

## Дендрохронологическая индикация вспышек размножения филлофагов по радиальному приросту лиственницы в лесостепной зоне Республики Тыва

Т. В. КОСТЯКОВА<sup>1</sup>, Л. В. БЕЛОКОПЫТОВА<sup>1\*</sup>, Д. Ф. ЖИРНОВА<sup>1</sup>, Е. А. БАБУШКИНА<sup>1</sup>, Е. А. ВАГАНОВ<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Хакасский технический институт – филиал ФГАОУ ВО Сибирский федеральный университет  
655017, Абакан, ул. Щетинкина, 27  
E-mail: white\_lili@mail.ru

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

<sup>3</sup>Институт леса им. В. Н. Сукачева, ФИЦ КНЦ СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28

Статья поступила 21.01.2020

После доработки 23.04.2020

Принята к печати 05.06.2020

### АННОТАЦИЯ

Одним из возможных последствий климатических изменений является вариация динамики численности насекомых-филлофагов. Для ретроспективного анализа этой динамики используют годовые кольца деревьев, особенно в регионах с ограниченными документальными данными. Ввиду комплексной природы факторов, определяющих прирост деревьев, для более отчетливого выявления вызванной вредителями дефолиации в древесно-кольцевых хронологиях подавляют климатический сигнал, выраженный прямо или косвенно (через хронологии прироста неповреждаемых видов – нон-хост). Однако на юге Сибири выбор нон-хост видов затрудняется широким распространением полифагов – непарного (*Lymantria dispar* Linnaeus) и сибирского (*Dendrolimus sibiricus* Tsch.) шелкопряда. Поэтому анализ вспышек размножения вредителей в лиственничных лесах низкогогорья Республики Тыва был начат с удаления климатического отклика на основе инструментальных данных, выявления депрессий в остаточных рядах прироста индивидуальных деревьев на нескольких участках и их сравнения с доступными фактическими данными о поражении леса вредителями. Дендроклиматический анализ показал, что модель, включающая отношение осадков к максимальной температуре за июнь – сентябрь предыдущего и июнь текущего сезона, т. е. степень засушливости предыдущего и текущего вегетационных сезонов, описывает 43,7 % региональной изменчивости прироста лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). После удаления этой составляющей выявлено несколько периодов депрессии прироста лиственницы во время подтвержденных литературными источниками вспышек размножения сибирского шелкопряда, непарного шелкопряда и серой лиственничной листовёртки (*Zeiraphera diniana* Gn.). Использование документированных данных за 1998–2016 гг. позволило уточнить пороговые значения доли пострадавших деревьев для значений интенсивности депрессии прироста 1–1,5 стандартных отклонения, обеспечивающих желаемую надежность реконструкции вспышек размножения вредителей. Выявлена зависимость пространственно-временных закономерностей депрессии прироста от вредителя, отражающая его миграцию на пораженной терри-

тории. Показано, что депрессии прироста могут запаздывать по сравнению с фактическим поражением вредителями из-за длительного восстановления после повторной дефолиации.

**Ключевые слова:** *Larix sibirica*, радиальный прирост, вспышки размножения насекомых-вредителей, климатический отклик, юг Сибири.

Прямые или косвенные последствия потепления климата и усиления частоты и интенсивности засух могут стать одной из главных причин массовых вспышек насекомых-вредителей в лесных экосистемах [Esper et al., 2007; Vanhanen et al., 2007; McDowell et al., 2008; Johnson et al., 2010]. Несомненная связь динамики численности фитофагов с предшествующими засушливыми периодами наблюдается в широком спектре условий – от умеренного континентального до тропического климата [Mattson, Haack, 1987; Weber, 1997; Vanhanen et al., 2007; Xu et al., 2019]. При возрастании интенсивности, частоты и пространственного масштаба засушливых периодов вспышки могут не только увеличить площадь поражения и частоту возникновения, но и принять затяжной характер [Ильинский, 1965]. Однако численность одного и того же вида насекомых может по-разному реагировать на изменение климата в разных частях ареала географического распространения насекомых [Thomson et al., 1984; Swetnam, Lynch, 1993] и находиться под влиянием более чем одного экологического фактора [Carruccino, Price, 1995; Simard et al., 2012]. Это может привести к уменьшению масштабов или полному исчезновению вспышек размножения ранее распространенных вредителей [Büntgen et al., 2009; Iyengar et al., 2016; Гниненко, 2018].

Вспышки размножения насекомых-филлофагов оставляют количественно определяемые сигналы в годичных кольцах деревьев, так как дефолиация значительно снижает радиальный рост во время и после года объедания хвои [Weber, 1997], позволяя реконструировать вспышки размножения вредителей [Esper et al., 2007; Büntgen et al., 2009; Hughes et al., 2010; Xu et al., 2019]. Дефолиация влияет также и на структуру годичного кольца – соотношение ранней и поздней древесины, плотность поздней древесины, анатомические параметры клеток и т. п. [Ваганов, Терсков, 1977; Schweingruber, 1979; Fan, Bräuning, 2017].

Тем не менее сложный комплекс внешних воздействий, влияющих на рост и внутрен-

ние ритмы развития деревьев (погода, пожары, изменения ценотических условий и пр.), усложняет выделение отдельных факторов и установление надежных признаков-маркеров дефолиации в результате вспышек массового размножения филлофагов [Filion et al., 1986; Schweingruber, 1988; Liang et al., 1997; Weidner et al., 2010]. Перекрывание ареалов и источников питания для многих филлофагов также затрудняет различение их воздействия, но различия жизненных циклов и привычек питания все же могут обеспечить такую возможность. Климатический сигнал может быть подавлен путем вычитания из динамики прироста модели, описывающей влияние на прирост одного или нескольких климатических факторов [Büntgen et al., 2009], полученной на основе прямых климатических наблюдений или косвенных данных. Рассматриваемые в качестве такой модели хронологии прироста других видов деревьев, не подверженных воздействию тех же вредителей (нон-хост), следует применять с осторожностью, так как возможные различия в климатическом отклике, межвидовая конкуренция в годы дефолиации и другие факторы, по-разному воздействующие на сравниваемые виды, могут приводить к возникновению ошибок [Swetnam et al., 1985].

В течение XX в. площадь сибирских лесов, погибших во время вспышек массового размножения филлофагов и в последующие годы из-за возникшей уязвимости к сопутствующим поражающим факторам, составляет миллионы гектаров [Гниненко, 2003]. Помимо таких опаснейших видов, как сибирский (*Dendrolimus sibiricus* Tsch.) и непарный (*Lymantria dispar* Linnaeus) шелкопряды [Павлов и др., 2009], фиксировали на территории Сибири и вспышки размножения других вредителей [Гниненко, 2018]. Тем не менее низкая плотность населения и медленное развитие управления и защиты лесов привели к очень ограниченному количеству документальных и даже литературных данных о динамике вредителей леса на многих террито-

риях вплоть до конца XX в., в отличие от, например, более густонаселенной исторически Европы, поэтому ретроспективный анализ истории вспышек размножения насекомых-вредителей методами дендрохронологии является актуальным для регионов Сибири.

