

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 519.233.5:574.34:57.033+57.034

МОДЕЛИ КРИТИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ КАК ФАЗОВЫХ ПЕРЕХОДОВ ПЕРВОГО РОДА

В. Г. Суховольский

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.04.2021 г.

Исследованы модели динамики численности ряда видов лесных насекомых на основе представлений о вспышке массового размножения как фазового перехода первого рода. В качестве объектов изучения рассмотрены популяции сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) в Сибири и на Дальнем Востоке, сосновой пяденицы (*Bupalus piniaria* L.) в Европе, непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) на Урале, серой листовичной листовертки (*Zeiraphera griseana* (Hübner)) в Альпах. Для ряда видов лесных чешуекрылых (Lepidoptera) построены модели, позволяющие оценить критические плотности популяций и в связи с этим предложить алгоритмы, на основе которых возможно принимать решения о проведении защитных мероприятий. Динамика численности популяций при вспышках массового размножения описана по модели динамики численности как аналога фазового перехода в физических системах. Для снижения уровня ошибок в ходе учетов численности популяций вредителей временных рядов популяционной динамики рассмотренных видов предложен алгоритм их трансформации. В качестве характеристики популяционной динамики предложена функция состояния, вычисляемая как обратная величина вероятности нахождения популяции в состоянии с заданной плотностью. Для функций состояния популяций с режимами вспышек массового размножения установлено наличие двух локальных минимумов и одного локального максимума – потенциального барьера. Предложен метод расчета функций состояния популяций на основе данных временных рядов динамики численности, описаны их характеристики, такие как локальные устойчивые, критическая и полукритическая плотности, восприимчивость к изменению плотности популяции. Введены показатели – индикаторы риска возникновения вспышек массового размножения. Для изученных видов насекомых-филлофагов даны оценки рисков вспышек массового размножения.

Ключевые слова: лесные насекомые, динамика, вспышки массового размножения, моделирование.

DOI: 10.15372/SJFS20210503

ВВЕДЕНИЕ

Вспышки массового размножения лесных насекомых в российских лесах – второй по значимости (после пожаров) фактор риска гибели леса. Для оценки рисков развития вспышек массового размножения лесных насекомых Российский центр защиты леса ведет мониторинг плотности популяций вредителей. Даже на фазе стабильно разреженного состояния она все время колеблется (Исаев и др., 2014; Isaev et al.,

2014). Отсюда трудно определить риск развития вспышки, и при оценке рисков по показателям плотности возможны ошибки как первого рода (пропуск события вспышки), так и второго (ложная тревога в ситуации, когда, несмотря на высокие показатели плотности, вспышка не реализуется). Использование для оценок риска вспышек природных популяций теоретических моделей динамики численности неперекрывающихся популяций, подобных популяциям лесных насекомых, оказывается малопродуктивным (Фрисман

и др., 2021; Frisman et al., 2021). Ранее для этих оценок было введено представление о критической плотности популяции, при превышении которой начинается вспышка массового размножения (Исаев, Хлебопрос, 1973; Исаев и др., 2001, 2015; Isaev et al., 2017). Однако неясно, можно ли считать критическую плотность популяции некоторой экологической константой, не зависящей от времени, по достижению которой следует начинать защитные мероприятия, или есть опасность ложной тревоги, когда локальный во времени рост численности популяции, рассматриваемый как начало вспышки, не приводит к ее развитию.

В настоящей работе для ряда видов лесных чешуекрылых (Lepidoptera) рассмотрены модели, позволяющие оценить критическую плотность популяций, и в связи с этим предложить алгоритмы, на основе которых возможно принимать решения о проведении защитных мероприятий.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объектов исследования рассмотрены временные ряды динамики численности сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) (Кондаков, 1974), сосновой пяденицы (*Bupalus piniaria* L.) (Schwerdfeger, 1968), непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) (Суховольский и др., 2015; Soukhovol'sky et al., 2016) и серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera griceana* (Hübner)) (Baltensweiler et al., 1977; Baltensweiler, Fischlin, 1988). С точки зрения риска повреждений лесных насаждений наибольший интерес представляет изучение критических плотностей для такого опасного вредителя таежных лесов, как сибирский шелкопряд. Однако парадокс заключается в том, что, несмотря на неоднократные вспышки массового размножения этого вида на территории Сибири и Дальнего Востока, достаточно длинных временных рядов популяций этого вида в различных местообитаниях нет. Одной из причин этого является то, что обычно вспышки массового размножения происходят в труднодоступных территориях, учеты численности проводятся в период максимума вспышки и обычно прекращаются после перехода популяции в фазу депрессии. Многолетние данные о плотности популяций этого вида в стабильно разреженном состоянии отсутствуют и оценить изменения плотности популяции на начальных этапах подъема чис-

ленности трудно. Большей частью в литературе возможно встретить сведения о динамике площадей поврежденных леса в ходе вспышки, что дает представление о масштабах экологического бедствия, но не о закономерностях популяционной динамики вида. Для таких видов, как сосновая пяденица, непарный шелкопряд и серая лиственничная листовертка ситуация выглядит много лучше. Известны многолетние ряды динамики численности этих видов, что позволяет подойти к решению задачи оценки критической плотности.

Так как в ходе учетов численности популяций вредителей неизбежно возникают ошибки, для снижения их уровня на первом этапе анализа свойств временных рядов популяционной динамики рассмотренных видов эти ряды трансформировались следующим образом:

- проводился переход к логарифмической шкале плотностей, что позволяло уменьшить разброс данных;

- для уменьшения ошибок учетов численности осуществлялась высокочастотная фильтрация логарифмических рядов плотности популяции с использованием фильтра Ганна, позволяющего отфильтровать составляющие спектра с частотами выше 1/4 года (Хемминг, 1987):

$$\ln \hat{x}(i) = 0.24 \ln x(i-1) + 0.52 \ln x(i) + 0.24 \ln x(i+1); \quad (1)$$

- по критерию Льюнга – Бокса оценивалось наличие временного тренда отфильтрованной логарифмической плотности популяции (Подкопцова, Соколов, 2016);

- если, согласно критерию Льюнга – Бокса, тренд оказывался значимым, то в отфильтрованном фильтром (1) ряде выделялся логарифмически линейный тренд данных $\ln \hat{x}(i) = A + Bi$ и далее рассматривался временной ряд, очищенный от высокочастотных составляющих и логарифмически линейного тренда:

$$Y(i) = \ln x(i) - \ln x(i). \quad (2)$$

Далее проводился анализ трансформированного временного ряда с использованием модели фазовых переходов первого рода.

