

Пространственно-временная когерентность популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов

Spatial-temporal coherency of forest insect phyllophages population dynamics

Е.Н. Пальникова*, В.Г. Суховольский**, О.В. Тарасова***
E.N. Palnikova*, V.G. Soukhovolsky**, O.V. Tarasova***

* Сибирский государственный технологический университет, пр. Мира 89, Красноярск 660049 Россия. E-mail: e-palnikova@mail.ru.

* Siberian State Technological University, Prospect Mira 89, Krasnoyarsk 660049 Russia.

** Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Академгородок 50/28, Красноярск 660036 Россия. E-mail: soukhovolsky@yandex.ru.

** V.N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Akademgorodok 50/28, Krasnoyarsk 660036 Russia.

*** Сибирский федеральный университет, пр. Свободный 79, Красноярск 660041 Россия. E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru

*** Siberian Federal University, Prospect Svobodny 79, Krasnoyarsk 660041 Russia.

Ключевые слова: лесные насекомые, популяции, динамика, когерентность, кросс-корреляция, расчёты.

Key words: forest insect, population, dynamics, coherency, cross-correlation, calculation.

Резюме. В период с 1979 по 2012 гг. изучена популяционная динамика насекомых-филлофагов *Vupalus piniarius* L., *Dendrolimus pini* L., *Semiothisa liturata* Cl. в сосновых насаждениях юга Сибири. Для временных рядов ежегодных данных плотностей популяций изученных видов рассчитаны величины кросс-корреляционных функций и даны оценки когерентности рядов динамики численности каждого из видов в различных ландшафтных условиях и когерентности временных рядов различных видов в одном местообитании.

Abstract. Population dynamics of insect phyllophages, *Vupalus piniarius* L., *Dendrolimus pini* L., *Semiothisa liturata* Cl., was studied in pine stands in the South Siberia between 1979 and 2012. The values of the cross-correlation functions of the population dynamics time series calculated for each species in various landscapes and for time series of different species in the same environment.

Введение

Изучение сопряжённости динамики численности различных видов лесных насекомых в одном местообитании и сопряжённости динамики численности одного вида в разных местообитаниях важны при изучении влияния различных модифицирующих и регулирующих факторов на насекомых. Сопряжённость и пространственно-временная синхронизация динамики численности популяций лесных насекомых изучались многими авторами в течение последних десятилетий [Henttonen et al., 1985; Miller, Epstein, 1986; Hanski, Woiwood, 1993; Haydon, Steen, 1997; Sutcliffe et al., 1997; Bascompte, Sole, 1998; Myers, 1998; Ranta et al., 1998; Bjornstad et al., 1999; Bjornstad,

2000; Curran, Webb, 2000; Liebhold, Kamata, 2000; Buonaccorsi et al., 2001; Peltonen et al., 2002; Raimondo et al., 2004]. Показано, что степень пространственной сопряжённости популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях монотонно уменьшается с увеличением расстояния между местообитаниями. Если же уровень сопряжённости динамики популяций не уменьшается при увеличении расстояния между территориями, в которых изучаются эти популяции, и расстояние между местообитаниями существенно превосходит радиус перемещения особей изучаемых видов насекомых, тогда следует говорить о глобальной пространственной когерентности, связанной с реакцией на воздействие модифицирующих факторов [Liebhold et al., 2004].

Существование сопряжённости популяционной динамики указывает на наличие экологического механизма, воздействие которого приводит к согласованию временных рядов популяционной динамики различных видов лесных насекомых в одном местообитании или одного вида насекомых в разных местообитаниях. Это означает, что по показателям популяционной или пространственной сопряжённости динамики лесных насекомых косвенно можно оценить влияние различных факторов на популяционную динамику насекомых. Такая оценка важна как для понимания механизмов колебаний численности лесных насекомых, так и для оценки рисков развития очагов массового размножения опасных видов лесных насекомых.

По мнению разных авторов, причиной сопряжённости популяционной динамики одного и того же вида в разных местообитаниях может быть эффект

Морана, связанный с однородностью реакции популяций в различных местообитаниях в связи со сходством климатических условий на значительной территории, близость характерных времён реакции разных видов насекомых в одном местообитании на воздействие общих для этого местообитания климатических факторов, близость времён характерной реакции популяций разных видов насекомых на обширных территориях в ответ на воздействие глобальных геофизических факторов [Morgan, 1953; Чижевский, 1973; Baars, Van Dijk, 1984; Pollard, 1991; Williams, Liebhold, 1995; Maron, Harrison, 1997; Bjornstad et al., 1999; Volney, Fleming, 2000; Liebhold et al., 2000; Bjornstad, Bascompte, 2001].

Для количественной оценки сопряжённости популяционной динамики удобно использовать характеристики когерентности колебаний двух временных рядов. Колебания двух временных рядов когерентны, если разность фаз этих временных рядов постоянна во времени и при сложении колебаний получается колебание той же частоты [Дженкинс, Ваттс, 1972; Пиковский и др., 2003]. Если разность фаз временных рядов не только постоянна, но и равна нулю, то в этом случае имеет место синфазность популяционной динамики двух видов.