В одном из этих регионов, Республике Тыва, в лесных экосистемах доминирует лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) [Михайлов, 1961; Макунина и др., 2019], которая в высокогорье соседствует с кедром сибирским и елью сибирской, а ниже, в более подверженных поражению вредителями [Фомин и др., 2019] теплых и сухих условиях, – с березой повислой и сосной обыкновенной. К сожалению, несмотря на сходный с лиственницей климатический сигнал в лесостепной зоне [Babushkina et al., 2019] береза и сосна также поражаются и сибирским, и непарным шелкопрядами [Коломиец, 1962; Воронцов, 1982; Фомин, Сапелкин, 2012], что затрудняет их использование как нон-хост видов. Не могут быть использованы в этом качестве и темнохвойные породы из-за отличающегося климатического отклика [Swetnam et al., 1985; Герасимова и др., 2010; Назаров, Мыглан, 2012; Бочаров, Савчук, 2015]. Поэтому дендрохронологический анализ динамики вспышек размножения вредителей лиственницы следует проводить комплексно, начиная с уточнения литературных и документальных свидетельств о поражении филлофагами для конкретных выборок деревьев лиственницы (участков). Целью данного исследования является анализ вклада вспышек размножения филлофагов в прирост лиственницы лесостепной зоны Тывы, включая удаление климатического отклика на основе инструментальных данных, выявление депрессий в остаточных рядах прироста индивидуальных деревьев на нескольких участках и их сравнение с доступными фактическими данными о поражении вредителями.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Район исследования.** Исследование проведено на территории Тувинской ландшафтной области (Саяно-Алтайская горная страна), расположенной в континентальной Азии [Михайлов, 1961]. Значительную часть области занимает Тувинская котловина (500–1100 м

над ур. м.), вытянутая в широтном направлении почти на 400 км. С юга она ограничена хребтом Восточный Танну-Ола, а к северу, за хребтом Хорумнуг-Тайга, расположена меньшая по площади Турано-Уюкская котловина, в свою очередь граничащая с более высокими хребтами Западного Саяна (рис. 1). Климат области резко-континентальный [Антонов, 1954]. Зима в котловинах холодная, безветренная и малоснежная (снежный покров 10–30 см), с преобладанием ясной и солнечной погоды. Средние температуры января –25 ... –34 °С. Лето теплое, средние температуры июля 19–21 °С. Из-за “дождевой тени” Алтая и Западного Саяна осадков выпадает мало – 180–290 мм в год, причем 60–85 % осадков выпадает в теплое время года. Было заложено шесть участков сбора материала в древостоях лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) с примесью березы повислой (*Betula pendula* Roth.) вдоль нижней границы леса Тувинской и Турано-Уюкской котловин на высотах 900–1200 м над ур. м. (табл. 1, рис. 1).

**Получение хронологий.** Со взрослых живых деревьев лиственницы без внешних признаков повреждений отбирали по 1–2 керна на уровне груди (~1,3 м от земли). Ширину годичных колец (ШГК) измеряли с точностью 0,01 мм с использованием TSAP-LINTAB [Rinn, 2003], перекрестную датировку проверяли в программе COFESHA [Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001]. Для удаления влияния возрастных изменений и медленно изменяющихся факторов [Cook, Kairiukstis, 1990] длительные тренды представляли в виде отрицательной экспоненты или линейной функции и удаляли из индивидуальных измеренных рядов в программе ARSTAN [Cook, Krusic, 2005]. Данный метод детрендинга оказался наиболее подходящим в данном случае, как показано, например, в дендрохронологическом анализе вспышек размножения серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera diniana* Gn.) [Nola et al., 2006; Speer et al., 2001]. После стандартизации индивидуальные хронологии усреднялись на каждом участке взвешенной средней [Cook, 1985]. В отличие от климатических факторов, как правило, не имеющих значимой автокорреляции, воздействие вспышек размножения вредителей на прирост отражается в его автокорреляционной составляющей, поэтому в данном случае подавление

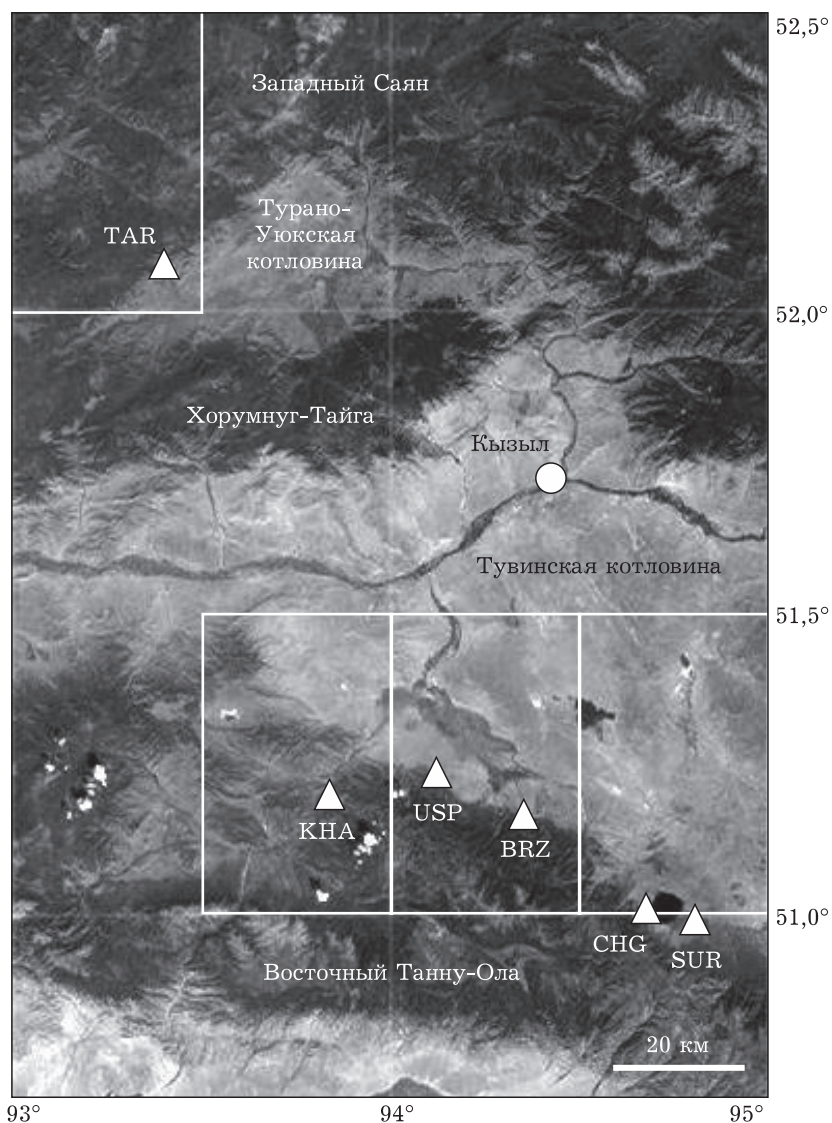


Рис. 1. Карта района исследования. Отмечены участки сбора материала (треугольники), метеостанция “Кызыл” (круг), территории обобщения пространственно-распределенных климатических данных по географической сетке (прямоугольники размером  $0,5^\circ$  широты и долготы)

Т а б л и ц а 1

Описание участков сбора образцов и характеристики стандартных хронологий

Участок		Координаты			Выборка			Хронология			
Название	Код	с. ш.	в. д.	Высота, м над ур. м.	Период, годы	Длительность, лет	Деревьев/кernов	Sd	R-bar	Ms	EPS > 0,85 начиная с
Тарлаг	TAR	52°04'	93°24'	1012	1765–2016	252	26/28	0,468	0,45	0,358	1892
Хову-Аксы	KHA	51°12'	93°50'	942	1943–2016	74	30/30	0,368	0,61	0,313	1951
Успенка	USP	51°14'	94°07'	1158	1789–2016	228	33/35	0,636	0,62	0,369	1802
Березовка	BRZ	51°10'	94°20'	1126	1935–2016	82	38/38	0,400	0,60	0,311	1936
Чагытай	CHG	51°01'	94°41'	1073	1820–2016	197	62/71	0,454	0,43	0,406	1837
Сухая Речка	SUR	50°58'	94°49'	1064	1900–2016	117	22/30	0,378	0,47	0,325	1912
Регион	TUV	–	–	–	1765–2016	252	211/232	0,395	0,37	0,335	1802

П р и м е ч а н и е. SD – стандартное отклонение; MS – средний коэффициент чувствительности.



автокорреляции нецелесообразно. Для оценки изменчивости прироста использовали стандартное отклонение  $SD$  и средний коэффициент чувствительности  $MS$  [Шиятов, 1986; Cook, Kairiukstis, 1990]. Для оценки сходства реакции радиального прироста отдельных деревьев на влияние внешних факторов (т. е. общего внешнего сигнала) применяли средний межсерийный коэффициент корреляции  $R\text{-bar}$  [Cook, 1985]. Для определения периода, в течение которого выборка деревьев является достаточной для оценки общей динамики прироста всей популяции лиственницы в пределах участка, использовали выраженный сигнал популяции  $EPS$  [Wigley et al., 1984].

