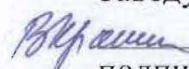


Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

 КРАТАШУК В. А.

подпись инициалы, фамилия


« 17 » июня 2016 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

03.03.02 «Физика»

Влияние дефолиации, вызванной сосновой пяденицей, на изменчивость темпов
радиального роста деревьев *Pinus sylvestris* L.

Научный руководитель


подпись, дата

к.б.н.

И.В. Свидерская

инициалы, фамилия

Консультант

подпись, дата

д.ф.-м.н.

В.Г. Суховольский

инициалы, фамилия

Выпускник


подпись, дата

И.Б. Киоссе

инициалы, фамилия

Красноярск 2016

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	5
1.1 Особенности биологии сосновой пяденицы.....	5
1.2 История вспышек массового размножения сосновой пяденицы в Красноярском крае.....	8
1.3 Реакция радиального роста на повреждение сосновой пяденицей.....	8
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	13
2.1 Описание очага сосновой пяденицы 1976-1978 гг. в Краснотуранском бору 13	
2.2 Получение и приготовление образцов, измерение ширины годовичных колец.....	14
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ.....	17
3.1 Описание изменчивости ширины годовичных колец.....	17
3.2 Реакция радиального роста <i>Pinus sylvestris</i> L. на дефолиацию во время вспышки 70-ых годов. Период угнетения, период восстановления, долгосрочные эффекты.....	19
3.3 Различия в росте поврежденных и неповрежденных до вспышки деревьев. Автокорреляционные функции и дисперсия.....	22
ВЫВОДЫ.....	29
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	30

ВВЕДЕНИЕ

Вспышки массового размножения насекомых-филлофагов являются одним из основных возмущающих факторов, вызывающим глубокие изменения в структуре лесных экосистем [1], [2], [3]. В Европе сосновая пяденица, *VPupalus piniarius* L. (*Geometridae, Lepidoptera*) – один из видов соснового комплекса. В Сибири и Казахстане сосновая пяденица представляется самым эруптивным филлофагом сосны обыкновенной. Суммарная площадь очагов сосновой пяденицы в России за последнее десятилетие составила около 27000 гектаров.

С начала XX века биологии и экологии сосновой пяденицы посвящены многочисленные работы [4], [5], [6], [7]. Работы последних двух-трех десятилетий выявили ландшафтно-экологическую приуроченность вспышек массового размножения сосновой пяденицы в лесостепных борах юга Средней Сибири и циклический характер динамики ее численности [8], [9]. Однако ясного понимания долгосрочной динамики численности сосновой пяденицы, а также ее связи с климатом, а, значит, и того, как численность насекомого может отвечать на предполагаемые изменения климата, еще не достигнуто. Это обуславливается, в том числе, и недостаточностью данных о временном и пространственном распределении вспышек сосновой пяденицы в Сибири.

Один из возможных путей восполнения недостатка таких данных заключается в реконструкции хронологи вспышек прошлого по годичным кольцам, как это было сделано в Северной Америке для нескольких видов филлофагов [10], [11]. Это позволило достигнуть нового понимания экологической роли и пространственно-временных закономерностей изменений численности насекомых в связи с климатом и историей землепользования [12], [13].

Однако реконструкция календарных дат вспышек массового размножения насекомых филлофагов это лишь одна сторона проблемы взаимодействий в системе лес-насекомые. Другая сторона проблемы – прогнозирование вспышек массового размножения насекомых-филлофагов и реакции деревьев на дефолиацию насекомыми. Особый интерес к этой стороне проблемы вызван тем, что экологами хорошо известно, что в очаге массового размножения насекомых-филлофагов далеко не всегда все деревья подвергаются дефолиации. Часть деревьев может повреждаться незначительно или оставаться совершенно нетронутыми. В связи с этим возникает вопрос о том, чем же отличаются те деревья, которые не пришлись по вкусу филлофагам, от деревьев, которые были дефолированы.

В данном исследовании предпринята попытка установить отличия в изменчивости темпов радиального роста деревьев между интактными и дефолированными деревьями в период, предшествующий вспышке массового размножения.

Цель исследования: установить закономерности радиального роста деревьев *Pinus sylvestris* L. в связи с дефолиацией сосновой пяденицей.