Для количественной оценки когерентности популяционной динамики отдельного вида в различных местообитаниях или когерентности динамики двух видов в одном местообитании необходимы длительные (в течение нескольких десятков лет) наблюдения за данными видами насекомых на постоянных пробных площадях. К сожалению, полевые исследования на постоянных пробных площадях в течение столь длительного времени проводятся достаточно редко, а для коротких временных рядов получить

достоверные оценки когерентности не представляется возможным [Дженкинс, Ваттс, 1972а, б; Андерсон, 1976; Кендалл, Стьюарт, 1976; Марпл, 1990].

Авторами настоящей работы в ходе полевых исследований в течение 33 лет (1979–2012 гг.) была изучена популяционная динамика комплекса насекомых-филофагов на территории Краснотуранского бора (юг Средней Сибири). Наличие столь длинных рядов полевых наблюдений позволяет поставить задачу оценки пространственной и популяционной когерентности локальной динамики комплекса видов лесных насекомых в различных местообитаниях. В задачу исследований входила оценка пространственной когерентности при сравнении популяционной динамики одного вида в различных местообитаниях и оценка временной когерентности при сравнении популяционной динамики различных видов в одном местообитании.

Объекты исследований

Ежегодные учёты численности насекомых-филофагов проводились в течение 33 лет (1979–2012 гг.) на пяти постоянных пробных площадях в границах Краснотуранского соснового бора (54°16,315' N, 91°37,757' E), представляющего собой пространственно изолированный природный объект с чистыми сосняками в возрасте около 100 лет.

Несмотря на однородность породного состава насаждений, ландшафтная структура Краснотуранского бора достаточно разнообразна. Д.М. Киреевым в 1979 г. в границах бора на основе принципов ландшафтного районирования лесных территорий [Киреев, 1977] было выделено семь типов природно-территориальных комплексов — типов урочищ (рис. 1).

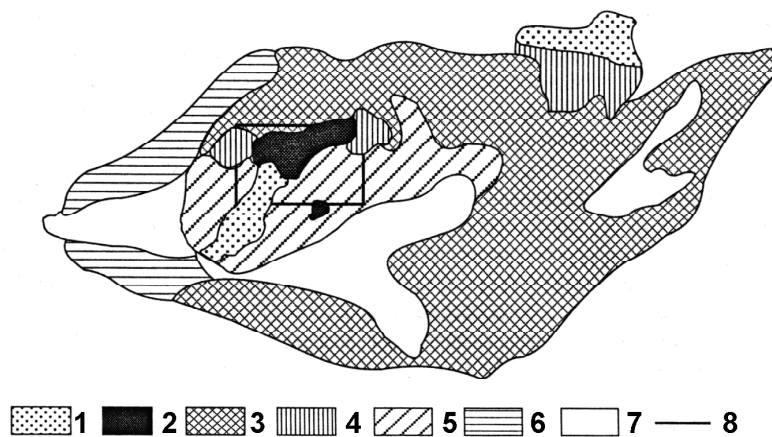


Рис. 1. Схема ландшафтной структуры территории Краснотуранского бора. 1 — вершины и прямые крутые склоны сопок; 2 — узкие плакоры; 3 — пологие склоны; 4 — крутые склоны балок и логов; 5 — вогнутые, покатые и пологие склоны южной и западной экспозиций (песчаные дюны); 6 — полого наклонённые террасовидные поверхности; 7 — плоские пролювиальные днища; 8 — зона интенсивных повреждений насаждений сосновой пяденицей в период вспышки массового размножения в 1975–1978 гг.

Fig. 1. Scheme of landscape structure of Krasnoturansk Forest. 1 — peaks and steep slopes of the hills straight (PSS); 2 — narrow watershed (NW); 3 — gentle slopes (GS); 4 — steep beams and logs (SBL); 5 — concave, sloping and gently sloping southern and western exposures (sand dunes) (SD); 6 — terraced surface (TS); 7 — proluvial flat bottoms (PFB); 8 — zone of intensive of stands by *B. piniarius* in period of outbreak (1975–1978).

Выделенные урочища характеризуют специфику размещения лесной растительности в Сыдино-Тубинском междуречье.

Урочище 1 («*Вершина сопки*»). Вершины и крутые прямые склоны сопки с сухими, свежими, влажноватыми простыми и сложными субориями (B1, B2, C2) на супесчаных светло-серых почвах, с сообществами сосняков кустарниково-травяно-зеленомошных, березняков с осиной кустарниково-травяных, зарослями акации, спиреи и кизильника разнотравно-злаковыми. Этот вид урочищ характеризуется жёсткими лесорастительными условиями, обусловленными значительным нагреванием поверхности почвы и крайне низким уровнем грунтовых вод.

Урочище 2 («*Плакор*»). Узкие плакоры, прилегающие к вершинам сопки с сухими борами A1 и влажноватыми субориями B2 на пылевато-песчаных «боровых песках», с сообществами сосняков ксерофильно-травяно-зеленомошных. Древостои чистые, одновозрастные, III класса бонитета. Подлесок представлен спиреей средней, караганой жёлтой, в травяно-кустарничковом ярусе доминирует брусника. Сильно развит моховой покров, среди мхов преобладают *Pleurosium Schreberi* (Brid) Mitt., *Dicranus polysetum* Sw.