**Климатический анализ.** В работе использовали ежемесячные ряды осадков и средней температуры метеостанции “Кызыл” ( $51^{\circ}42'$  с. ш.,  $94^{\circ}27'$  в. д., 625 м над ур. м., 1943–2016 гг.) и ежемесячные ряды, полученные для района исследования из пространственно-распределенных полей минимальной, средней и максимальной температур и осадков CRU TS [Harris et al., 2014] и стандартизованного индекса осадков и эвапотранспирации SPEI [Beguería et al., 2014]. Поскольку в 1936 г. в России усовершенствовали методику метеорологических наблюдений и резко увеличили количество метеостанций [NCDC, 2005], пространственно-распределенные в настоящем исследовании ограничили периодами 1936–2016 гг. (температуры и осадки) и 1936–2013 гг. (SPEI) для обеспечения их надежности. Корреляции между рядами одной переменной из разных источников использовали для оценки однородности климатических колебаний в пределах района исследования. Климатические факторы, значимо влияющие на рост деревьев, выявляли с помощью корреляции ежемесячных и обобщенных (сезонных) рядов с локальными и региональной хронологиями. Реконструкцию климатически обусловленной составляющей радиального прироста проводили в рамках многофакторной линейной регрессионной модели, где в качестве независимых выступали климатические переменные, имеющие максимальный вклад в прирост, а зависимых – стандартные локальные и региональная хронологии, переведенные в  $Z\text{-scores}$  (т. е. линейно трансформированные к нулевому среднему значению и единичному стан-

дартному отклонению). Долю вариации прироста лиственницы, описываемую моделью, оценивали скорректированным коэффициентом детерминации  $R_{adj}^2$ .

**Выявление вспышек размножения вредителей.** Влияние неклиматических факторов, в том числе вспышек размножения насекомых-вредителей на уровне индивидуальных деревьев, выявляли одним из методов, описанных в работе У. Бюнтгена и др. [Büntgen et al., 2009]. Каждый индивидуальный ряд радиального прироста (стандартные хронологии, т. е. с подавленным возрастным трендом) переводили в  $Z\text{-scores}$  для выравнивания стандартных отклонений и вычитали климатически обусловленную составляющую прироста. В полученных разностных рядах выявляли года с депрессией прироста, т. е. когда фактический прирост меньше климатически предсказанного на определенное значение. Это пороговое значение подбирается эмпирически, например, ранее использовались пороги 1,28 и 1,5 стандартного отклонения [Ryerson et al., 2003; Büntgen et al., 2009]. Для датировки вероятных вспышек размножения вредителей брались годы, когда в локальной выборке (на участке) доля пострадавших деревьев превышает определенный порог (например, 25 % [Nola et al., 2006]). Нами проведен расчет доли пострадавших деревьев для пороговых значений депрессии прироста в диапазоне 1–1,5  $SD$  с шагом 0,1. Для каждого порогового значения депрессии прироста проведена калибровка пороговой доли пострадавших деревьев, обеспечивающая вероятность “ложного” выявления вспышки (т. е. депрессии прироста при низкой численности вредителей) не более 0,1 и 0,05 за период доступных наблюдений по району исследования (1998–2016 гг., данные предоставлены Центром защиты леса Республики Тыва). Периоды, когда в течение нескольких лет наблюдается доля пострадавших деревьев выше пороговой, считали вероятными периодами вспышек размножения вредителей. Для их верификации использовали литературные данные.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина локальных хронологий ШГК лиственницы сибирской варьируется от 74 (КНА) до 252 лет (ТАR) (см. табл. 1). Все хро-

нологии лиственницы в районе исследования имеют высокие значения стандартного отклонения и коэффициента чувствительности, т. е. высокую изменчивость. Коэффициенты межсерияльной корреляции в пределах участка также имеют высокие значения. Расчет EPS показал, что для хронологий КНА и CHG период анализа внешнего сигнала следует начинать с 1951 и 1937 гг. соответственно, так как до этого не было достаточного количества образцов; для остальных хронологий  $EPS > 0,85$  для всего периода климатических наблюдений. Между всеми шестью локальными хронологиями выявлена значимая взаимосвязь, что позволило объединить их в региональную хронологию TUV (табл. 2). Несмотря на более низкие значения межсерияльных корреляций в региональном масштабе, характеристики изменчивости региональной хронологии находятся на том же уровне, что и локальных.

Сравнение климатических данных из разных источников показало, что ежемесячные ряды средней температуры CRU TS, усредненные для юга Тувинской котловины ( $51-51,5^\circ$  с. ш.,  $93,5-95^\circ$  в. д.), имеют корреляции с рядами метеостанции “Кызыл” – 0,70–0,92, осадки – 0,46–0,76; для запада Турано-Уюкской котловины ( $52-52,5^\circ$  с. ш.,  $93-93,5^\circ$  в. д.) корреляции составляют соответственно 0,71–0,92 и 0,53–0,72; корреляции рядов CRU TS для этих двух территорий между собой составляют соответственно 0,98–0,99 и 0,87–0,94. Все корреляции значимы на уровне  $p < 0,05$ . Это означает, что динамика осадков и тем более температур в пределах Тувинской и Турано-Уюкской котловин имеют ярко

Т а б л и ц а 2  
Корреляции между стандартными хронологиями за период 1936–2016 гг.

	TAR	KNA	USP	BRZ	SUR	CHG	TUV
TAR	1,000						
KNA	0,644	1,000					
USP	0,468	0,780	1,000				
BRZ	0,481	0,736	0,655	1,000			
SUR	0,436	0,467	0,357	0,362	1,000		
CHG	0,453	0,560	0,526	0,439	0,777	1,000	
TUV	0,688	0,830	0,751	0,706	0,750	0,878	1,000

П р и м е ч а н и е. Все коэффициенты корреляции значимы на уровне  $p < 0,05$ .

выраженные общие региональные компоненты. С учетом экстремально высоких корреляций между рядами CRU TS двух котловин и во избежание включения в анализ климата высокогорных территорий принято решение использовать в дендроклиматическом анализе только климатические ряды юга Тувинской котловины. Корреляционный анализ (табл. 3) показал, что температура и осадки оказывают значимое влияние на прирост лиственницы в июне текущего и с июня по сентябрь предшествующего вегетационного сезона.

Полученные по формулам, приведенным в табл. 4, сезонные климатические ряды использовались для реконструкции составляющей прироста лиственницы, обусловленной засухами (высокими температурами, малым количеством осадков, низкими значениями индекса засухи SPEI). Поскольку на прирост лиственницы влияют и температуры, и осад-

Т а б л и ц а 3  
Максимальные корреляции стандартных хронологий с климатическими факторами предыдущего и текущего вегетационных сезонов

Участок	Предыдущий сезон: июнь–сентябрь					Текущий сезон: июнь				
	$T_{\min}$	$T_{\text{mean}}$	$T_{\max}$	$P$	SPEI	$T_{\min}$	$T_{\text{mean}}$	$T_{\max}$	$P$	SPEI
TAR	<b>-0,42</b>	<b>-0,47</b>	<b>-0,47</b>	<b>0,44</b>	<b>0,45</b>	<b>-0,29</b>	<b>-0,37</b>	<b>-0,41</b>	<b>0,46</b>	<b>0,37</b>
KNA	<b>-0,31</b>	<b>-0,40</b>	<b>-0,44</b>	<b>0,50</b>	<b>0,44</b>	<b>-0,27</b>	<b>-0,32</b>	<b>-0,35</b>	<b>0,45</b>	<b>0,34</b>
USP	<b>-0,24</b>	<b>-0,30</b>	<b>-0,32</b>	<b>0,42</b>	<b>0,42</b>	<b>-0,22</b>	<b>-0,27</b>	<b>-0,30</b>	<b>0,33</b>	<b>0,23</b>
BRZ	<b>-0,24</b>	<b>-0,28</b>	<b>-0,29</b>	<b>0,32</b>	<b>0,32</b>	-0,17	-0,21	<b>-0,23</b>	<b>0,37</b>	<b>0,33</b>
CHG	<b>-0,38</b>	<b>-0,45</b>	<b>-0,47</b>	<b>0,48</b>	<b>0,37</b>	<b>-0,35</b>	<b>-0,39</b>	<b>-0,40</b>	<b>0,40</b>	<b>0,36</b>
SUR	<b>-0,37</b>	<b>-0,41</b>	<b>-0,42</b>	<b>0,37</b>	<b>0,36</b>	<b>-0,40</b>	<b>-0,41</b>	<b>-0,39</b>	<b>0,34</b>	<b>0,40</b>
TUV	<b>-0,39</b>	<b>-0,47</b>	<b>-0,49</b>	<b>0,51</b>	<b>0,45</b>	<b>-0,36</b>	<b>-0,41</b>	<b>-0,44</b>	<b>0,49</b>	<b>0,42</b>

П р и м е ч а н и е. Выделенные жирным шрифтом коэффициенты корреляции значимы на уровне  $p < 0,05$ .

