Fizmatlit, 2010. 400 p. (In Russ.)

Gaiduk A.R., Belyaev V.E., Pyavchenko T.A. Automatic control theory: examples and problems. St. Petersburg: Lan, 2001. 464 p. (In Russ.)

Hayashi F. Econometrics. M: Business, 2017. 728 p. (In Russ.)

Hemming R.W. Digital filters. M.: Nedra, 1987. 221 p. (In Russ.)

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Yu.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V. Soukhovolsky V.G. Population dynamics of forest insects. Moscow: Nauka, 2001. 374 p. (In Russ.)

Isaev A.S., Palnikova E.N., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V. Population dynamics of phyllophagous forest insects: models and forecasts. Moscow: KMK Publishing House, 2015. 262 p. (In Russ.)

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 and Sons, 2017. 286 p.

- Kim D.P.* Theory of automatic control. Moscow: Fizmatlit, 2007, vol. 1. 312 p. (In Russ.)
- Landau L.D.* On the theory of phase transitions. *JETP*, 1937, vol. 7, pp. 19–32. (In Russ.)
- Magarran E.* Ecological diversity and its measurement. M.: Mir, 1992. 184 p. (In Russ.)
- Palnikova E.N., Sviderskaya I.V., Soukhovolsky V.G.* Pine looper in Siberian forests. Novosibirsk: Nauka, 2002. 252 p. (In Russ.)
- Pareto V.* Cours d'Économie Politique. Lausanne: F. Rouge, 1896, vol. I. 430 p.; 1897, vol. II. 426 p. (In Russ.)
- Pareto V.* Compendium of General Sociology. Moscow: Ed. House of the Higher School of Economics, 2008. 511 p.
- Podkorytova O.A., Sokolov M.V.* Time series analysis. M.: Yurayt, 2016. 266 p. (In Russ.)
- Royama T.* Analytical population dynamics. L.: Chapman and Hall, 1992. 371 p.
- Soukhovolsky V.G., Baranchikov Yu.N.* Methods for the quantitative assessment of the species diversity of communities. *Entomological research in Siberia*, 1998, iss. 1, pp. 44–54. (In Russ.)
- Volterra V.* Mathematical theory of the struggle for existence. M.; Izhevsk: Institute for Computer Research, 2004. 288 p. (In Russ.)
- Zipf G.K.* Human behavior and the principle of least effort. Cambridge, MA: Addison-Wesley, 1949. 573 p.

Материал поступил в редакцию 27.12.2020

Суховольский В.Г., Тарасова О.В., Ковалев А.В. Скрытые параметры рядов динамики численности лесных насекомых и закономерности формирования структур энтомокомплекса // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 236. С. 49–68. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.49-68

Рассмотрены подходы к использованию некоторых дополнительных (скрытых) параметров для анализа популяционной динамики лесных насекомых. Проведен анализ данных по динамике численности комплекса насекомых – филлофагов сосны обыкновенной, полученных в ходе непрерывных учетов с 1979 по 2016 г. численности пяти видов филлофагов на территории Краснотуранского бора (юг Красноярского края), данных по динамике численности насекомых в лесных насаждениях Швейцарии в долине Oberengadin, а также данных по динамике численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в таежных лесах Сибири. Для анализа особенностей динамики численности рассматривались ранговые распределения

многолетней плотности видов в отдельном местообитании, характеристики распределения особей на деревьях, рассматриваемые с точки зрения модели фазовых переходов второго рода, а также параметры авторегрессионных уравнений динамики численности популяции с учетом порядка авторегрессии, знака коэффициентов модели и запаса по устойчивости. Показано, что показатели конкуренции между видами в сообществе слабо связаны с изменением плотности популяций в сообществе и коэффициент конкуренции b можно рассматривать как независимый показатель состояния сообщества. Использование скрытого параметра b позволяет сравнить конкуренцию между видами в комплексе насекомых в Кrasнотуранском бору и между видами в комплексе хвоегрызущих насекомых в лиственничных лесах Альп. Используя модель фазового перехода второго рода, показано, что расселение вида на учетных единицах (деревьях) на пробной площади носит групповой характер и, следовательно, на часть деревьев вредитель оказывает повышенное воздействие. Рассмотрена возможность использования авторегрессионных уравнений для описания динамики численности популяций отдельных видов. Показано, что AR-модели достаточно хорошо описывают динамику численности популяций в различных урочищах. В качестве скрытых параметров динамики можно рассматривать коэффициенты AR-уравнений и величины запаса по устойчивости этих уравнений. Полученные «скрытые» закономерности динамики численности характеризуют многолетнюю динамику численности сообществ лесных насекомых. С помощью этих скрытых параметров (непосредственно не измеряемых при учетах численности популяций насекомых) рассмотрены долгосрочные свойства популяций насекомых, которые необходимо учитывать при оценке типа динамики численности видов. С помощью «скрытых» показателей можно получить дополнительную информацию о свойствах и динамике изучаемых популяций.