Урочище 3 («*Пологие склоны*»). Пологие склоны, сложенные супесчаными обогащёнными отложениями с богатыми, сложными суховатыми и свежими субориями (B2, C2), сообществами сосняков кустарниково-разнотравных. Сосновые древостои II–III класса бонитета, разновозрастные, с примесью берёзы.

Урочище 4 («*Крутые склоны*»). Крутые склоны балок и логов с сухими и свежими березняками и осинниками (C1, C2) на светло-серых и серых супесчаных почвах, с сообществами березняков, реже осинников кустарниково-разнотравных.

Урочище 5 («*Дюны*»). Вогнутые, покатые и пологие склоны южной и западной экспозиций, сложенные рыхлыми песками с дюнами, расчленённые логами с преобладанием сухих и свежих боров (A1, A2, B2) на «боровых песках», с сообществами сосняков лишайниково-мертвопокровных, сосняков зеленомошно-брусничных, сосняков с акацией травяно-бруснично-зеленомошных, приуроченных к водосборным понижениям логам. Участки мертвопокровных сосняков приурочены, как правило, к дерново-боровым примитивным почвам вершин и затенённым склонам дюн. Контактуют мертвопокровные сосняки с бруснично-зеленомошными и разнотравно-брусничными. Имеющийся подрост сосредоточен в конусах полуденной тени деревьев. Нижние ярусы почти не развиты. Водосборные понижения и лога заняты сосняками зеленомошными и кустарниково-зеленомошно-брусничными.

Урочище 6 («*Терраса*»). Пологонаклонённые террасовидные поверхности, сложенные супесями, расчленённые неглубокими продольно-параллельными ложбинами с богатыми свежими и влажноватыми

субориями (B2, C2) на светло-серых супесчаных почвах с сообществами сосняков кустарниково-зеленомошных, сосняков с берёзой кустарниково-травяных.

Урочище 7 («*Днища*»). Плоские пролювиальные днища между увалами и сопками, сложенные песками с продольными дюнами, болотами и кочкарными березняками замкнутых впадин, влажноватыми субориями понижений, свежими и сухими борами на склонах и вершинах дюн (A1, B2, C4), сообществами сосняков лишайниково-мертвопокровных, сосняков травяно-бруснично-зеленомошных, березняков дернисто-осоковых.

В табл. 1 представлена краткая лесотаксационная характеристика насаждений (на момент начала исследований — 1979 г.) в различных урочищах Краснотуранского бора.

Активная хозяйственная деятельность на территории Краснотуранского бора не ведётся, он служит рекреационным объектом, посещаемым местным населением. В связи с этим можно говорить о том, что на территории Краснотуранского бора можно наблюдать естественные экологические процессы.

Комплекс видов насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору типичен для сосновых боров Сибири [Пальникова, Кондаков, 1982; Тарасова, 1982; Пальникова, 1987; Исаев и др., 1997; Пальникова, 1998; Эпова, 1999; Яновский, 2003]. Список изученных видов включает в себя сосновую пяденицу *Bupalus piniarius* L., углокрылую сосновую пяденицу *Semiothisa liturata* Cl. (Geometridae) и соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* L. (Lasiocampidae).

В течение 1979–2011 гг. плотность популяций этих видов определялась во второй декаде августа методом околата на матерчатый полог. Ежегодные учёты численности филлофагов проводились в пяти типах урочищ: 1 — «Вершина сопки»; 2 — «Плакор»; 5 — «Дюны»; 6 — «Терраса»; 7 — «Днища».

Расчёт показателей когерентности

Для лесных насекомых можно выделить два основных типа когерентности: пространственную когерентность популяционной динамики одного вида насекомых в разных местообитаниях и временную когерентность двух видов в одном местообитании.

Для оценок периодичности рядов популяционной динамики отдельных видов в различных местообитаниях и когерентности динамики двух видов вычислялись спектры рядов популяционной динамики отдельных видов и взаимные корреляционные функции различных рядов динамики.

Если $X(t)$ — стационарный временной ряд динамики численности некоторого вида лесных насекомых, то он может быть представлен в виде ряда Фурье [Дженкинс, Ваттс, 1972]:

$$X(t) = R_0 + 2 \sum_{m=1}^{n-1} R_m \cos(2\pi m f_m t + \varphi_m) + R_n \cos 2\pi f_n t \quad (1),$$

где R_m — амплитуда, а j_m — фаза m -ой гармоники.

Таблица 1. Лесотаксационная характеристика насаждений различных урочищ Краснотуранского бора
Table 1. Inventory parameters of forest stands in various landscape conditions in Krasnoturansk Forest

Урочище	Квартал	Площадь, га		Характеристика насаждений						
		общая	покрытая лесом	состав	класс возраста	средняя высота, м	средний диаметр, см	бонитет	полнота	тип леса*
1	64, 76, 77	331	315	10С	IV	19,0	23	II	0,8	A
2	62, 63	207	202	10С	IV	17,0	18	III	0,9	B
5	75, 77, 78	335	300	10С	IV	18,0	22	II	0,7	C, D
6	55, 99	193	168	10С ед. Б	II, IV	8,0	9	III	0,8	E
7	91	110	99	10С	IV	20,0	21	II	0,8	E

* типы леса: А — сосняк разнотравно-зеленомошный; В — сосняк бруснично-зеленомошный; С — сосняк лишайниково-бруснично-зеленомошный; D — сосняк разнотравно-лишайниково-мертвопокровный; E — сосняк разнотравно-бруснично-зеленомошный.