Скорректированные коэффициенты детерминации ( $R_{adj}^2$ ) линейных регрессионных функций зависимости локальных и региональной стандартных хронологий от климатических факторов июня – сентября предыдущего и июня текущего вегетационных сезонов

Уравнение регрессии	Хронология						
	TAR	KHA	USP	BRZ	CHG	SUR	TUV
$a_0 + a_1P^* + a_2T_{\max}^* + a_3P + a_4T_{\max}$	0,285	<b>0,265</b>	0,235	0,264	<b>0,336</b>	0,226	0,420
$a_0 + a_1SPEI^* + a_2SPEI$	0,255	0,174	0,215	0,258	0,226	0,259	0,340
$a_0 + a_1P^*/T_{\max}^* + a_2P/T_{\max}$	<b>0,291</b>	0,250	<b>0,254</b>	<b>0,312</b>	0,330	<b>0,275</b>	<b>0,437</b>

П р и м е ч а н и е. Для каждой хронологии жирным шрифтом выделено максимальное значение  $R_{adj}^2$  \* – предыдущий вегетационный сезон.

ки, очевидно, что в модель должны быть включены оба фактора как за предыдущий, так и за текущий сезон. С другой стороны, SPEI по определению зависит от обоих факторов, а значит, может теоретически заменить их. Третьим предложенным нами вариантом модели является использование в качестве независимой переменной отношения  $P/T_{\max}$ , по своей сути близкого к широко применяемому в России гидротермическому коэффициенту Селянинова ( $ГТК = 10\Sigma P/\Sigma T_{\text{mean}}$  [Селянинов, 1937]). Этот подход позволил получить наиболее высокое сходство модели с фактическим приростом ( $R_{adj}^2$ ) для большинства участков и для региональной хронологии.

Несмотря на более низкое сходство локальных моделей с фактическими хронологиями по участкам, они хорошо сходятся между собой и с региональной моделью как по значениям количественных коэффициентов уравнения моделей, так и по смоделированной

динамике прироста (рис. 2). Это обуславливает возможность использования на всех участках одной региональной модели в качестве наилучшей из полученных оценок климатически обусловленной компоненты прироста лиственницы на всех участках:

$$f(P/T_{\max}) = -2,11451 + 0,10155 \cdot P^*/T_{\max}^* + 0,28232 \cdot P/T_{\max}, \quad (1)$$

где  $f(P/T_{\max})$  – климатически обусловленная компонента прироста лиственницы, переведенного в Z-scores;  $P^*$  – сумма осадков за июнь – сентябрь предыдущего года;  $P$  – сумма осадков за июнь текущего года;  $T_{\max}^*$  – максимальная температура, усредненная за июнь – сентябрь предыдущего года;  $T_{\max}$  – максимальная температура, усредненная за июнь текущего года.

Для идентификации вспышек размножения вредителей все индивидуальные стандартные ряды ШГК перевели в Z-scores и выч-

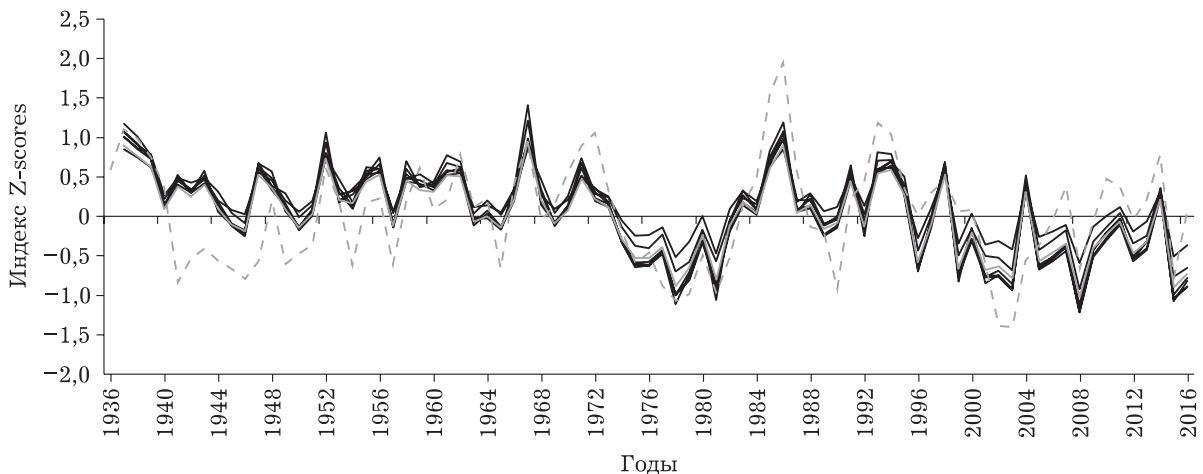
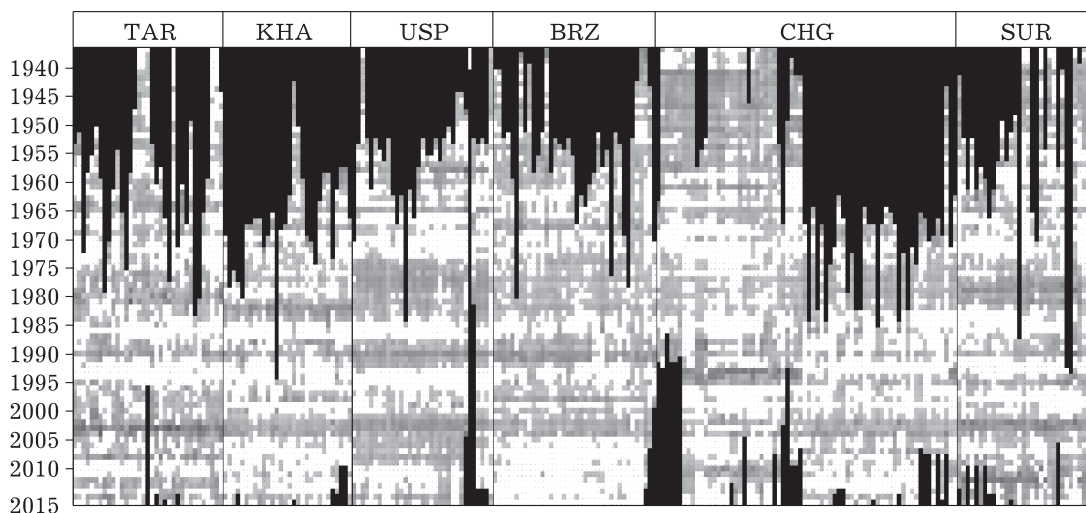


Рис. 2. Модели зависимостей локальных (тонкие линии) и региональной (толстая сплошная линия) хронологий лиственницы от  $P/T_{\max}$  предыдущего и текущего сезонов за 1936–2016 гг. Штриховой линией показана фактическая региональная хронология ШГК лиственницы



Индивидуальные хронологии ШГК за вычетом климатически обусловленной компоненты

Рис. 3. Не связанные с засухами депрессии прироста в индивидуальных рядах ШГК лиственницы (1937–2016 гг.), т. е. остаточные ряды после перевода в Z-scores и вычитания региональной функции  $f(P/T_{\max})$ . Положительные отклонения показаны белым тоном, отрицательные – градиентом в соответствии с интенсивностью

ли из них региональную функцию  $f(P/T_{\max})$ , приведенную в выражении (1); полученная картина колебаний прироста, не связанных с засушливостью вегетационного сезона, показана для всех участков на рис. 3. Хорошо заметно наличие периодов с синхронной для большинства деревьев депрессией прироста, часто совпадающих либо перекрывающихся на разных участках. В наиболее длительных хронологиях депрессии прироста наблюдаются многократно в течение 1940-х – 1960-х годов, позднее хорошо заметны депрессии прироста лиственницы в 1977–1983, 1990–1995, 2000–2004 и 2010–2011 гг.