Обычно для описания изменений плотности популяций лесных насекомых в ходе вспышки массового размножения используют дифференциальные или разностные уравнения, или системы таких уравнений, описывающих взаимодействия популяции вредителя с его паразитами или хищниками (Гиммельфарб и др., 1974;

Уильямсон, 1975; Свирежев, Логофет, 1978; Недорезов, 1986; Базыкин, 2003; Братусь и др., 2010; Dynamics ..., 1988; Turchin, 2003; Ginzburg, Colyvan, 2004). Однако численность популяций паразитов или хищников большей частью в ходе учетов не оцениваются, что затрудняет построение таких моделей. Кроме того, в таких моделях возникает проблема учета влияния внешних факторов – погодных условий, кормовых ресурсов и т. п. Для этого обычно вводятся дополнительные уравнения, характеризующие влияния этих факторов на коэффициенты базовой модели (Свирежев, Елизаров, 1972). Однако это ведет к увеличению размерности модели и возрастанию числа ее неизвестных свободных параметров. Так, если в простейшей модели Лотки – Вольтерра типа «хищник – жертва» или «ресурс – потребитель» динамика численности характеризуется пятью свободными параметрами, то для описания влияния внешних факторов необходимы модели, имеющие в совокупности не менее 15 свободных параметров (Вольтера, 1976). Это сильно затрудняет верификацию таких моделей, тем более что возникают проблемы, связанные с трудностями получения данных по плотности паразитов и хищников или объемов доступного ресурса. В связи с этим желательно для описания динамики численности популяций вредителей использовать модели, в которых в качестве переменных выступают только показатели плотности популяции вредителей.

При описании динамики численности популяций насекомых можно выделить два состояния популяции – стабильно разреженное с низкой плотностью x_1 и состояние вспышки с высокой плотностью x_2 . Кроме этого, можно рассматривать два типа флуктуаций плотности популяции: высокочастотные и мелкомасштабные, а также низкочастотные и крупномасштабные. В случае высокочастотных и мелкомасштабных флуктуаций с характерными временами τ_1 и τ_2 пребывания популяции в состояниях x_1 или x_2 (или, что эквивалентно, с характерными частотами ω_1 и ω_2 колебаний численности популяции вблизи этих состояний) плотность популяции во времени мало изменится, и популяция всегда будет находиться вблизи одного из стабильных (или метастабильных) состояний: либо стабильно разреженного, либо состояния вспышки массового размножения. Крупномасштабные и низкочастотные колебания характеризуют ситуацию, когда происходят переходы из одного устойчивого состояния x_1 в другое x_2 и характерное время таких флуктуации – так называемое время

Крамерса T_k (Ван Кемпен, 1990) – соответствует среднему времени между двумя смежными вспышками массового размножения.

В связи со сложностью проведения учетов численности популяции представляется, что для описания процессов, происходящих в популяциях, необходимы модели, в которых используются минимум информации о состоянии системы и минимальное число переменных и свободных параметров в модели. В настоящей работе для описания процессов, связанных с развитием вспышек массового размножения насекомых-филлофагов, предложено использовать экологические аналоги модели фазовых переходов первого рода в физических системах.

Классический пример фазового перехода первого рода в физических системах – кипение – переход вещества из жидкого в газообразное состояние, происходящее при достижении критической температуры T_c среды.

Согласно феноменологической модели, фазовые переходы в физических системах описываются с помощью некоторого термодинамического потенциала G и условие $G \rightarrow \min$ является оптимизационным принципом, регулирующим процесс фазового перехода (Ландау, 1937; Ландау, Лифшиц, 2002). Устойчивые состояния популяции характеризуются минимумом (локальным или глобальным) потенциальной функции $G(x)$. Для бистабильной системы с двумя стабильными (или метастабильными) состояниями свойственно наличие двух локальных минимумов значений $G(x)$ (потенциальных ям).

Для экологической системы оценить такую потенциальную функцию затруднительно, однако можно использовать альтернативный подход, основанный на исследовании статистики времен пребывания системы в различных состояниях (Анищенко и др., 1999). При таком подходе для описания модели вспышки массового размножения введем понятие функции состояния системы $G(x)$, которую определим как величину, обратную функции плотности распределения $f(x)$ значений плотности x популяции в течение длительного периода T , достаточного для того, чтобы все возможные состояния системы могли реализоваться. Тогда возможные состояния системы могут быть описаны с помощью функции $G(x)$, обратной вероятности $p(x)$ состояния системы с плотностью x популяции:

$$G(x) = \frac{1}{p(x)}. \quad (3)$$

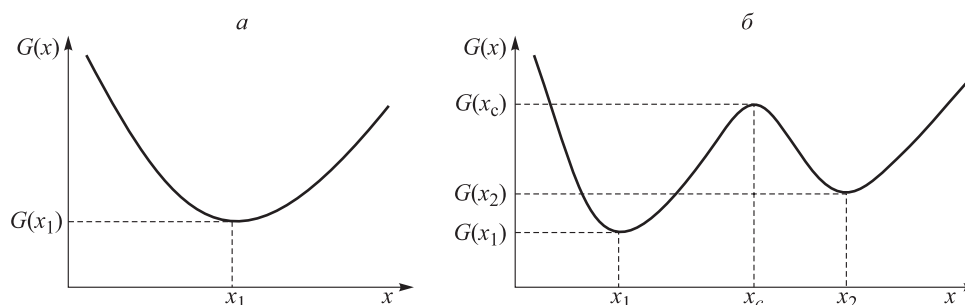


Рис. 1. Возможный вид функций состояния популяций насекомых.