Задачи исследования:

- Описать закономерности изменчивости радиального роста деревьев за весь доступный период времени, установить наличие или отсутствие отклика радиального роста на известные случаи дефолиации и описать его;
- Установить и сравнить закономерности изменчивости радиального роста поврежденных и неповрежденных деревьев в период времени, предшествующий вспышке массового размножения.

• ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

•

1.1 Особенности биологии сосновой пяденицы

•

• Сосновая пяденица (*Bupalus piniaria* L.) – бабочка из семейства пядениц. Размах крыльев у самки составляет 35-40 мм, у самца – 30-35 мм. Передние крылья самки рудо-бурые с затемненной верхушкой и двумя темно-бурыми поперечными перевязями; усики нитевидные; передние крылья самца темно-бурые с желтоватыми продолговатыми пятнами посередине; усики перистые. Гусеница 30-40 мм длиной, голая, зеленоватая, с желто-белыми полосами на спине и на боках тела; две пары брюшных ног, голова плоская, с тремя широкими светлыми полосами. Куколка длиной 7-15 мм, желто-бурая, блестящая, с заостренным морщинистым кремастером.

• Зимуют куколки в лесной подстилке, в небольшом углублении, без кокона. Лёт бабочек начинается в конце мая и продолжается в течение месяца. Максимум приходится на первую половину июня. Бабочки летают днем при температуре не ниже 11 °С. Ночью летят на свет. Бабочки не требуют дополнительного питания и уже на вторые сутки способны откладывать яйца.

• Самка откладывает яйца рядами, по 7-30 штук на старую хвою. Плодовитость одной женской особи составляет 150-200 яиц. Нижний порог развития составляет 8 °С. Вылупившиеся через 10-20 суток из яиц гусеницы выедают на хвоинках прошлого года продолговатые желобки, не касаясь жилки. Поврежденные хвоинки покрываются каплями застывающей живицы и засыхают. Гусеницы

последних веков съедают хвоинки целиком, оставляя небольшие пеньки. В конце августа и в сентябре пяденица повреждает хвою этого года.

- За время развития гусеницы самки проходят шесть стадий развития, гусеницы самцы – пять. В сентябре-октябре гусеницы оставляют кормовые деревья и переходят на лесную подстилку, где через 2-3 суток окукливаются и остаются там до весны. За один год развивается одна генерация [14].

- Сосновая пяденица является монофагом, т.к. использует в качестве пищи сосну обыкновенную. Она является одним из основных филлофагов на всей территории Евразии: от запада Европы через среднюю и частично северную Европу на восток через европейскую часть России, через Урал, южную Сибирь, Саяны, Алтай до восточной Сибири, на юг — до Кавказа (рис. 1.1).

- Сосновая пяденица – эруптивный вид, т.е. вид для которого характерны вспышки массового размножения. Во время вспышки массового размножения численность насекомого увеличивается в несколько сотен тысяч раз (на 5 порядков) по сравнению с межвспышечным периодом. Вспышки массового размножения происходят обычно высокополнотных древостоях 40-100 летнего возраста с через 8-11 лет. В естественных древостоях через три-четыре вспышки в них меняется возрастной состав и полнота, и они становятся непригодными для размножения сосновой пяденицы. Нападению сосновой пяденицы подвергаются чаще всего сухие сосновые насаждения на бедных почвах, в основном в возрасте 20-70 лет. Также распространению сосновой пяденицы способствует затяжная засушливая погода с недостаточным количеством осадков во время вегетационного периода сосны обыкновенной.

-



- Рисунок 1.1 – Распространение хвое- и листогрызущих насекомых

- На настоящий момент зона массовых размножений сосновой пяденицы охватывает 32 региона России. Площадь очагов сосновой пяденицы значительно больше, чем у соснового шелкопряда и монашенки. Их максимальное распространение было отмечено в 1994 г. (149,89 тыс. га, в 10 регионах). До 2008 г. очаги в России регистрировались ежегодно. В 1980 г. очаги были выявлены в 14 регионах России (112,12 тыс. га). Наиболее крупные очаги наблюдались в Курганской (109674 га), Воронежской (26950 га, Иркутской (20701 га), Ульяновской (11728 га), Челябинской (8567 га) областях и Алтайском крае (77498 га). Наиболее длительно очаги существовали в Пензенской обл. (более 75% от периода наблюдения), а также в Белгородской, Воронежской, Ростовской и Курганской областях, Алтайском крае и Республике Удмуртия (встречаемость 51-75% лет). [14].