Выявленные периоды во многом подтверждаются литературными источниками. Так, в 1945–1966 гг. была зафиксирована состоящая из нескольких волн вспышка размножения сибирского шелкопряда в Турано-Уюкской котловине, которая могла затронуть и соседнюю Тувинскую котловину [Коломиец, 1962; Фомин и др., 2019]. В 1961–1987 гг. огромные площади сибирских лесов, в том числе в Туве, пострадали от серой лиственничной листовёртки [Гниненко, 2018]. Вспышки размножения сибирского шелкопряда в Туранском и Тандинском лесхозах наблюдались в 1958–1966, 1969–1977, 1980–1982, 1987–2003 гг. [Фомин и др., 2019]. Максимумы численности непарного шелкопряда отмечены в 1980–1984, 1993–1995 гг. [Фомин, Сапелкин,

2012]. Депрессии прироста 2000–2004 и 2010–2011 гг. сходятся с доступными за этот период более точными данными, полученными от лесничеств (рис. 4).

Очевидно, что рассмотренные периоды различаются как по интенсивности подавления прироста, так и по доле пострадавших деревьев. Поэтому мы сравнили динамику доли деревьев с подавлением прироста на 1–1,5 стандартного отклонения с данными о задокументированных вспышках.

Поскольку доступные данные имеют обобщенный характер, отсутствие депрессии прироста в год вспышки может говорить о том, что в тот момент рассматриваемый участок не был затронут поражением и, соответственно, не является ошибкой. Более информативным является уменьшение вероятности “ложного” выявления вспышки, т. е. определение эмпирических пороговых значений доли пострадавших деревьев и интенсивности депрессии прироста, при которых появление запороговой депрессии в годы с заведомо низкой численностью вредителей в районе имеет вероятность ниже определенного значения (рис. 5). Отметим, что для обоих рассмотренных уровней значимости зависимость между пороговыми значениями доли пострадавших деревьев и отклонения прироста от климатически обусловленной компоненты практически линейная ( $R^2 > 0,9$ ).



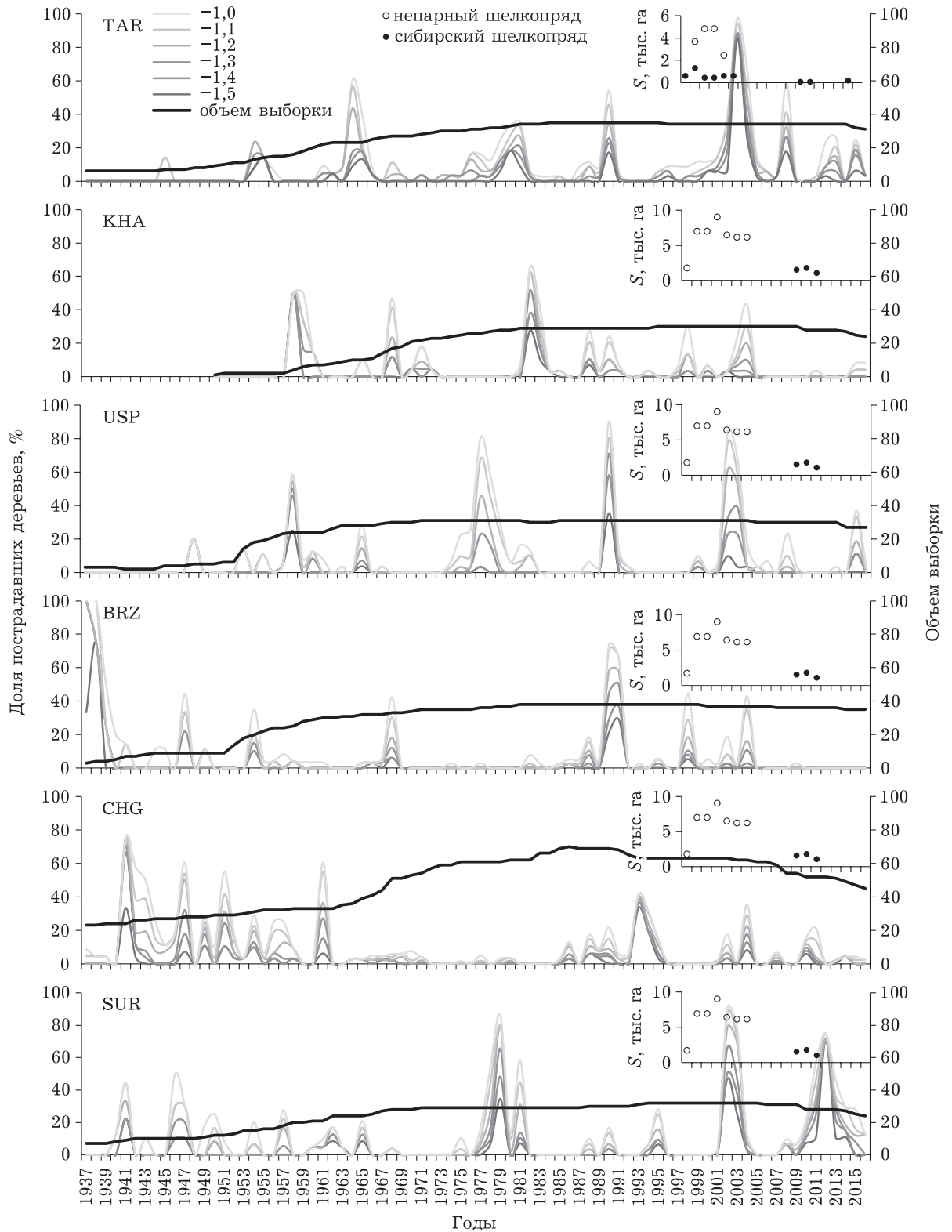
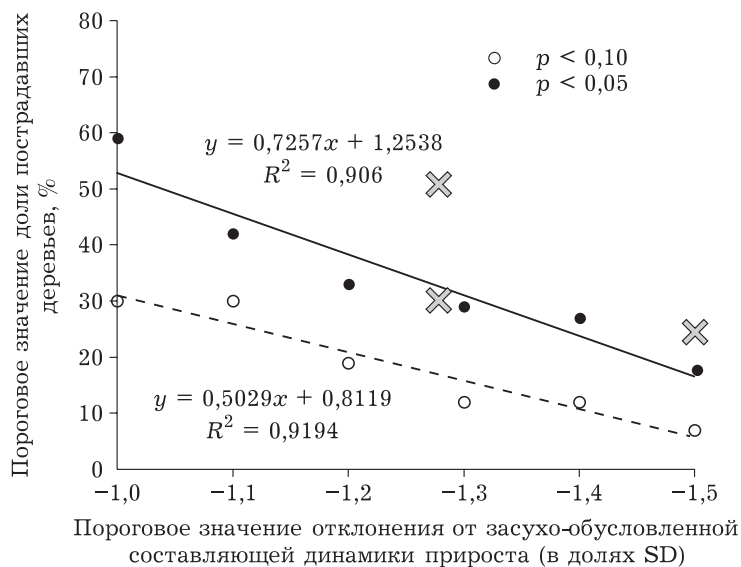


Рис. 4. Динамика доли пострадавших деревьев (интенсивность депрессии прироста 1,0–1,5 стандартных отклонения). Черная линия – динамика объема выборки (количество ядер). На врезках – данные лесничеств по вспышкам размножения вредителей (пораженные площади)