Если вероятность реализации некоторого состояния x_m за достаточно большое время наблюдений T мала, то значение функции $G(x_m)$ будет велико. Если в течение периода T состояние x_m реализуется достаточно часто, то значение $G(x_m)$ – мало.

Рассмотрим возможность использования функции $G(x)$ для описания вспышек массового размножения лесных насекомых. Значение $G(x)$ потенциально зависит от большого числа разнообразных факторов, и записать зависимости $G(x)$ от этих факторов затруднительно. Однако $G(x)$ для популяции можно классифицировать в зависимости от числа, значений и положений локальных минимумов и максимумов этой функции.

Функция $G(x)$ может иметь один глобальный или несколько локальных минимумов (рис. 1).

Функция $G(x)$ с одним глобальным минимумом при значении $x = x_1$ будет характеризовать систему с одним устойчивым состоянием (рис. 1, а).

Существование системы вблизи устойчивого состояния x_1 связано с реализацией отрицательных обратных связей в системе при отклонениях ее состояния от значения x_1 . Функцию состояния с двумя локальными минимумами $G(x_1)$ и $G(x_2)$ (где $x_1 \ll x_2$) и одним локальным максимумом $G(x_{12})$ между локальными минимумами будет характеризовать как систему, в которой возможны перебросы из состояния в состояние (рис. 1, б). Если значение $G(x_{12})$ велико, это означает, что это состояние наблюдается очень редко и система переходит из состояния x_1 в x_2 и обратно, быстро проскакивая состояние $G(x_{12})$, которое будет наблюдаться достаточно редко.

По аналогии с физическими моделями фазовых переходов первого рода будем рассматривать экологические фазовые переходы, характеризующиеся перескоками системы «лес – насекомые» из состояния с низкой плотностью и малой поврежденностью деревьев в

насаждении в состояние с высокой плотностью популяции и сильными повреждениями насаждений и обратно. Если потенциальная функция $G(x)$ имеет вогнутую форму (рис. 1, а), то существует глобальный минимум этой функции и есть только одно наиболее вероятное значение плотности популяции. Такую популяцию может характеризовать как стабильно разреженную. Чем больше по абсолютной величине значение $x(t)$ в некоторый момент времени t отклоняется от значения x_1 , тем меньше вероятность достижения этого значения и тем выше вероятность того, что система «лес – насекомые» в этом состоянии не будет существовать в течение длительного времени.

Если функция $G(x)$ имеет два или более локальных минимумов, это означает, что в популяции существует несколько локальных стабильных (или метастабильных) состояний и система может переходить из стабильно разреженного состояния во вспышечное и обратно.

Случай, когда потенциальная функция выпуклая, с точки зрения введенного условия об устойчивости системы «лес – насекомые» в точке минимума потенциальной функции означает, что популяция с потенциальной функцией такого типа глобальная неустойчивая и вряд ли встречается в экосистемах в течение длительного времени.

Наряду с качественным подходом к описанию процессов в ходе фазовых переходов, необходим подход, позволяющий учесть существования критических значений состояния, при достижении которых система переходит в другую фазу, и оценить влияние внешних факторов на состояние системы. С точки зрения теории фазовых переходов внешние факторы, воздействующие на популяцию насекомых, можно рассматривать как аналоги внешних полей.

Общий вид потенциальной функции и ее изменения под воздействием внешнего поля приведен на рис. 2.

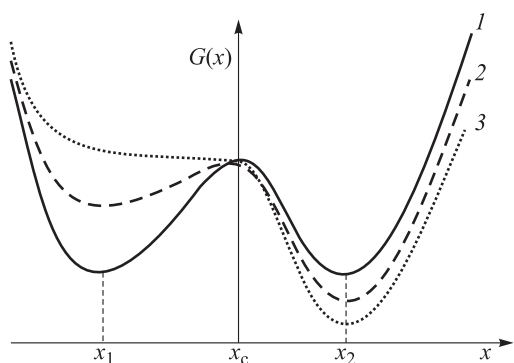


Рис. 2. Вид потенциальной функции для модели фазового перехода первого рода.

Внешнее поле: 1 – отсутствует, 2 – слабое, 3 – сильное.

В точке $x = x_c$ значение функции $G(x_c) = G_0$, что больше значений $G(x_1) = G(x_2)$ в точках x_1 и x_2 . Функция G_0 характеризует высоту потенциального барьера между двумя устойчивыми состояниями, функция $G(x)$ вблизи x_1 (или вблизи x_2) – потенциальную яму, глубина которой определяется как разность между G_0 и $G(x_1)$ или $G(x_2)$. Точка $x = x_c$ есть точка фазового перехода из состояния с минимальной плотностью популяции x_1 в состояние с максимальной плотностью популяции (состояние вспышки массового размножения) со значением x_2 .

Таким образом, можно говорить о том, что вид эмпирической потенциальной функции, описывающей популяционную динамику лесных насекомых, можно объяснить исходя из представлений о том, что популяционные процессы представляют собой фазовые переходы первого рода, выражающиеся в сильных скачках плотности популяции и дальнейших быстрых колебаниях вокруг устойчивых состояний.

Функцию $G(x)$ на рис. 2 можно описать с помощью следующих показателей:

- локальных минимумов потенциальной функции $G(x_1)$ и $G(x_2)$ и соответствующих значений x_1 и x_2 плотностей популяции (при этом $x_1 \ll x_2$);
- локального максимума функции $G(x_c)$ – высоты потенциального барьера, когда потенциальная функция $G(x)$ достигает локального максимума.