-

1.2 История вспышек массового размножения сосновой пяденицы в Красноярском крае

-

- Первое упоминание в научной литературе вспышки сосновой пяденицы на юге Красноярского края относится к концу 1930-х гг. Очаг был дважды обработан ядохимикатами, вторая обработка была проведена в 1939 г. [5]. В начале 1960-х гг. очаг площадью 10500 га был обнаружен в Инском бору. Дефолиация началась в 1960 г., а наиболее повреждение деревьев произошло в 1961 г. [15].

- В середине 1970-х гг. очаги вспышки сосновой пяденицы поразили как Краснотуранский, так и Инской бор [16]. Наиболее существенное повреждение деревьев имело место в 1975 и 1976 гг. [17], [18]. В Инском бору средний уровень повреждения крон был примерно таким же, как и в Краснотуранском бору. Однако деревья в среднем имели больший диаметр, густота насаждения меньше, и развития очага стволовых насекомых там не наблюдалось.

- Единственная документированная вспышка в Атамановском бору имела место в середине 1950-х гг. Для снижения численности вредителя в 1953 г. на участке площадью 840 га была выжжена подстилка [5]. Точное расположение очага в насаждении неизвестно.

-

1.3 Реакция радиального роста на повреждение сосновой пяденицей

-

- Установлено, что в ответ на дефолиацию происходит быстрое уменьшение ширины годичных колец, за которым следует более

медленное восстановление темпов роста [19], [20]. Показано, что дефолиация часто ассоциируется с формированием «светлых» колец, которые характеризуются сужением слоя поздней древесины, состоящего из необычно тонкостенных клеток [21]. Уменьшение ширины годичных колец с поправкой на влияние погодных условий в сочетании со светлыми кольцами составляют методическую основу для обнаружения эффектов дефолиации в годичных кольцах [10], [22].

- Изучение изменчивости динамики радиального роста в связи с повреждением сосновой пяденицей ограничивается лишь несколькими работами. Основным результатом этого влияния, отмечаемым во всех работах, является снижение темпов радиального роста по сравнению с климатическим контролем. Кроме того, показано также, что при сильном повреждении крон происходит выпадение годичных колец и формирование «светлых» колец [23], [24].

- Дефолиация сосновых насаждений имеет следующие особенности. После повреждения древостоев в средней или сильной степени (табл. 1.1) на следующий год наблюдается повторная дефолиация этих участков, а также увеличение территории распространения очага. В первичных очагах, которые имеют наиболее благоприятные условия для распространения вредителей, дефолиация насаждений может наблюдаться в течение 2-3 лет подряд. Также необходимо учитывать, что при умеренной дефолиации насаждений отдельные деревья будут сильно повреждены и затем засохнут.

- Таблица 1.1 – Шкала категорий состояния хвойных деревьев

• Категории деревьев	• Признаки категорий состояния
• 1 - без	• Крона густая, хвоя зеленая, прирост

признаков ослабления	текущего года нормального размера для данной породы, возраста и типа лесорастительных условий. Сухие ветви отсутствуют.
• 2 - ослабленные	<ul style="list-style-type: none"> • Крона разреженная; хвоя светло-зеленая; прирост уменьшен, но не более чем наполовину; до 1/3 ветвей усохло. Наличие в зеленой кроне единичных пучков рыжей хвои.
• 3 - сильно ослабленные	<ul style="list-style-type: none"> • Крона ажурная; хвоя светло-зеленая, матовая; прирост слабый, менее половины обычного; усыхание ветвей от 1/3 до 2/3 кроны. Наличие в зеленой кроне пучков рыжей хвои (распространение – менее половины кроны).
• 4 - усыхающие	<ul style="list-style-type: none"> • Крона сильно ажурная; хвоя серая, желтоватая или желто-зеленая; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей. Наличие в зеленой кроне пучков рыжей хвои – более половины кроны.
• 5 - свежий сухостой	<ul style="list-style-type: none"> • Хвоя серая, желтая или красно-бурая; мелкие ветви и кора не осыпались.
• 6 - старый сухостой	<ul style="list-style-type: none"> • Живая хвоя отсутствует; кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью; стволовые вредители вылетели; на стволе грибница дереворазрушающих грибов.