Рис. 5. Зависимость между пороговыми значениями доли пострадавших деревьев и отклонения их прироста от засухо-обусловленной составляющей, обеспечивающими эмпирическую оценку вероятности ложной идентификации вспышки, не превышающую 0,10 и 0,05. Маркеры – фактические данные за период наблюдения вспышек (1998–2016 гг.), линии – функции линейной зависимости. Серые кресты – сочетания пороговых значений, использованные в некоторых других исследованиях: –1,28 и 30 %, –1,28 и 50 % [Ryerson et al., 2003], –1,5 и 25 % [Büntgen et al., 2009]



Другим важным наблюдением является то, что для обеих задокументированных вспышек 1998–2004 и 2009–2011 гг. выраженная депрессия прироста лиственницы наблюдается только начиная с третьей фазы вспышки (после достижения максимума численности вредителя и пораженной площади) и заканчивается через 1–2 года после того, как численность вредителя пришла в норму.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Высокая изменчивость прироста лиственницы и высокие корреляции как между приростом индивидуальных деревьев на одном участке, так и в пределах региона являются индикаторами сильного влияния на прирост внешних факторов, особенно осадков, имеющих сходные характеристики изменчивости. Меньшее сходство между индивидуальными рядами разных участков при этом обусловлено несколькими причинами: 1) расстоянием между участками (до 145 км между наиболее разнесенными участками TAR и SUR), т. е. некоторой пространственной неоднородностью климатических полей и, возможно, генотипа разных популяций лиственницы; 2) возможными различиями локальных условий произрастания (высота, ландшафтные условия); 3) асинхронностью других экологически значимых событий на разных участках, таких как пожары и динамика численности вредителей. Тем не менее выбор участков в сходных

условиях (лесостепная граница в предгорьях) и высокие корреляции между климатическими колебаниями в Турано-Уюкской и Тувинской котловинах обеспечили достаточное единство внешнего сигнала для получения региональной хронологии прироста лиственницы и использования одной региональной модели климатически обусловленной составляющей этого прироста. Более того, обобщение хронологий прироста лиственницы до одной региональной обеспечило некоторое подавление сигнала на неклиматические факторы, обусловленное их возможной асинхронностью.

Что касается климатического отклика в полученных хронологиях, то комбинация отрицательного воздействия температуры как иссушающего фактора и положительного воздействия осадков как источника увлажнения в течение вегетации типична для семиаридных регионов [Stahle et al., 2011; Wu et al., 2013; Shestakova et al., 2016], а ее сезонность объясняется континентальным умеренным климатом района исследования. Максимальные температуры, в теплое время года наблюдающиеся обычно в середине дня, при этом вносят больший вклад в эвапотранспирацию и развитие водного стресса у растений, чем средние и минимальные (как правило, ночные), а потому сильнее коррелируют с хронологиями лиственницы [Williams et al., 2013]. Сходные климатические реакции у лиственницы выявлены и в лесостепных районах соседних территорий [Dulamsuren et al., 2009; Zhirnova et al., 2020].

Большой вклад условий предшествующего сезона связан с тем, что лиственница является листопадным хвойным видом. В отличие от вечнозеленых хвойных деревьев, прирост лиственницы в большей степени зависит от ассимилятов, накопленных во второй половине сезона после завершения первичного роста и камбиальной активности. В самом начале сезона запасенные вещества обеспечивают полное обновление хвои, что в свою очередь сказывается в начинающемся позднее вторичном (радиальном) приросте [Gower, Richards, 1990; Rossi et al., 2009]. С другой стороны, у лиственницы наблюдается высокая устойчивость к дефолиации, вплоть до повторного отрастания хвои в течение того же сезона после ее потери (так как одновременно с хвоей текущего года формируются зачатки хвои для следующего года). Развитие этого механизма, вероятно, связано не только с возможностью повреждения филлофагами, но также анизогидрической стратегией акклиматизации к водному стрессу: лиственница склонна сбрасывать часть хвои при сильных или длительных засухах в качестве защитного механизма уменьшения транспирации [Chenlemuge et al., 2015; Khansaritoreh et al., 2018]. Для обеспечения повторного охвоения, очевидно, также требуется большое количество запасов неструктурных веществ, в первую очередь углеводов.

Мы использовали “эпидемиологический” подход к идентификации вспышек размножения вредителей, т. е. рассмотрели динамику прироста индивидуальных деревьев и в каждом году рассчитали долю пострадавших деревьев на участке, у которых наблюдаются депрессии прироста определенной интенсивности, выходящие за пределы лимитирования роста лиственницы дефицитом увлажнения. Такой подход предполагает, что депрессия прироста, не связанная с климатом, может объясняться другим общим угнетающим фактором, в частности биотическим, если она синхронно проявляется у достаточно большой доли деревьев в пределах одного или нескольких участков. Как показала калибровка вероятности “ложной” идентификации вспышек на имеющейся выборке (см. рис. 5), использованные в других исследованиях пороговые значения обеспечивают уровень значимости выявления вспышек, близкий к  $p < 0,05$  или более высокий. Однако возможность эмпири-

ческой оценки вероятности обратной ошибки (отсутствие депрессии прироста в год зафиксированной вспышки) осложняется тем, что сохраняемые при лесопатологическом обследовании и доступные позднее данные по поражению вредителями носят обобщенный характер (как правило, только площадь поражения). Также уменьшает возможности проверки и то, что многие вредители в течение вспышки размножения мигрируют в пределах пораженной площади. Например, серая лиственничная листовертка мигрирует из-за того, что хвоя лиственницы, формирующаяся после дефолиации, имеет отличающийся, менее привлекательный для этого вредителя химический состав [Воронцов, 1982]. Эта закономерность предотвращает повторную дефолиацию, что сходится с наблюдаемым более хаотичным пространственно-временным распределением пострадавших деревьев по сравнению с другими периодами во время вспышек размножения этого вредителя в Тыве в 1961–1987 гг. Также это показывает, что использование данных с нескольких участков повышает возможности дендрохронологического выявления вспышек размножения мигрирующих вредителей в определенном районе.

Запаздывание реакции прироста на вспышку размножения вредителя, наблюдаемое для двух задокументированных вспышек, может быть обусловлено следующими причинами. Во-первых, поражение рассмотренных участков вредителем могла произойти не в начале, а ближе к пику вспышки. Во-вторых, при повторной дефолиации в течение одного сезона, характерной для имеющего более длительный жизненный цикл сибирского шелкопряда, или в течение двух и более сезонов последовательными поколениями непарного шелкопряда необходимость возобновления хвои истощает запасы питательных веществ, что не только замедляет рост деревьев, но и делает их более уязвимыми к сопутствующим факторам – ксилофагам, грибковым инфекциям, пожарам. В-третьих, в данном исследовании была использована модель климатически обусловленной компоненты прироста, использующая допущение о линейности взаимосвязи прироста с предложенным нами показателем засухи  $P/T_{\max}$ , и не учтен пост-эффект от экстремальных засух [McDowell et al., 2010; Galiano et al., 2011]. И наконец, не следует забывать

и возможность вклада в прирост лиственницы других, неучтенных в данном исследовании факторов локального или регионального масштаба, таких как пожары или зимние климатические условия (например, влияние на прирост лиственницы в Хакасии температур в период перед установлением снегового покрова [Zhirnova et al., 2020]).

Для того чтобы более надежно выявить причины этого запаздывания, можно уточнить сроки фактического поражения деревьев вредителем, рассмотрев анатомическую структуру годичных колец. Для более точной идентификации вспышек могут быть использованы уже известные закономерности [Ваганов, Терсков, 1977; Schweingruber, 1979; Fan, Bräuning, 2017] – уменьшение размеров клеток и особенно толщины клеточной стенки в период дефолиации и последующие годы, уменьшение доли поздней древесины в год атаки вредителем и, наоборот, ее увеличение в период восстановления. Учитывая распространенность в районе исследования нескольких вредителей с разным жизненным циклом и степенью оседлости, в анатомической структуре годичных колец можно будет увидеть также различие между воздействием повторной и разовой дефолиации, между ее влиянием в первой и второй половине сезона, что также перспективно для реконструкции истории вспышек их размножения.