Через эти «базовые значения» можно определить дополнительные показатели:

- разность $\Delta x = x_2 - x_1$, характеризующую размах плотностей популяции в стабильных состояниях;
- разности $\Delta G = G(x_2) - G(x_1)$ значений потенциальных функций $G(x_2) - G(x_1)$;

- глубины потенциальных ям: $\Delta G_1 = G(x_c) - G(x_1)$ и $\Delta G_2 = G(x_c) - G(x_2)$;

– полуширина потенциального барьера x_{1c} , при которой $G(x_{1c}) = \frac{G(x_c)}{2}$ – полувысоте потенциального барьера;

– абсолютных значений производных $\chi = \frac{dG}{dx}$ потенциальной функции слева и справа от точки $x = x_c$. Эти производные можно рассматривать как восприимчивость функции состояния $G(x)$ к изменению плотности x популяции.

При достаточно малых значениях $\frac{dG}{dx}$ будем говорить о «мягкости» потенциала $G(x)$; при больших значениях $\frac{dG}{dx}$ потенциальная функция будут характеризоваться как «жесткая».

Приблизительно значения производных можно заменить на величины $\left| \frac{G(x_c) - G(x_1)}{x_c - x_1} \right|$ и $\left| \frac{G(x_c) - G(x_2)}{x_2 - x_c} \right|$.

Влияние внешних факторов в модели фазовых переходов первого рода для системы «лес – насекомые» учитывается как аналог некоторого внешнего поля h (например, погодных показателей). Если внешнее поле $h > 0$ будет возрастать, то глубина левого локального максимума на рис. 2 будет уменьшаться пропорционально размеру внешнего поля, и в некоторый момент времени t_r амплитуда колебаний нормированной плотности популяции на низкой плотности популяции станет сопоставимой или даже большей разности $G(x_c) - G(x(t_r))$. В этом случае система перебросятся в состояние с плотностью x_2 и произойдет вспышка массового размножения (кривая 3 на рис. 2). Смена знака внешнего поля и (или) увеличение воздействия регулирующих факторов (например, увеличение пресса паразитов и (или) уменьшение объема и качества доступного корма) будет приводить к обратному скачку популяции, прекращению вспышки массового размножения и возвращению системы в стабильно разреженное состояние.

Характерная черта моделей фазовых переходов – отсутствие в них зависимости от времени (Брус, Каули, 1984). Такое предположение существенно упрощает модель, в которой для описания системы требуется найти лишь устойчивые минимумы функции G . Безусловно, при представлении в виде потенциальной функции теряется информация о временной динамике

численности популяции. Однако совокупность основных и дополнительных показателей, детально характеризующих форму потенциальной функции $G(x)$, дает представление о динамике переходов между фазами системы.

Таким образом, для построения модели динамики численности популяций насекомых необходимо оценить вид потенциальной функции вида насекомых по многолетним данным о плотности популяции как в стабильно разреженном состоянии, так и в фазе вспышки, определить влияние погодных факторов на динамику численности вредителя и оценить характер флуктуаций плотности популяции вблизи устойчивых состояний.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее (Эпова, Плешанов, 1995) считалось, что в Сибири и на Дальнем Востоке встречается один и тот же вид насекомых – *Dendrolimus sibiricus*, синоним *Dendrolimus superans* (Butler). Однако анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов *COI* и *COII* и спейсера ITS2 ядерных рибосомных генов у сибирского шелкопряда и *D. superans* показал, что их можно рассматривать как эволюционно близкие, но не идентичные виды (Mikkola, Ståhls, 2008; Kononov et al., 2016).

На рис. 3 приведен временной ряд динамики численности сибирского шелкопряда в районе Ангары по данным Ю. П. Кондакова (1974). Так как она характеризуется очень сильными колебаниями плотности, то для дальнейшего анализа необходимо провести трансформацию данных, описанную выше. На рис. 4 приведен этот ряд после перехода в логарифмическую шкалу и фильтрации ВЧ-составляющих ряда.

Оценка по критерию Льюнга – Бокса показала, что выраженного временного тренда динамики численности популяции сибирского шелкопряда на Ангаре не наблюдается. Как видно из рис. 3 и 4, в течение 16 лет на данной территории 2 раза наблюдались подъемы численности вредителя. При этом максимум средней плотности популяции в 1956 г. (4380 гусениц на дерево) был в 4.5 раза выше, чем в 1968 г. (978.5 гусениц на дерево), но после перехода к логарифмической шкале (рис. 4) это отношение составило 1.21, т. е. временной ряд стал более однородным по своим свойствам.

С использованием данных трансформированного и очищенного от ВЧ-составляющей временного ряда динамики численности сибир-

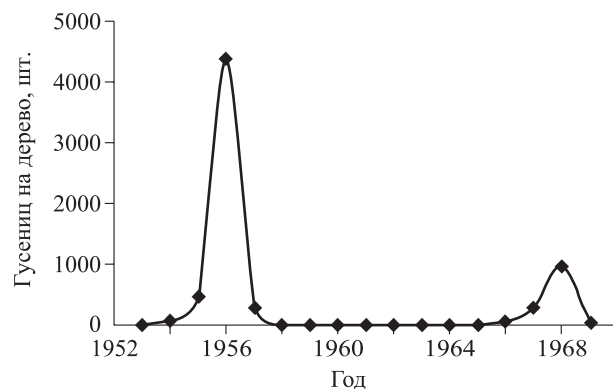


Рис. 3. Динамика численности популяции сибирского шелкопряда в пихтовых лесах бассейна Ангары в 1953–1969 гг. (по: Кондаков, 1974).

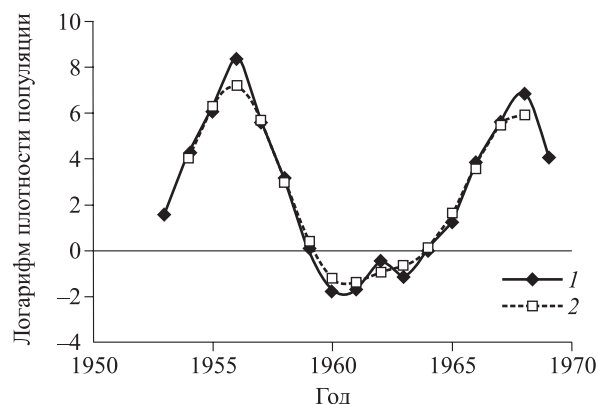


Рис. 4. Ряд динамики численности популяции сибирского шелкопряда в логарифмической шкале (1) и после фильтрации ВЧ-составляющих (2).