Ключевые слова: лесные насекомые, энтомокомплекс, динамика численности, моделирование, ранги, распределения, авторегрессия, устойчивость.

Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Kovalev A.V. Hidden parameters of time series of the forest insects' population dynamics and patterns of formation of insect complexes. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii*, 2021, iss. 236, pp. 49–68 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.49-68

The paper considers approaches to the use of some additional (hidden) parameters to analyze population dynamics of forest insects. The study presents the analysis of data on the population dynamics of phyllophagous insects of Scots pine obtained during a long-term continuous monitoring (1979–2016) of five phyllophagous species on the territory of the Krasnoturansk pine forest (south of Krasnoyarsk Territory), data on abundance dynamics of insects in forest stands in Switzerland (Oberengadin valley), and data on abundance dynamics of the Siberian silkworm *Dendrolimus sibiricus* Tschetv.

in the taiga forests of Siberia. To analyze the features of the population dynamics we used the rank distribution of the long-term density of species in a particular habitat, the characteristics of the distribution of individuals on trees, considered from the point of view of the model of second order phase transitions, as well as the parameters of autoregressive equations for the dynamics of the population, with the account of the order of autoregression, the sign of the model coefficients, and the stability margin. It is shown that the indicators of competition between species in a community are weakly related to the changes in population density in the community, and the competition coefficient b can be considered as an independent indicator of the state of the community. The use of the hidden parameter b makes it possible to estimate the competition between species in the insect complex in the Krasnoturansk pine forest and between species in the complex of the species of insects in the larch forests of the Alps. Using a phase transition model of the second kind, it is shown that the dispersal of the species on the accounting units (trees) on the trial plot is of a group nature and, therefore, the pest has an increased effect on some trees. The possibility of using autoregressive equations to describe the dynamics of the populations of certain species is considered. It is shown, that AR-models describe well enough the dynamics of the population size in various natural boundaries. Coefficients of AR-equations and the values of the stability margin of these equations can be considered hidden parameters of dynamics. The «hidden» patterns of the population dynamics characterize the long-term dynamics of the number of forest insect communities. The long-term properties of insect populations are considered with the help of these “hidden” parameters (not directly measured). These parameters must be taken into account when assessing the type of species dynamics. With the help of “hidden” indicators, it is possible to obtain additional information about the properties and dynamics of the studied populations.

Key words: forest insects, entomocomplex, population dynamics, modeling, ranks, distributions, autoregression, stability.

СУХОВОЛЬСКИЙ Владислав Григорьевич – ведущий научный сотрудник лаборатории лесной зоологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, доктор биологических наук, профессор. SPIN-код 8643-8038; ORCID 0000-0003-0407-2290.

660036, Академгородок, д. 50/28, г. Красноярск, Россия. E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

SOUKHOVOLSKY Vladislav G. – DSc (Biophysics), Professor (Ecol.), Leading scientific researcher, Laboratory of Forest Zoology, V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, SPIN-code 8643-8038; ODCID 0000-0003-0407-2290.

660036. Akademgorodok. 50/28. Krasnoyarsk. Russia. E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

ТАРАСОВА Ольга Викторовна – профессор кафедры экологии и природопользования Сибирского федерального университета, доктор сельскохозяйственных наук. SPIN-код: 3202-0006.

660078, пр. Свободный, д. 79, г. Красноярск, Россия. E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru

TARASOVA Olga V. – DSc (Ecology), Professor, Department of Ecology, Siberian Federal University. SPIN-code 3202-0006.

660078. Svobodny av. 79. Krasnoyarsk. Russia. E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru

КОВАЛЕВ Антон Владимирович – старший научный сотрудник Федерального исследовательского центра КНЦ СО РАН, кандидат технических наук. ORCID 0000-0002-9744.

660036, Академгородок, д. 50, г. Красноярск, Россия. E-mail: sunhi.prime@gmail.com

KOVALEV Anton V. PhD (System Analysis), Senior scientific researcher, Federal Research Center SB RAS; ORCID 0000-0002-9744.

660036. Akademgorodok. 50. Krasnoyarsk. Russia. E-mail: sunhi.prime@gmail.com