Спектр временного ряда представляет собой преобразование Фурье ряда $X(t)$:

$$X(f) = \int_{-\infty}^{\infty} X(t)e^{-j2\pi ft} dt \quad (2),$$

где $j = \sqrt{-1}$ — мнимая единица.

Спектр (2) можно записать как произведение амплитудной и фазовой составляющих следующим образом [Дженкинс, Ваттс, 1972]:

$$X(f) = A(f)\exp(jF(f)) \quad (3),$$

где $A(f)$ — амплитудная составляющая спектра, $F(f)$ —

фазовая составляющая спектра, $f = \frac{1}{2T_{min}}$ — частота

Найквиста, где T_{min} — интервал времени между двумя последовательными отсчётами переменных временного ряда.

Так как при проведении учётов численности популяций лесных насекомых в качестве единицы временной шкалы используется один год (то есть $T_{min} = 1$), то частота Найквиста f колебаний временных рядов динамики численности лесных насекомых изменяется в пределах от 0 до 0,5 гц по Найквисту.

Если $X_1(t)$ и $X_2(t)$ — временные ряды динамики двух видов лесных насекомых в одном местообитании или же временные ряды динамики одного вида лесных насекомых в двух местообитаниях, то взаимная корреляционная функция записывается следующим образом:

$$\rho_{12}(k) = \frac{\gamma_{12}(k)}{\sigma_1^2 \cdot \sigma_2^2} \quad (4),$$

где $\gamma_{12}(k) = M[(x_1(t) - M[x_1(t)]) \cdot (x_2(t+k) - M[x_2(t)])]$ — взаимная ковариационная функция, σ_i^2 ($i = 1, 2$) — дисперсии анализируемых временных рядов.

Если ряды когерентны, то их функции спектральной плотности схожи, а взаимная корреляционная функция имеет максимум при сдвиге k , равном фазовому сдвигу. Если максимум взаимной корреляционной функции имеет место при сдвиге $k = 0$, то ряды синфазны.

Для расчётов спектральных характеристик использовался пакет статистической обработки Statistica 6.0 [Халафян, 2007]. Спектральные характеристики оценивались с использованием для сглаживания данных окна Хэмминга с весовой функцией (0,035714; 0,241071; 0,446429; 0,241071; 0,035714).

Результаты и обсуждение

Анализ когерентности временных рядов популяционной динамики лесных насекомых проводился на основе данных ежегодных учётов сосновой пяденицы, углокрылой сосновой пяденицы и соснового шелкопряда в пяти местообитаниях Краснотуранского бора.

В табл. 2 приведены данные по средней многолетней плотности популяций изученных видов в различных местообитаниях и стандартным отклонением от средних значений.

Как видно из табл. 2, плотность популяций изученных видов филофагов во всех местообитаниях низка и в большинстве случаев превышает одной особи на дерево. При этом стандартные отклонения во всех случаях больше средних значений, что указывает на значительные колебания плотности популяций. На рис. 2 приведены типичные кривые популяционной динамики двух видов — сосновой пяденицы и углокрылой сосновой пяденицы в местообитании «Дюны».

Анализ показал, что временного тренда плотности популяций для этих видов не наблюдается и попу-

Таблица 2. Средние многолетние плотности (особей на дерево) популяций изученных видов и стандартные отклонения от средних значений в различных местообитаниях

Table 2. Average density (individuals per tree) and standard deviation of studied species population in various landscape conditions

Виды	Местообитание				
	терраса TS	дюна SD	плакор NW	днища PFB	вершина сопки PSS
<i>Semiothisa liturata</i> Cl. (SL) углокрылая сосновая пяденица (УП)	0,16/0,30	0,16/0,27	0,05/0,07	0,17/0,38	0,09/0,14
<i>Bupalus piniarius</i> L. (BP) сосновая пяденица (СП)	0,12/0,19	1,59/3,56	0,76/1,36	0,17/0,33	0,79/2,07
<i>Dendrolimus pini</i> L. (DP) сосновый шелкопряд (СШ)	0,42/0,84	0,35/0,67	0,16/0,29	0,08/0,13	0,18/0,30

Примечание: в числителе — средние многолетние плотности популяций, в знаменателе — стандартные отклонения от средних значений.

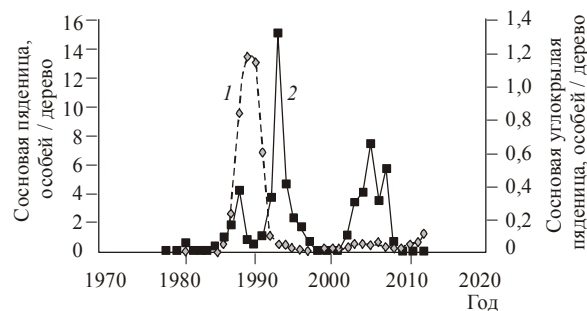


Рис. 2. Плотность населения гусениц в местообитании «Дюны» в течение 1979–2012 гг. 1 — сосновая пяденица (*B. piniarius*), 2 — углокрылая сосновая пяденица (*S. liturata*).