- Данные по допустимым пределам степени повреждения ассимиляционного аппарата сосны существенно варьируются. В некоторых случаях сосна способна переносить однократное повреждение и даже частичное уничтожение почек и майских побегов без особых последствий. При этом может наблюдаться существенное снижение радиального прироста камбия (50-90%), особенно в последующие годы после дефолиации. Повреждения сосны, произошедшие в осенний период, могут вызвать снижение прироста в течение 4-6 лет. Насаждения сосны усыхают после двукратного объедания, особенно при наличии сухой погоды и высокой численности стволовых вредителей. В свою очередь отмирание деревьев и образование сухостоя зависят от возраста насаждений.

- Основным объективным показателем состояния насаждений, подвергшихся дефолиации насекомыми является мониторинг радиального роста дерева. Наиболее общим эффектом дефолиации является снижение темпов радиального роста, вплоть до выпадения годичных колец (отсутствие годичного прироста на образце, взятом по одному радиусу или по всей окружности ствола) у дефолиированных деревьев. Ускорение роста части деревьев, которые пережили вспышку, также наблюдается довольно часто, что может быть связано с усыханием значительной доли деревьев в древостое, ослаблением конкуренции за свет и другие ресурсы, а также с увеличенным поступлением азота в почву.

- Снижение скорости радиального роста как само по себе, так и в сочетании с отпадом деревьев в итоге приводит к падению темпов роста запасов древесины в насаждении.

- Изменения радиального роста безусловно определяется биологическими особенностями дерева-хозяина (возрастом дерева и его положением в древостое, способностью дерева восстанавливать

повреждение кроны, а также лесорастительными и погодными условиями) и характером повреждения ассимиляционного аппарата (уровнем и сезонной приуроченностью дефолиации, предпочтением хвои определенного возраста).

- Известно, что прирост по диаметру снижается в год повреждения хвои. На следующий год у дефолированных деревьев наблюдается незначительный прирост, в дальнейшем годовой прирост постепенно возрастает.

- Сорокалетние наблюдения за плотностью популяции сосновой пяденицы и влиянием дефолиации на радиальный рост деревьев в Великобритании показали, что даже при незначительной дефолиации имеет место заметное влияние на краткосрочные колебания темпов радиального роста. Однако, при долгосрочном рассмотрении влияния дефолиации на диаметр деревьев и запасов древесины чаще всего не существенны [25].

- Наиболее важным фактором является продолжительность (кратность) повреждений. Двукратная дефолиация насаждений сосновой пяденицей вызывает усыхание до 30% деревьев. Степень объедания в среднем может составлять 25%, а максимальная у отдельных деревьев – 50-75%. Дефолиация насаждений сосновой пяденицей в течение 3-х лет подряд приводит к усыханию 45% деревьев. При этом степень повреждения характеризуется как сильная: средняя дефолиация крон в древостое составляет 30-50%, а максимальная у отдельных деревьев – 75-100%. Реакция древостоя на дефолиацию является непостоянной и зависит от состояния кормовых растений и абиотических, прежде всего гидротермических, факторов.

- **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

2.1 Описание очага сосновой пяденицы 1976-1978 гг. в Краснотуранском бору

Для составления годичной хронологии использовались образцы древесины сосны обыкновенной в виде буровых кернов, которые были взяты с 3 пробных площадей в границах Краснотуранского соснового бора, представляющего собой пространственно изолированный природный объект с чистыми сосняками в возрасте около 100 лет.