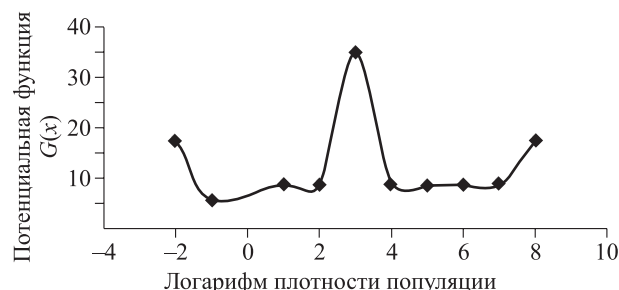


Рис. 5. Эмпирическая функция состояния $G(\ln x)$ популяции сибирского шелкопряда на Ангаре в 1953–1969 гг.

ского шелкопряда на Ангаре была построена потенциальная функция $G(\ln x)$ (рис. 5):

Как видно, эмпирическая функция состояния хорошо согласуется с теоретической моделью, бистабильна, имеет два локальных минимума и потенциальный барьер.

Аналогичный вид имеют эмпирические функции состояния, построенные по данным о динамике численности сибирского шелкопряда на Дальнем Востоке (рис. 6) и непарного шелкопряда на Южном Урале (рис. 7).

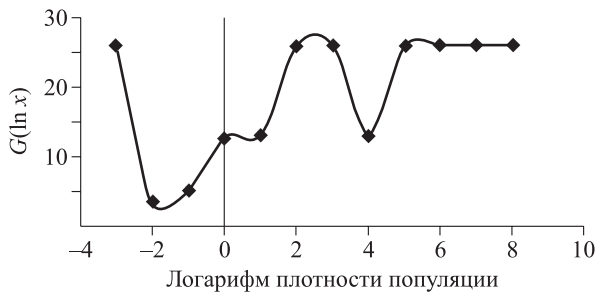


Рис. 6. Эмпирическая функция состояния $G(\ln x)$ популяции сибирского шелкопряда на Дальнем Востоке в 1975–1998 гг. (по: Юрченко, Турова, 2007).

Как видно из рис. 5–7, изученные виды лесных насекомых, для которых наблюдаются вспышки массового размножения, характеризуются бистабильными функциями состояния с двумя локальными минимумами, соответствующими плотностям популяций в стабильно разреженном и вспышечном состояниях. Возникает вопрос: можно ли по характеристикам функций состояния оценить риск фазового перехода из стабильно разреженного во вспышечное состояние? Риск возникновения вспышки массового размножения может быть связан с экстремальными значениями функции $G(x)$ – локальными минимумами и максимумами.

В табл. 1 приведены характеристики функции состояния изученных популяций филофагов.

Как видно из табл. 1, значения плотностей в стабильно разреженном состоянии и в состоянии вспышки массового размножения для разных видов достаточно близки друг к другу, т. е. можно отметить, что функции состояния у изученных видов схожи. В качестве дополнительного показателя функции состояния введем восприимчивость χ_1 функции состояния популяции $G(x)$ к отклонению плотности популяции от равновесного стабильно разреженного состояния x_1 . В линейном приближении величину вос-

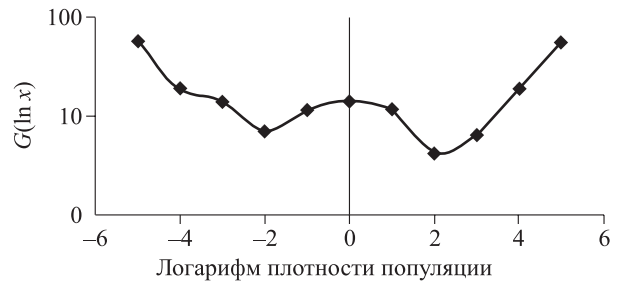


Рис. 7. Эмпирическая функция состояния $G(\ln x)$ популяции непарного шелкопряда на Южном Урале с 1956 по 2012 г.

приимчивости χ_1 можно определить следующим образом:

$$\chi_1 = \frac{G(x_c) - G(x_1)}{\ln x_c - \ln x_1}. \quad (4)$$

Из данных табл. 1 следует, что для разных видов филофагов восприимчивости отличаются. Максимальные значения наблюдаются для сибирского шелкопряда и серой лиственничной листовертки, т. е. при достаточно малых приростах плотности популяции вероятность достижения критической плотности популяции для этих видов будет максимальна и даже при достаточно малом подъеме численности риск возникновения вспышки будет большим. Для непарного шелкопряда и сосновой пяденицы значения восприимчивости будут существенно меньше, чем для сибирского шелкопряда.

Другой производный параметр, который можно использовать для оценки рисков вспышек – полукритическая плотность $\ln x_{1c}$ – плотность популяции при значении функции состояния $G(\ln x_{1c})$, равной половине максимального значения $G(\ln x_c)$. При таком значении плотности вероятность достижения критического значения, при котором может возникнуть вспышка, в 2 раза выше, чем риска достижения состояния $\ln x_c$.

Таблица 1. Характеристики функции состояния для изученных видов насекомых-филофагов

| Вид | Местообитание | $\ln x_1$ | $\ln x_2$ | $\ln x_c$ | $\ln x_{1c}$ – полукритическая плотность | Восприимчивость $\chi_1 = \frac{G(x_c) - G(x_1)}{\ln x_c - \ln x_1}$ |
|---------------------------------|----------------|-----------|-----------|-----------|--|--|
| Непарный шелкопряд | Урал | -2 | 4 | 2 | 0.5 | 3.56 |
| Сибирский шелкопряд | Ангара | -1 | 7.6 | 3 | 2.3 | 7.3 |
| | Дальний Восток | -2 | 4.0 | 3 | 2.5 | 4.95 |
| Серая лиственничная листовертка | Альпы | 1 | 4 | 2 | 1.5 | 9.41 |
| Сосновая пяденица | Тюрингия | -1 | 6 | 2 | 1.5 | 1.67 |

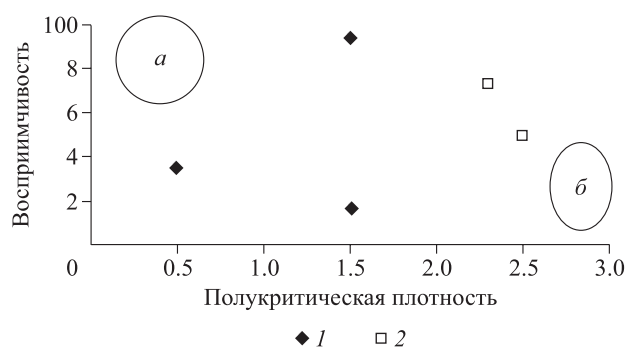


Рис. 8. Риски вспышек по показателям полукритической плотности и восприимчивости.