Fig. 2. The larvae densities in Sand Dune ecotop during 1979–2012. 1 — *B. piniarius*, 2 — *S. liturata*.

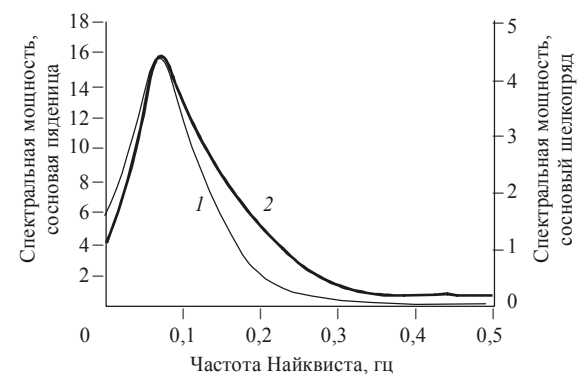


Рис. 3. Спектральные мощности временных рядов популяций сосновой пяденицы и соснового шелкопряда в урочище «Дюны». 1 — сосновая пяденица (*B. piniarius*), 2 — сосновый шелкопряд (*D. pini*).

Fig. 3. Spectral densities of *B. piniarius* and *D. pini* time series of population dynamics in Sand Dune ecotop (1 — *B. piniarius*, 2 — *D. pini*).

ляционную динамику отдельных видов в местообитаниях можно рассматривать как стационарный процесс, который характеризуется наличием только циклических и случайных составляющих. Как видно на рис. 2, для исследованных видов имеют место подъёмы и спады плотности популяции. Для оценки пери-

одичности популяционной динамики были вычислены функции спектральных мощностей временных рядов всех изученных видов во всех местообитаниях. На рис. 3 приведены кривые спектральной мощности типичных временных рядов популяционной динамики соснового шелкопряда и сосновой пяденицы.

Как видно на рис. 3, на кривых спектральной мощности наблюдаются статистически значимые пики на частоте $f=0,067$ гц, то есть для этих рядов действительно имеют место периодические подъёмы численности популяций в среднем через каждые

$$\frac{1}{f} = \frac{1}{0,067} \approx 15 \text{ лет.}$$

Однако циклические колебания плотности популяций сосновой пяденицы и соснового шелкопряда наблюдаются не во всех урочищах. Для сосновой пяденицы статистически значимые пики функции спектральной мощности, а, значит, и выраженные циклические колебания плотности популяции, наблюдались в трёх местообитаниях: «Дюны», «Вершина сопки» и «Плакор». Для соснового шелкопряда циклические колебания плотности популяции наблюдаются в двух местообитаниях — «Дюны» и «Терраса». В местообитаниях, где наблюдается циклическая популяционная динамика, пик функции спектральной мощности и для соснового шелкопряда, и для сосновой пяденицы приходится на одну и ту же частоту Найквиста $f=0,067$ гц, то есть период T между двумя смежными пиками плотности популяции соснового шелкопряда составляет те же самые 15 лет, что и период колебаний плотности сосновой пяденицы.

Степень когерентности популяционной динамики двух временных рядов определялась по характеристикам взаимной корреляционной функции. На рис. 4 приведена типичная взаимная корреляционная функция для временных рядов двух видов в одном местообитании (рядов динамики сосновой пяденицы и углокрылой сосновой пяденицы в местообитании «Терраса»), а на рис. 5 — взаимная корреляционная функция одного и того же вида в разных местообитаниях (рядов динамики сосновой пяденицы в местообитаниях «Терраса» и «Дюна»).

Статистически значимый сдвиг взаимной корреляционной функции на рис. 4 указывает на то, что максимумы рядов динамики численности углокрылой пяденицы запаздывают на два года по отношению к максимумам рядов динамики численности сосновой пяденицы в том же местообитании. Статистически значимый сдвиг взаимной корреляционной функции на рис. 5 указывает на одно–двухлетнее запаздывание максимумов рядов динамики численности сосновой пяденицы в местообитании «терраса» по отношению к максимумам рядов динамики этого же вида в местообитании «Дюна».

Расчёты взаимных корреляционных функций были выполнены для всех изученных видов во всех местообитаниях (табл. 3).

Как видно из табл. 3, для всех местообитаний имеет место запаздывание (от 1 до 4 лет) популяционной динамики углокрылой сосновой пяденицы и соснового шелкопряда по отношению к популяционной динамике сосновой пяденицы. Чем больше средняя плотность сосновой пяденицы по сравнению со средней плотностью других видов филлофагов в том же местообитании, тем более динамика этих видов запаздывает по отношению к колебаниям динамики сосновой пяденицы (рис. 6).

В табл. 4 приведены значения взаимных корреляционных функций популяций сосновой и углокрылой сосновой пядениц в различных местообитаниях.