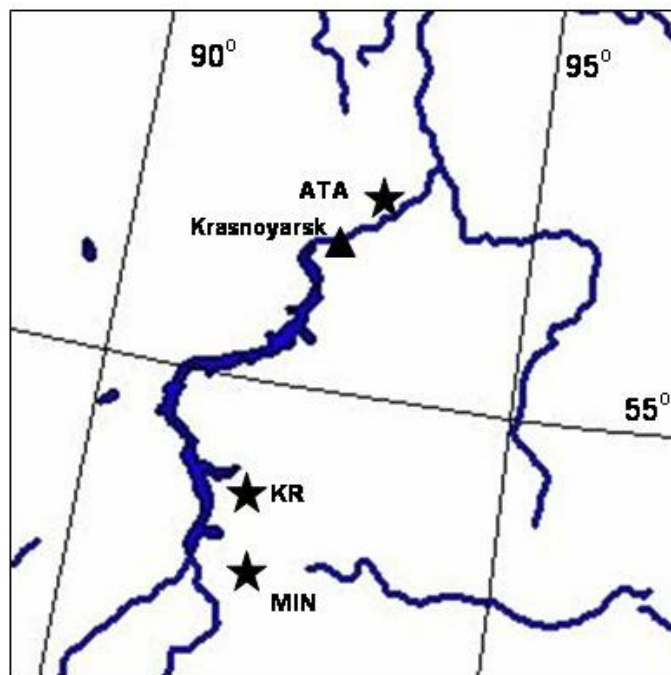


Рисунок 2.1 – Местоположение Краснотуранского бора

Исследования динамики насаждений, дефолиированных сосновой пяденицей, начались в Краснотуранском бору с 1978 г., тогда были заложены

постоянные пробные площади, на которых в течение 1978-1987 гг. проводилась оценка состояния деревьев. Состояния деревьев оценивалось по двум основным показателям – поврежденности крон сосновой пяденицей и по заселенности стволовыми вредителями (см. таблицу 1.1).

Неоднократная дефолиация насаждений сосновой пяденицей наблюдалась в течение 1974-1978 гг., которая сопровождалась негативным воздействием засушливой погоды. Данные обстоятельства привели к значительному ослаблению насаждений в очаге вредителя. В 1978 г. в первичных очагах пяденицы неповрежденные деревья практически отсутствовали, преобладали деревья, дефолированные пяденицей примерно на 50%, и около 35% составляли деревья, заселенные и обработанные стволовыми вредителями.

Таким образом, к 1978 г. в границах очага сосновой пяденицы сформировался очаг массового размножения стволовых вредителей [25].

Результаты исследований прошлых лет свидетельствуют о возможной вспышке размножения сосновой пяденицы в Краснотуранском бору в конце 1930-х начале 1940-х годов. В это время наблюдалось незначительное уменьшение радиального прироста деревьев.

В ходе измерений на пробных площадях ПП1 и ПП2, которые были подвергнуты дефолиации, не было обнаружено ни одного образца с полным набором колец в период с 1976 по 2015 г., и в большинстве образцов выпадало более одного кольца.

2.2 Получение и приготовление образцов, измерение ширины годовых колец

Для взятия образца древесины с живого дерева использовался возрастной бурав (рис. 2.2), при помощи которого высверливались радиальные керны древесины диаметром 4-5 мм и длиной 10-30 см.

Керны брались на высоте 1,0-1,3 м от поверхности земли по одному или нескольким радиусам, строго ориентированным по сторонам света или по случайному направлению. Сверление производилось в направлении, перпендикулярном продольной оси ствола дерева. Далее высверленные керны помещались в подготовленные бумажные или полиэтиленовые контейнеры, внутренний диаметр которых на 2-3 мм превышал диаметр образца, после чего проводилась кодировка образца [25].



Рисунок 2.2 – Возрастной бурав

Подготовка образца к измерению проходила следующим образом. Керн крепился при помощи клея на планку (150x10x20мм) с небольшим углублением в середине (по длине). Следующий шаг включал в себя обработку полученного образца на ленточной шлифовальной машинке, с постепенным уменьшением

зернистости наждачной бумаги для получения четкого изображения годовичных колец.

Измерение ширины годовичных колец выполнялось в поле зрения микроскопа (увеличение 2,5x) на установке “Lintab 5 Tree-Ring Station” (RINNTECH®) с точностью 0,1 мм. Датировка годовичных колец выполнялась визуально по графикам в программе TSAP-Win™ (RINNTECH®), а контроль датировки производился с помощью программы COFECHA (version 6.0P) из библиотеки дендрохронологических программ DPL.

Построение обобщенных рядов, характеризующих основные черты изменчивости прироста на каждом участке, происходило путем расчета взвешенных средних в программе ARSTAN [26].

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

3.1 Описание изменчивости ширины годичных колец

Для подтверждения, что отобранные для исследования деревья подвергались дефолиации в ходе документированных вспышек массового размножения сосновой пяденицы, вначале была рассмотрена динамика радиального роста деревьев всех трех групп на всем доступном временном отрезке.

Для исходных рядов ширины годичных колец характерно наличие возрастного тренда. Этот возрастной тренд препятствует выявлению в рядах ШГК сигнала, связанного с дефолиацией изучаемых деревьев сосновой пяденицей. Поэтому исходные ряды ШГК детрендировались и преобразовывались в безразмерные индексы ШГК. Детрендование, т.е. удаление тренда – это приведение временного ряда к стационарному в смысле его момента первого порядка, т.е. среднего значения ряда, при этом сигналы ряда могут остаться нестационарными относительно моментов высших порядков.