## ВЫВОДЫ

1. В лесостепной зоне котловин Республики Тыва синхронность динамики прироста лиственницы и ее климатический отклик достаточно выражены для получения модели региональной компоненты прироста, обусловленной засухами в течение июня – сентября предшествующего и июня текущего вегетационных сезонов. Наилучшее качество модели получено при использовании в качестве предикторов отношения осадков к максимальной температуре.

2. Использование документированных вспышек размножения насекомых-филлофагов за последние 20 лет позволило уточнить пороговые значения доли пострадавших деревьев для разных значений интенсивности депрессии прироста, обеспечивающих желаемую надежность реконструкции.

3. Закономерности выявленных периодов дефолиации лиственницы на нескольких участках зависят от вида вредителя. В частности, поражение серой лиственничной листоверткой наблюдается в разные годы на соседних участках и даже у деревьев в пределах участка.

4. При реконструкции вспышек за пределами рассмотренного периода необходимо учитывать возможное запаздывание депрессии прироста, связанное с длительным восстановлением после повторной дефолиации.

5. Для уточнения периода поражения вредителями и вида вредителя на конкретных участках и у отдельных деревьев, а также возможных причин запаздывания перспективно использование анатомических характеристик годичных колец лиственницы в периоды возможных вспышек.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 19-18-00145).

## ЛИТЕРАТУРА

- Антонов В. С. О климатическом районировании Тувы // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1954. Т. 86, вып. 6. С. 532–536.
- Бочаров А. Ю., Савчук Д. А. Структура лесов и климатический отклик деревьев в зоне контакта “лес – степь” (Горный Алтай) // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2015. № 4 (8). С. 426–440.
- Ваганов Е. А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 94 с.
- Воронцов А. И. Лесная энтомология. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1982. 384 с.
- Герасимова О. В., Жарников З. Ю., Кнорре А. А., Мыглан В. С. Климатически обусловленная динамика радиального прироста кедра и пихты в горно-таежном поясе природного парка “Ергаки” // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2010. № 3 (1). С. 18–29.
- Гниненко Ю. И. Вспышки массового размножения лесных насекомых в Сибири и на Дальнем Востоке в последней четверти XX в. // Лесохозяйственная информация. 2003. № 1. С. 46–57.
- Гниненко Ю. И. “Забытые” хвое- и листогрызущие вредители леса // Чтения памяти Андрея Игнатьевича Ильинского: сб. докл. / отв. ред. Ю. И. Гниненко. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. С. 5–24.
- Ильинский А. И. (ред.) Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 525 с.
- Коломиец Н. Г. Сибирский шелкопряд и его роль в хвойных лесах Западной Сибири // Тр. по лесн. хоз-ву Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. Вып. 7. Естественное возобновление хвойных в Западной Сибири. С. 137–161.
- Макунина Н. И., Егорова А. В., Писаренко О. Ю. Ареалы высотно-зональных лесов Тувы // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019. № 1 (18). С. 311–319.



- Михайлов Н. И. Горы Южной Сибири: очерк природы. М.: Географиз, 1961. 238 с.
- Назаров А. Н., Мыглан В. С. Перспективы построения 6000-летней хронологии по сосне сибирской для территории Центрального Алтая // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2012. № 5 (1). С. 70–88.
- Павлов И. Н., Агеев А. А., Барабанова О. А. Формирование годичных колец у основных хвойных лесобразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans* Sibiricus Tschetv. // Хвойные бореальной зоны. 2009. № 26 (2). С. 161–172.
- Селянинов Г. Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата // Мировой агроклиматический справочник. Л.: Гидрометеиздат, 1937. С. 5–29.
- Фомин С. Н., Сапелкин С. В. История лесопатологического мониторинга очагов непарного шелкопряда в предгорьях Восточного и Западного Танну-Ола // Материалы XI Убсунурского междунар. симп. (3–8 июля 2012 г., Кызыл): Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование. Кызыл: РИО Тув. гос. ун-та, 2012. С. 194–197.
- Фомин С. Н., Баринов В. В., Мыглан В. С. Сибирский шелкопряд в Республике Тыва, история исследований // Сиб. лесн. журн. 2019. № 5. С. 3–14.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- Babushkina E. A., Zhirnova D. F., Belokopytova L. V., Tychkov I. I., Vaganov E. A., Krutovsky K. V. Response of four tree species to changing climate in a moisture-limited area of South Siberia // Forests. 2019. N 10 (11). Article 999.
- Beguéría S., Vicente-Serrano S. M., Fergus R., Borja L. Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (SPEI) revisited: parameter fitting, evapotranspiration models, kernel weighting, tools, datasets and drought monitoring // Int. J. Climatol. 2014. N 34. P. 3001–3023.
- Büntgen U., Frank D., Liebhold A., Johnson D., Carrer M., Urbinati C., Grabner M., Nicolussi K., Levanić T., Esper J. Three centuries of insect outbreaks across the European Alps // New Phytologist. 2009. N 182. P. 929–941.
- Cappuccino N., Price P. W. Population dynamics: new approaches and synthesis. San Diego (CA): Academic Press, 1995. 429 p.
- Chenlemuge T., Schuldt B., Dulamsuren C., Hertel D., Leuschner C., Hauck M. Stem increment and hydraulic architecture of a boreal conifer (*Larix sibirica*) under contrasting macroclimates // Trees. 2015. N 29 (3). P. 623–636.
- Cook E. R. A time series analysis approach to tree-ring standardization: PhD dissertation. Tucson (AZ): University of Arizona, 1985. 171 p.
- Cook E. R., Kairiukstis L. A. Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.
- Cook E. R., Krusic P. J. Program ARSTAN (Version 41d). Palisades (NY): Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia Univ., 2005. URL: <http://www.ldeo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/resources/software>
- Dulamsuren C., Hauck M., Bader M., Osokhjargal D., Oyungerel S., Nyambayar S., Runge M., Leuschner C. Water relations and photosynthetic performance in *Larix sibirica* growing in the forest-steppe ecotone of northern Mongolia // Tree Physiol. 2009. N 29 (1). P. 99–110.
- Esper J., Buntgen U., Frank D. C., Nievergelt D., Liebhold A. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects // Proc. of the Royal Soc. B: Biol. Sci. 2007. N 274. P. 671–679.
- Fan Z. X., Bräuning A. Tree-ring evidence for the historical cyclic defoliator outbreaks on *Larix potaninii* in the central Hengduan Mountains, SW China // Ecol. Indic. 2017. N 74. P. 160–171.
- Filion L., Payette S., Gauthier L., Boutin Y. Light rings in sub-arctic conifers as a dendrochronological tool // Quaternary Res. 1986. N 26. P. 272–279.
- Galiano L., Martínez-Vilalta J., Lloret F. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode // New Phytologist. 2011. N 190 (3). P. 750–759.
- Gower S. T., Richards J. H. Larches: deciduous conifers in an evergreen world // BioScience. 1990. N 40 (11). P. 818–826.
- Grissino-Mayer H. D. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA // Tree-Ring Res. 2001. N 57. P. 205–221.
- Harris I., Jones P. D., Osborn T. J., Lister D. H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS 3.10 Dataset // Int. J. Climatol. 2014. N 34. P. 623–642.
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bull. 1983. N 43. P. 68–78.
- Hughes M. K., Swetnam T. W., Diaz H. F. Dendroclimatology: progress and prospects. Dordrecht: Springer, 2010. 365 p.
- Iyengar S. V., Balakrishnan J., Kurths J. Impact of climate change on larch budmoth cyclic outbreaks // Sci. Rep. 2016. N 6. Article 27845.
- Johnson D. M., Buntgen U., Frank D. C., Kausrud K., Haynes K. J., Liebhold A. M., Esper J., Stenseth N. C. Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2010. N 107. P. 20576–20581.
- Khansaritoreh E., Schuldt B., Dulamsuren C. Hydraulic traits and tree-ring width in *Larix sibirica* Ledeb. as affected by summer drought and forest fragmentation in the Mongolian forest steppe // Annals of Forest Sci. 2018. N 75. Article 30.
- Liang C., Filion L., Cournoyer L. Wood structure of biotically and climatically induced light rings in eastern larch (*Larix laricina*) // Can. J. Forest Res. 1997. N 27. P. 1538–1547.
- Mattson W. J., Haack R. A. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects // BioScience. 1987. N 37 (2). P. 110–118.
- McDowell N. G., Allen C. D., Marshall L. Growth, carbon isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *Pinus ponderosa* elevational transect // Global Change Biol. 2010. N 16 (1). P. 399–415.
- McDowell N., Pockman W. T., Allen C. D., Breshears D. D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D. G., Yepez E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? // New Phytologist. 2008. N 178 (4). P. 719–739.
- National Climatic Data Center (NCDC), Data Documentation for Dataset 9290c, Global Synoptic Climatology Network. C. The former USSR, Version 1.0. Asheville (NC): National Climatic Data Center, 2005. 15 p. URL:

- <https://www1.ncdc.noaa.gov/pub/data/documentlibrary/tddoc/td9290c.pdf>
- Nola P., Morales M., Motta R., Villalba R. The role of larch budmoth (*Zeiraphera diniana* Gn.) on forest succession in a larch (*Larix decidua* Mill.) and Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) stand in the Susa Valley (Piedmont, Italy) // *Trees*. 2006. N 20. P. 371–382.
- Rinn F. TSAP-Win – time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. Heidelberg: Rinntech, 2003.
- Rossi S., Rathgeber C. B. K., Deslauriers A. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy // *Annals of Forest Sci.* 2009. N 66 (2). Article 206.
- Ryerson D. E., Swetnam T. H., Lynch A. M. A tree-ring reconstruction of western spruce budworm outbreaks in the San Juan Mountains, Colorado, USA // *Can. J. Forest Res.* 2003. N 33. P. 1010–1028.
- Schweingruber F. H. Auswirkungen des Lärchenwicklerbfalls auf die Jahrringstruktur der Lärche // *Schweizerische Zeitschrift Forstwesen*. 1979. N 130. P. 1071–1093.
- Schweingruber F. H. Tree rings: basics and applications of dendrochronology. Dordrecht: Springer, 1988. 276 p.
- Shestakova T. A., Gutiérrez E., Kirdeyanov A. V., Camarero J. J., Génova M., Knorre A. A., Linares J. C., de Dios V. R., Sánchez-Salguero R., Voltas J. Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2016. N 113 (3). P. 662–667.
- Simard M., Powell E. N., Raffa K. F., Turner M. G. What explains landscape patterns of tree mortality caused by bark beetle outbreaks in Greater Yellowstone? // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2012. N 21. P. 556–567.
- Speer J. H., Swetnam T. W., Wickman B. E., Youngblood A. Changes in pandora moth outbreak dynamics during the past 622 years // *Ecology*. 2001. N 82. P. 679–697.
- Stahle D. W., Diaz J. V., Burnette D. J., Paredes J. C., Heim R. R., Fye F. K., Soto R. A., Therrell M. D., Cleaveland M. K., Stahle D. K. Major Mesoamerican droughts of the past millennium // *Geophys. Res. Lett.* 2011. N 38 (5). Article L046472.
- Swetnam T. W., Lynch A. M. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks // *Ecol. Monogr.* 1993. N 63. P. 399–424.
- Swetnam T. W., Thompson M. A., Sutherland E. K. Using dendroecology to measure radial growth of defoliated trees. Washington, D.C.: US Department of Agriculture, Forest Service, Cooperative State Research Service, 1985. 39 p.
- Thomson A. J., Shepherd R. F., Harris J. W. E., Silversides R. H. Relating weather to outbreaks of western spruce budworm, *Choristoneura occidentalis* (Lepidoptera: Tortricidae) in British Columbia // *The Can. Entomol.* 1984. N 116. P. 375–381.
- Vanhanen H., Veteli T. O., Päivinen S., Kellomäki S., Niemelä P. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth – a model study // *Silva Fennica*. 2007. N 41 (4). P. 621–638.
- Weber U. M. Dendroecological reconstruction and interpretation of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreaks in two central alpine valleys of Switzerland from 1470–1990 // *Trees*. 1997. N 11. P. 277–290.
- Weidner K., Heinrich I., Helle G., Löffler J., Neuwirth B., Schleser G. H., Vos H. Consequences of larch budmoth outbreaks on the climatic significance of ring width and stable isotopes of larch // *Trees*. 2010. N 24. P. 399–409.
- Wigley T., Briffa K., Jones P. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology // *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 1984. N 23. P. 201–213.
- Williams A. P., Allen C. D., Macalady A. K., Griffin D., Woodhouse C. A., Meko D. M., Swetnam T. W., Rauscher S. A., Seager R., Grissino-Mayer H. D., Dean J. S., Cook E. R., Gangodagamage C., Cai M., McDowell N. G. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality // *Nature Climate Change*. 2013. N 3. P. 292–297.
- Wu X., Liu H., Wang Y., Deng M. Prolonged limitation of tree growth due to warmer spring in semi-arid mountain forests of Tianshan, northwest China // *Environmental Res. Lett.* 2013. N 8 (2). Article 024016.
- Xu B., Hicke J. A., Abatzoglou J. T. Drought and moisture availability and recent western spruce budworm outbreaks in the Western United States // *Forests*. 2019. N 10. Article 354.
- Zhirnova D. F., Babushkina E. A., Belokopytova L. V., Vaganov E. A. To which side are the scales swinging? Growth stability of Siberian larch under permanent moisture deficit with periodic droughts // *Forest Ecol. Management*. 2020. N 459. Article 117841.

# Dendrochronological indication of phyllophages' outbreaks by larch radial growth in the forest-steppe zone of the Republic of Tyva

T. V. KOSTYAKOVA<sup>1</sup>, L. V. BELOKOPYTOVA<sup>1\*</sup>, D. F. ZHIRNOVA<sup>1</sup>, E. A. BABUSHKINA<sup>1</sup>, E. A. VAGANOV<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>*Khakass Technical Institute, Siberian Federal University  
655017, Abakan, Shchetinkina str., 27*

<sup>2</sup>*Siberian Federal University  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny Pr., 79*

<sup>3</sup>*V. N. Sukachev Institute of Forest of SB RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28*

One of the possible consequences of climate change is a change in the demographic dynamics of phyllophagous insects. For a retrospective analysis of this dynamics, tree rings are used, especially in regions with limited documentary data. Due to the complex nature of the factors determining tree growth, in order to more clearly identify pest-induced defoliation in tree-ring chronologies one suppresses the climatic signal expressed directly or indirectly (through chronologies of non-host tree species). However, in the South Siberia, the choice of non-host species is hampered by the wide distribution of polyphages, like gypsy moth (*Lymantria dispar* Linnaeus) and Siberian silk moth (*Dendrolimus sibiricus* Tsch.). Therefore, the analysis of pest outbreaks in larch forests of the Republic of Tuva low mountains was started by removing the climatic response based on instrumental data, identifying depressions in the residual time-series of individual trees' radial growth at several sites, and comparing them with available actual data on forest damage by phyllophages. Dendroclimatic analysis showed that the model including the precipitation-to-maximum-temperature ratio for June-September of the previous season and June of the current year, i. e. the degree of aridity during the previous and current growing season, describes 43.7 % of the regional variation in the growth of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.). After removal of this component, several periods of larch growth depression were revealed during confirmed outbreaks of the Siberian silk moth, gypsy moth, and larch tortrix (*Zeiraphera diniana* Gn.). Use of documented data over 1998–2016 allowed to clarify the threshold values of the portion of affected trees for intensities of the growth depression ranging 1–1.5 standard deviations, providing the required reliability of the outbreak reconstruction. The dependence of the spatio-temporal patterns of growth depression on the pest species was revealed, reflecting their migration in the affected area. It has been shown that growth depressions may be delayed compared with the actual damage by pests due to the long recovery after recurrent defoliation.

**Key words:** *Larix sibirica*, radial growth, pest outbreaks, climatic response, South Siberia.