Как видно из табл. 4 (данные выше главной диагонали), ряды плотностей популяции сосновой пяденицы в разных местообитаниях, различаясь по абсолютным значениям (см. табл. 2), изменяются синхронно во времени, за исключением ряда в местообитании «Терраса», запаздывающего по колебаниям динамики на один – два года.

Для популяций соснового шелкопряда степень когерентности динамики численности существенно выше, чем у популяции сосновой пяденицы (табл. 4, данные ниже главной диагонали). Можно говорить о синфазности популяционной динамики этого вида в различных местообитаниях.

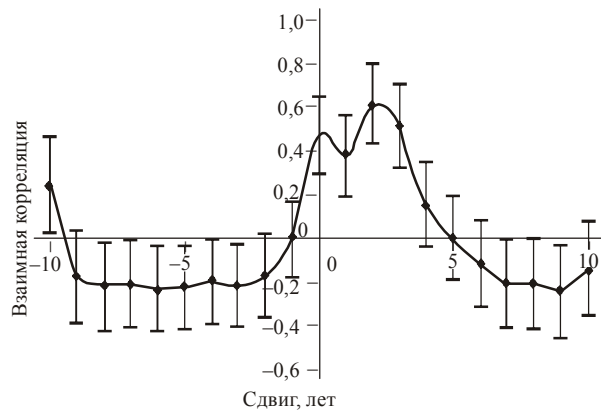


Рис. 4. Взаимная корреляционная функция популяций сосновой пяденицы и углокрылой сосновой пяденицы в местообитании «Терраса».

Fig. 4. Cross-correlation function of *B. piniarius* and *S. liturata* time series of population dynamics in Terrace surface ecotop.

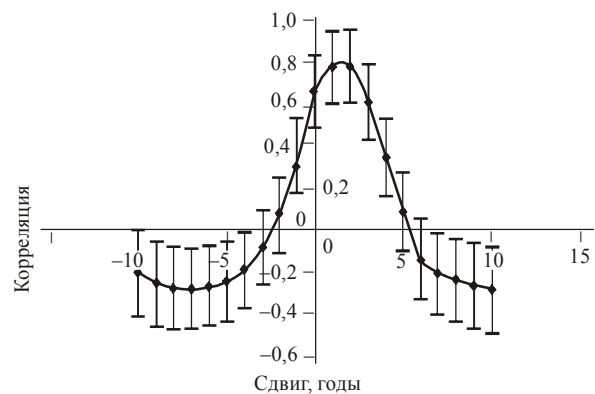


Рис. 5. Взаимная корреляционная функция для временных рядов динамики сосновой пяденицы в местообитаниях «Терраса» и «Дюна».

Fig. 5. Cross-correlation function of *B. piniarius* time series of population dynamics in Terrace surface and Sand Dune ecotops.

Таблица 3. Характеристики взаимных корреляционных функций для различных видов насекомых в одних и тех же местообитаниях

Table 3. Parameters of cross-correlation functions for various species in the same environmental conditions

Пары видов	Местообитание				
	терраса TS	дюны SD	днища PFB	плакор NW	вершина сопки PSS
BP–SL (СП–УП)	–3/0,56	–4/0,61	–3/0,39	–1/0,52	–4/0,25
BP–DP (СП–СШ)	–3/0,66	–4/0,76	–3/0,88	–2/0,56	–3/0,40
SL–DP (УП — СШ)	–1/0,59	–1/0,72	–1/0,38	–1/0,84	–2/0,58

Примечание: в числителе — запаздывание (в годах) максимумов динамики второго вида в паре относительно первого вида, в знаменателе — максимальное значение функции взаимной корреляции.

Таблица 4. Характеристики взаимных корреляционных функций видов в различных местообитаниях (выше главной диагонали — данные для сосновой пяденицы, ниже главной диагонали — для соснового шелкопряда)
Table 4. Parameters of cross-correlation functions for insect species in various environmental conditions (above the main diagonal — the data for *B. piniarius*, below the main diagonal — for *D. pini*)

	Терраса TS	Дюна SD	Плакор NW	Днища PFB	Вершина сопки PSS
Терраса TS	X	-2/0,77	-1/0,76	-1/0,57	-1/0,78
Дюна SD	0/0,79	X	0/0,93	0/0,63	0/0,90
Плакор NW	0/0,95	0/0,89	X	0/0,82	0/0,90
Днища PFB	0/0,80	0/0,99	1/0,89	X	0/0,78
Вершина сопки PSS	0/0,80	0/0,99	1/0,89	1/0,99	X

Таким образом, проведённый анализ показал, что на расстояниях до нескольких километров могут наблюдаться синфазные колебания популяционной динамики различных видов лесных насекомых. Вместе с тем расчёты показывают, что когерентность и синфазность не обязательно характерны для рядов динамики численности популяций одного вида даже на небольших расстояниях между ними. Некогерентность временных рядов одного вида насекомых в различных местообитаниях свидетельствует, что ни эффект, связанный с миграцией особей, ни эффект Морана для отдельного вида не проявляется в данном случае, несмотря на то, что местообитания расположены друг от друга на расстояниях, не превышающих нескольких километров.