1 – серая лиственничная листовёртка, сосновая пяденица, непарный шелкопряд; 2 – сибирский шелкопряд; зона риска вспышек: *a* – максимального, *b* – минимального.

Два параметра – полукритическая плотность и восприимчивость – можно рассматривать как индикаторы риска вспышки массового размножения (рис. 8).

Наибольший риск вспышек будет характерен для области *a* на рис. 8, в которой полукритическая плотность будет мала, а восприимчивость велика. Напротив, наименьший риск вспышек будет характерен для видов, у которых полукритическая плотность велика, а восприимчивость мала (область *b* на рис. 8). Как видно из рис. 8, среди анализировавшихся видов нет видов ни с очень высоким, ни с очень низким риском вспышек и для таежных лесов сибирского шелкопряда с точки зрения введенной диаграммы рисков нельзя рассматривать как максимально опасный вид. Скорее, его можно отнести к видам с достаточно низкой вероятностью возникновения вспышек, что подтверждается достаточно большим средним временем между смежными вспышками – 16 лет (Кондаков, 1974; Суховольский и др., 2020). Возможно, отсутствие максимально опасных видов связано с эволюционным отбором: предельно опасный вид способен уничтожить свою кормовую базу и затем сам элиминироваться из экосистемы.

Таким образом, риск вспышки массового размножения можно связать с восприимчивостью популяции и полукритической плотностью в пределах потенциального барьера. Если восприимчивость популяции мало меняется во времени, то при прочих равных условиях текущий риск вспышки связан с соотношением между текущей и полукритической плотностями. Чем ближе текущая плотность популяции к значению полукритической плотности для данного вида и чем больше восприимчивость, тем выше

при текущей плотности популяции риск вспышки, особенно при теплой погоде, выступающей в роли внешнего поля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что изученные виды лесных насекомых, дающие вспышки массового размножения, характеризуются схожими бистабильными функциями состояния. В такой модели риск развития вспышек будет характеризоваться флуктуациями плотности в стабильно разреженном состоянии, восприимчивостью функции состояния к изменению плотности популяции, полуплотностью популяции и влиянием внешних факторов, рассматриваемых как воздействующие на систему поля.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы ИЛ СО РАН № 121031500335-2 «Снижение рисков возрастающего воздействия болезней и вредителей на лесные экосистемы в условиях глобальных изменений окружающей среды» и при финансовой поддержке РФФИ и Красноярского краевого фонда науки и Правительства Красноярского края (грант № 19-44-240003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Анищенко В. С., Нейман А. Б., Мосс Ф., Шиманский-Гайер Л. Стохастический резонанс как индуцированный шумом эффект увеличения степени порядка // Успехи физ. наук. 1999. Т. 169. № 1. С. 7–38 [Anishchenko V. S., Neyman A. B., Moss F., Shimanskiy-Gayer L. Stokhasticheskiy rezonans kak indutsirovanny shumom effekt uvelicheniya stepeni poryadka (Stochastic resonance: noise enhanced order) // Uspekhi fiz. nauk (Adv. Phys. Sci.). 1999. V. 169. N. 1. P. 7–38 (in Russian with English abstract)].
- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М., Ижевск: Ин-т компьютерных иссл., 2003. 368 с. [Bazykin A. D. Nelineynaya dinamika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy (Nonlinear dynamics of interacting populations). Moscow, Izhevsk: In-t kompyuternykh issl. (Inst. Computer Stud.). 2003. 368 p. (in Russian)].
- Братусь А. С., Новожилов А. С., Платонов А. П. Динамические системы и модели в биологии. М.: Физматлит, 2010. 400 с. [Bratus' A. S., Novozhilov A. S., Platonov A. P. Dinamicheskie sistemy i modeli v biologii (Dynamical systems and models in biology). Moscow: Fizmatlit, 2010. 400 p. (in Russian)].
- Брус А., Каули Р. Структурные фазовые переходы. М.: Мир, 1984. 408 с. [Brus A., Kauli R. Strukturnye fazovye perekhody (Structural phase transitions). Moscow: Mir, 1984. 408 p. (in Russian)].
- Ван Кемпен Н. Г. Стохастические процессы в физике и химии. М.: Высш. школа, 1990. 375 с. [Van Kempen N. G.