Конечно, было бы крайне интересно изучить глобальную когерентность популяционной динамики

одного вида, популяции которого разделены расстоянием в сотни и даже тысячи километров, что исключает миграционные процессы и влияние локальных погодных факторов как причины когерентности популяционной динамики в разных местообитаниях. Возможная когерентность в этом случае может быть связана только с реакцией таких популяций на воздействие глобальных геофизических и климатических факторов, в частности солнечной активности [Чижевский, 1973]. На рис. 7 показана взаимная корреляционная функция временных рядов динамики численности сосновой пяденицы, изученных в течение 1953–1987 гг. в двух местообитаниях на территории Шотландии, отдалённых друг от друга на расстояние около 150 км [Broekhuizen et al., 1993, 1994].

Как видно на рис. 7, значения взаимной корреляционной функции этих временных рядов незначимы

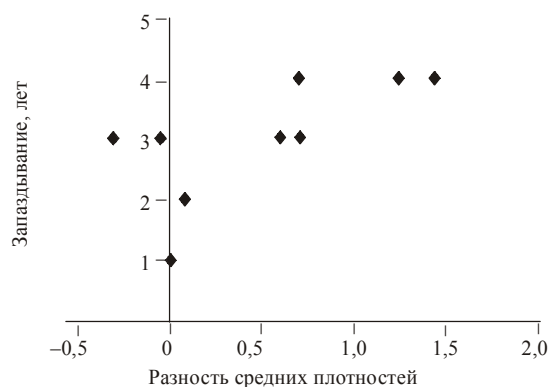


Рис. 6. Запаздывание популяционной динамики соснового шелкопряда и углокрылой сосновой пяденицы по отношению к динамике сосновой пяденицы.

Fig. 6. The delay of the population dynamics of *D. pini* and *S. liturata* in relation to the dynamics of *B. piniarius*.

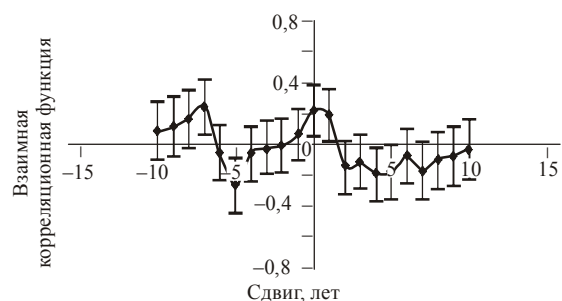


Рис. 7. Взаимная корреляционная функция временных рядов динамики численности сосновой пяденицы в двух местообитаниях на территории Шотландии (4°15' W, 57°32' N; 2°50' W, 56°25' N) в период с 1953 по 1987 гг. [Broekhuizen et al., 1993, 1994].

Fig. 7. Cross-correlation function of *B. piniarius* population dynamics time series in two areas in Scotland (4°15' W, 57°32' N; 2°50' W, 56°25' N) from 1953 to 1987 [Broekhuizen et al., 1993, 1994].

для всех временных сдвигов, что указывает на отсутствие когерентности популяционной динамики сосновой пяденицы в этих местообитаниях. Таким образом, на расстоянии в несколько километров временные ряды одного вида (сосновой пяденицы) могут быть когерентны, а на расстоянии в сотни километров — уже нет, и влияние внешних модифицирующих факторов, которые могли бы синхронизировать динамику популяций сосновой пяденицы в Шотландии на расстояниях в сотни километров, в данном случае не проявляется.

Заключение

Анализ показал, что использование методов корреляционного анализа позволяет детально изучить сопряжённость динамики популяций насекомых — филлофагов в локальных местообитаниях. Анализ взаимных корреляционных функций рядов популяционной динамики позволяет выявить особенности динамики в местообитаниях с различными экологическими характеристиками. Механизмы возникновения когерентных эффектов в рядах популяционной динамики одного вида в различных местообитаниях могут быть различными и зависят как от расстояния между этими местообитаниями, так от ландшафтных характеристик этих местообитаний. На достаточно малых расстояниях между местообитаниями причинами когерентности могут быть миграция особей между местообитаниями и влияние погоды, которая для близко расположенных местообитаний может быть схожей. Для когерентности динамики одного вида в местообитаниях, достаточно далеко отстоящих друг от друга, факторами когерентности могут быть солнечная и геомагнитная активность. Вопрос о существовании синхронизации популяционных циклов под влиянием солнечной активности [Чижевский, 1973] неоднократно обсуждался, однако окончательного ответа до настоящего времени не получено.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ № 11-04-00256.

Литература

- Андерсон Т. 1976. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир. 755 с.
- Дженкинс Г., Ваттс Д. 1972а. Спектральный анализ и его приложения. Вып.1. М.: Мир. 316 с.
- Дженкинс Г., Ваттс Д. 1972б. Спектральный анализ и его приложения. Вып.2. М.: Мир. 287 с.
- Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Суховольский В.Г., Пальникова Е.Н. 1997. Размещение популяций насекомых-филлофагов в зависимости от ландшафтно-экологических характеристик местообитаний // Лесоведение. No.3. С.70–73.
- Кендалл М.Дж., Стьюарт А. 1976. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука. 736 с.
- Киреев Д.М. 1977. Методы изучения лесов по аэроснимкам. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 213 с.
- Марпл-мл. С.Л. 1990. Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир. 584 с.
- Пальникова Е.Н. 1987. Ландшафтно-экологические особенности очагов массового размножения сосновой пяденицы в борах юга Сибири // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука. С.96–106.
- Пальникова Е.Н. 1998. Факторы динамики численности сосновой пяденицы // Лесоведение. No.4. С.3–10.
- Пальникова Е.Н., Кондаков Ю.П. 1982. Сосновая пяденица в ленточных борах Минусинской котловины // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука. С.34–56.
- Пиковский А., Розенблюм М., Курс Ю. 2003. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера. 496 с.
- Тарасова О.В. 1982. Ландшафтно-экологическая специфика вредной лесной энтомофауны Минусинских ленточных боров // Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука. С.18–34.
- Халафян А.А. 2007. Statistica 6. Статистический анализ данных. М.: Бином-Пресс. 512 с.
- Чижевский А.Л. 1973. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль. 349 с.
- Эпова В.И. 1999. Конспект фауны хвоегрызущих насекомых Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. 96 с.
- Яновский В.М. 2003. Лесопатологическое районирование южной части Приенисейской Сибири. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН. 69 с.
- Baars M.A., Van Dijk T.S. 1984. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland // Journal of Animal Ecology. Vol.53. P.375–388.
- Bascompte J., Sole R.V. 1998. Spatiotemporal patterns in nature // Trends in Ecology & Evolution. Vol.13. P.173–174.
- Bjornstad O.N. 2000. Cycles and synchrony: two historical «experiments» and one experience // Journal of Animal Ecology. Vol.69. P.869–873.
- Bjornstad O.N., Bascompte J. 2001. Synchrony and second order spatial correlation in host-parasitoid system // Journal of Animal Ecology. Vol.70. P.924–933.
- Bjornstad O.N., Ims R.A., Lambin X. 1999. Spatial population dynamics: analysing patterns and processes of population synchrony // Trends in Ecology & Evolution. Vol.14. P.427–431.
- Broekhuizen N., Evans H.F., Hassell M.P. 1993. Site characteristics and the population dynamics of the pine looper moth // Journal of Animal Ecology. Vol.62. P.511–518.
- Broekhuizen N., Hassell M.P., Evans H.F. 1994. Common mechanisms underlying contrasting dynamics in two populations of the pine looper moth // Journal of Animal Ecology. Vol.63. P.245–255.
- Buonaccorsi J.P., Elkington J.S., Evans S.R., Liebhold A. 2001. Measuring and testing for spatial synchrony // Ecology. Vol.82. P.1668–1679.
- Curran L.M., Webb C.O. 2000. Experimental test of the spatiotemporal scale of seeds predation in mast-fruiting Diptero-carpaceae // Ecological Monographs. Vol.70. P.129–148.
- Hanski I., Woiwood I.P. 1993. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations // Journal of Animal Ecology. Vol.62. P.656–668.
- Haydon D., Steen H. 1997. 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. Vol.264. P.1375–1381.
- Henttonen H., McGuire D., Hansson L. 1985. Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Annales Zoologici Fennici. Vol.22. P.221–229.
- Liebhold A., Elkington J., Muzika R.M. 2000. What causes outbreaks of gypsy moth in North America? // Population Ecology. Vol.42. P.257–266.
- Liebhold A., Kamata N. 2000. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population? // Population Ecology. Vol.42. P.205–209.
- Liebhold A., Koenig W., Bjornstad O.N. 2004. Spatial Synchrony in population dynamics // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. Vol.35. P.467–490.

- Maron J.L., Harrison S. 1997. Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system // *Science*. Vol.278. P.1619–1621.
- Miller W.E., Epstein M.E. 1986. Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidoptera) // *Environmental Entomology*. Vol.15. P.443–447.
- Myers J.H. 1998. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect // *Ecology*. Vol.79. P.1111–1117.
- Moran P.A.P. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // *Australian Journal of Zoology*. Vol.1. P.291–298.
- Peltonen V., Liebhold A., Bjornstad O.N., Williams D.W. 2002. Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal // *Ecology*. Vol.83. P.3120–3129.
- Pollard E. 1991. Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly population // *Oikos*. Vol.60. P.7–10.
- Raimondo S., Liebhold A.M., Strazanac J.S., Butler L. 2004. Population synchrony within and among Lepidoptera species in relation to weather, phylogeny and larval phenology // *Environmental Entomology*. Vol.29. P.96–105.
- Ranta E., Kaitala V., Lundberg P. 1998. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous populations // *Oikos*. Vol.83. P.376–382.
- Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Yates T.J., Greatorex-Devies J.N. 1997. Correlation extinctions, colonisations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation // *Oecologia*. Vol.109. P.235–241.
- Volney W.J.A., Fleming R.A. 2000. Climate change and impacts of boreal forest insects // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Vol.82. P.283–294.
- Williams D.W., Liebhold A. 1995. Influence of weather on synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) outbreaks in New England // *Environmental Entomology*. Vol.24. P.987–995.

Поступила в редакцию 8.12.2013