- Stokhasticheskie protsessy v fizike i khimii (Stochastic processes in physics and chemistry). Moscow: Vyssh. Shkola (Higher school), 1990. 375 p. (in Russian)].
- Вольтера В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 288 с. [Vol'tera V. Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovanie (Mathematical theory of the fighting for existence). Moscow: Nauka (Science), 1976. 288 p. (in Russian)].
- Гиммельфарб А. А., Гинзбург Л. Р., Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Ратнер В. А. Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974. 456 с. [Gimmel'farb A. A., Ginzburg L. R., Poluektov R. A., Pyh Yu. A., Ratner V. A. Dinamicheskaya teoriya biologicheskikh populyatsiy (Dynamic theory of biological populations). Moscow: Nauka (Science), 1974. 456 p. (in Russian)].
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых // Докл. АН СССР. 1973. Т. 208. Вып. 1. С. 225–228 [Isaev A. S., Khlebopros R. G. Princip stabil'nosti v dinamike chislenosti lesnykh nasekomykh (The principle of stability in the dynamics of the forest insects) // Dokl. AN SSSR (Proc. USSR Acad. Sci.). 1973. V. 208. Iss. 1. P. 225–228 (in Russian with English abstract)].
- 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. [Isaev A. S., Khlebopros R. G., Kondakov Yu. P., Nedorezov L. V., Kiselev V. V., Sukhovolsky V. G. Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh (Population dynamics of forest insects). Moscow: Nauka (Science), 2001. 374 p. (in Russian)].
- Исаев А. С., Овчинникова Т. М., Пальникова Е. Н., Суховольский В. Г., Тарасова О. В., Хлебопрос Р. Г. Динамика численности и устойчивость популяций лесных насекомых на низком уровне плотности // Лесоведение. 2014. № 4. С. 3–11 [Isaev A. S., Ovchinnikova T. M., Pal'nikova E. N., Sukhovolsky V. G., Tarasova O. V., Khlebopros R. G. Dinamika chislenosti i ustoychivost' populyatsiy lesnykh nasekomykh na nizkom urovne plotnosti (Population dynamics and stability of forest insect with low density (using the example of populations of the bordered white *Bupalis pinarius* L.) // Lesovedenie (For. Sci.). 2014. N. 4. P. 3–11 (in Russian with English abstract)].
- 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. [Isaev A. S., Pal'nikova E. N., Sukhovolsky V. G., Tarasova O. V. Dinamika chislenosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy (Dynamics of the forest phyllophagous insects: models and forecasts). Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2015. 262 p. (in Russian)].
- Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 206–265 [Kondakov Yu. P. Zakonomernosti massovykh razmnozheniy sibirskogo shelkopryada (Regularities of outbreaks of the Siberian silk moth) // Ekologiya populyatsiy lesnykh zhyvotnykh Sibiri (Ecol. Popul. For. animals Siberia). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie (Sci., Sib. Br.), 1974. P. 206–265 (in Russian)].
- Ландау Л. Д. К теории фазовых переходов // Журн. эксп. теор. физ. 1937. Т. 7. С. 19–32 [Landau L. D. K teorii fazovykh perekhodov (To the theory of phase transitions) // Zhurn. eksp. teor. fiz. (J. Exp. Theor. Phys.). 1937. V. 7. P. 19–32 (in Russian)].
- Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М. Статистическая физика. М.: Физматлит, 2002. 616 с. [Landau L. D., Lifshits E. M. Statisticheskaya fizika (Statistical physics). Moscow: Fizmatlit, 2002. 616 p. (in Russian)].
- Недорезов Л. В. Моделирование вспышек массового размножения насекомых. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 125 с. [Nedorezov L. V. Modelirovanie vspyshek massovogo razmnozheniya nasekomykh (Simulation of insect outbreaks). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie (Sci., Sib. Br.), 1986. 125 p. (in Russian)].
- Подкорытова О. А., Соколов М. В. Анализ временных рядов. М.: Юрайт, 2016. 266 с. [Podkorytova O. A., Sokolov M. V. Analiz vremennykh ryadov (Time series analysis). Moscow: Yurayt, 2016. 266 p. (in Russian)].
- Свиричев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. М.: Наука, 1972. 158 с. [Svirezhev Yu. M., Elizarov E. Ya. Matematicheskoe modelirovanie biologicheskikh system (The mathematical modeling of biological systems). Moscow: Nauka (Science), 1972. 158 p. (in Russian)].
- Свиричев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с. [Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Ustoychivost biologicheskikh soobshchestv (The stability of biological communities). Moscow: Nauka (Science), 1978. 352 p. (in Russian)].
- Суховольский В. Г., Пономарев В. И., Соколов Г. И., Тарасова О. В., Красноперова П. А. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L. на Южном Урале: особенности популяционной динамики и моделирование // Журн. общ. биол. 2015. Т. 76. № 3. С. 179–194 [Soukhovolsky V. G., Ponomarev V. I., Sokolov G. I., Tarasova O. V., Krasnoperova P. A. Neparny shelkopryad *Lymantria dispar* L. na Yuzhnom Urале: osobennosti populyatsionnoy dinamiki i modelirovanie (Gypsy moth *Lymantria dispar* L. in the south Urals: Patterns in population dynamics and modeling) // Zhurn. obshch. biol. (J. Gen. Biol.). 2015. V. 76. N. 3. P. 179–194 (in Russian with English abstract)].
- Суховольский В. Г., Тарасова О. В., Ковалев А. В. Моделирование критических явлений в популяциях лесных насекомых // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 5. С. 374–386 [Soukhovolsky V. G., Tarasova O. V., Kovalev A. V. Modelirovanie kriticheskikh yavleniy v populyatsiyakh lesnykh nasekomykh (Modeling critical events in forest insects populations) // Zhurn. obshch. biol. (J. Gen. Biol.). 2020. V. 81. N. 5. P. 374–386 (in Russian with English abstract)].
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с. [Williamson M. Analiz biologicheskikh populyatsiy (Analysis of biological populations). Moscow: Mir, 1975. 272 p. (in Russian)].
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Кулаков М. П., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. I // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 1. С. 3–18 [Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Matematicheskoe modelirovanie populyatsionnoy dinamiki na osnove rekurrentnykh uravneniy:

- rezul'taty i perspektivy. Ch. I. (Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: results and prospects. Part I) // *Izv. RAN. Ser. Biol. (Proc. Rus. Acad. Sci. Ser. Biol.)*. 2021. N. 1. P. 3–18 (in Russian with English abstract)].
- Хемминг Р. В. Цифровые фильтры. М.: Недра, 1987. 221 с. [Hemming R. V. Tsifrovye filtry (Digital filters). Moscow: Nedra (Subsoil), 1987. 221 p. (in Russian)].
- Эпова В. И., Пleshанов А. С. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России. Наука. Сиб. изд. фирма РАН, 1995. 147 с. [Epova V. I., Pleshanov A. S. Zony vredonosnosti nasekomykh-fillofagov Aziatskoy Rossii (Zones of severity of phyllophagous insects in Asian Russia) Nauka. Sib. izd. firma RAN, 1995. 147 p. (in Russian)].
- Юрченко Г. И., Турова Г. И. Сибирский и белополосый шелкопряды на Дальнем Востоке (пособие по мониторингу). Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 98 с. [Yurchenko G. I., Turova G. I. Sibirskiy i belopolosy shelkopyady na Dalnem Vostoke (posobie po monitoringu) (Siberian and white-striped silkworms in the Far East (monitoring manual)). Khabarovsk: DalNIILKH (Far East For. Res. Inst.), 2007. 98 p. (in Russian)].
- Baltensweiler W., Benz G., Bovey P., Delucchi V. Dynamics of larch bud moth populations // *Ann. Rev. Entomol.* 1977. V. 22. P. 79–100.
- Baltensweiler W., Fischlin A. The larch budmoth in the Alps / A. A. Berryman (Ed.) // *Dynamics of forest insect populations: Patterns, causes, implications*. Boston, MA: Springer, 1988. P. 331–351.
- Dynamics of forest insect populations: Patterns, causes, implications* / A. A. Berryman (Ed.). Boston, MA: Springer, 1988. 604 p.
- Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: results and prospects. Part I // *Biol. Bull. Rev.* 2021. V. 48. Iss. 1. P. 1–15 (Original Rus. Text © E. Ya. Frisman, O. L. Zhdanova, M. P. Kulakov, G. P. Neverova, O. L. Revutskaya, 2021, publ. in *Izv. RAN. Ser. Biol.* 2021. N. 1. P. 3–18).
- Ginzburg L., Colyvan M. *Ecological orbits: How planets move and populations grow*. Oxford and New York: Oxford Univ. Press, 2004. 166 p.
- Isaev A. S., Pal'nikova E. N., Ovchinnikova T. M., Soukhovolsky V. G., Tarasova O. V., Khlebopros R. G. Population dynamics and stability of forest insect with low density (using the example of populations of the bordered white Bupalis pinarius L. // *Contemporary Problems Ecol.* 2014. V. 7. N. 7. P. 733–742 (Original Rus. text © A. S. Isaev, E. N. Pal'nikova, T. M. Ovchinnikova, V. G. Soukhovolsky, O. V. Tarasova, R. G. Khlebopros, 2014, publ. in *Lesovedenie*. 2014. N. 4. P. 3–11).
- Isaev A. S., Soukhovolsky V. G., Tarasova O. V., Palnikova E. N., Kovalev A. V. *Forest insect population dynamics, outbreaks and global warming effects*. New York: Wiley, 2017. 304 p.
- Kononov A., Ustyantsev K., Wang B., Mastro V. C., Fet V., Blinov A. Baranchikov Yu. Genetic diversity among eight *Dendrolimus* species in Eurasia (Lepidoptera: Lasiocampidae) inferred from mitochondrial COI and COII, and nuclear ITS2 markers // *BMC Genet.* 2016. V. 17 (Suppl. 3). P. 157.
- Mikkola K., Ståhls G. Morphological and molecular taxonomy of *Dendrolimus sibiricus* Chetverikov stat. rev. and allied lappet moths (Lepidoptera: Lasiocampidae), with description of a new species // *Entomol. Fenn.* 2008. V. 19. N. 2. P. 65–85.
- Schwerdtfeger F. *Ökologie der Tiere. Band II. Demokologie, Struktur und Dynamik tierischer Populationen*. Hamburg, Berlin: Verl. Paul Parey, 1968. 448 p. (in German).
- Soukhovolsky V. G., Ponomarev V. I., Sokolov G. I., Tarasova O. V., Krasnoperova P. A. Gypsy moth *Lymantria dispar* L. in the south Urals: Patterns in population dynamics and modeling // *Biol. Bull. Rev.* 2016. V. 6. Iss. 1. P. 57–69 (Original Rus. Text © V. G. Soukhovolsky, V. I. Ponomarev, G. I. Sokolov, O. V. Tarasova, P. A. Krasnoperova, 2015, publ. in *Zhurn. obshch. biol.* 2015. V. 76. N. 3. P. 179–194).
- Turchin P. *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis*. Princeton: Princeton Univ. Press, 2003. 472 p.

MODELS OF CRITICAL EVENTS IN FOREST INSECT POPULATIONS AS A FIRST-ORDER PHASE TRANSITION

V. G. Soukhovolsky

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Science, Siberian Branch
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Models of the population dynamics of forest insects are considered based on the concept of an outbreak as a first order phase transition of the. (this sentence is not complete) As objects of the studies, the population of the Siberian silkmoth in Siberia and the Far East, the population of the pine moth in Europe, the population of the gypsy moth in the Urals, and the population of the gray larch leaf worm in the Alps are considered. In this work, models for same species of forest insects are considered, that make it possible to estimate the critical population densities and, in this regard, to propose algorithms, on the basis of which it is possible to make decisions on the implementation of protective measures. A model of the population dynamics is considered as an analog of a phase transition in physical systems to describe the dynamics of the population. An algorithm for transforming of population dynamics time series is proposed to reduce the level of errors in the course of density counting of pest populations. A state function is proposed as a characteristic of population dynamics, calculated as the reciprocal of the probability of finding a population in a state with a given population density. The functions of the state of populations with modes of outbreaks are characterized by the presence of two local minima and one local maximum – a potential barrier. A method is proposed for calculating the functions of state of populations based on data from time series of population dynamics, characteristics of state functions are described, such as local stable densities, critical and semi-critical density, susceptibility of the state function to changes in population density, and the half-width of the potential barrier. Indicators are introduced – indicators of the risk of outbreaks. Assessments of the risks of outbreaks are given for the studied species of phyllophagous insects.

Keywords: *forest insects, dynamics, outbreaks, modelling.*

How to cite: *Soukhovolsky V. G. Models of critical events in forest insect populations as a first-order phase transition // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 5. P. 26–36 (in Russian with English abstract and references).*