Процедура заключается в вычислениях индексов ШГК – безразмерных величин, показывающих отклонение ШГК от трендового значения. Рассчитывается путем деления измеренного значения ШГК на трендовое значение, соответствующего камбиальному возрасту годичного кольца. После детрендования ряды индексов ШГК усреднялись по группе.

Из полученных индексов ШГК были рассчитаны статистические характеристики детрендованных рядов ШГК, которые представлены в таблице 3.1. Она содержит следующие данные:

- области, на территории которых проходил сбор образцов;
- количество отобранных образцов;
- максимальные периоды времени, которые охвачены рядами ШГК;
- оптимальный интервал времени, в который попадало большинство образцов;
- коэффициент чувствительности, который показывает отличие величины двух последовательных лет;
- стандартное отклонение показывает амплитуду изменчивости годового прироста;
- автокорреляции 1-го порядка показывают влияние прироста предыдущего года на ширину годового кольца, сформированного в последующий год;
- средний коэффициент корреляции показывает, что радиальный прирост деревьев синхронизирован воздействием внешнего фактора, общего для всех деревьев;
- отношение «сигнал/шум» показывает существенность пригодности данных для дендрохронологического исследования;
- сигнал популяции является критерием оценки надежности хронологии.

Таблица 3.1 – Характеристика годовых колец трёх групп деревьев из очага массового размножения сосновой пяденицы

Обл. сбора	Кол-во образцов	Макс. период, лет	Оптим. интервал, лет	Коэфф. чувств., пр.е.	Стандарт. отклонение, пр.е.	Автокорр. первого порядка, пр.е.	Средние корр. (по r), пр.е.	Отношение сигнал/шум	Сигнал популяции, %
К	17	1871-2015	1900-2015	0.24	0.28	0.52	0.50	15.87	0.94
ПП1	17	1896-2015	1935-2015 (16 обр.)	0.26	0.34	0.65	0.73	26.10	0.96
ПП2	16	1916-2015	1936-2014 (14 обр.)	0.27	0.34	0.63	0.69	20.22	0.95

Различия в величине статистических характеристик между группами ПП1 и ПП2 статистически незначимы ($\alpha 0,05$). В то же время на этом уровне

значимости характеристики группы интактных деревьев отличаются от групп ПП1 и ПП2.

3.2 Реакция радиального роста *Pinus sylvestris* L. на дефолиацию во время вспышки 70-ых годов. Период угнетения, период восстановления, долгосрочные эффекты

Во временной динамике индексов прироста трех участков Краснотуранского бора много схожего (рис. 3.1). Большинство локальных экстремумов совпадает, а имеющиеся различия статистически недостоверны. Однако наблюдается ряд лет, когда между сериями различных участков существенные различия. В 1976 г. значения индекса прироста на участках ПП1 и ПП2 были существенно ниже (был равен нулю), чем на контрольном участке К. В 1939 году две хронологии (ПП1 и ПП2) показали очень плохой рост. При внимательном рассмотрении стандартных хронологий индексов прироста можно увидеть, что вместо отдельных лет, когда наблюдаются существенные различия в росте на отдельных участках, имели место целые периоды существенные различия в радиальном росте. Эти периоды: конец 70-х – начало 80-х; конец 30-х – начало 40-х; начало 30-х; середина 20-х.



Рисунок 3.1 - Стандартные индексы ширины годичных колец разных категорий повреждений на территории Краснотуранского бора. К – контрольная группа деревьев, не подверженные дефолиации; ПП1 и ПП2 – пробные площади 1 и 2, подверженные дефолиации 1976-1978гг.

Замедление роста на недефолированном участке К в конце 30-х годов одновременно с участками ПП1 и ПП2 свидетельствует, вероятно, о том, что эти деревья были повреждены в это время. Это предположение находится в соответствии с данными о большей площади очага конца 30-х годов по сравнению со вспышкой конца 70-х годов. Однако выпадения годичных колец было незначительным.

Наиболее значительное угнетение роста имело место в конце 70-х годов. Хотя снижение роста демонстрируют все хронологии, только деревья на дефолированных участках ПП1 и ПП2 показывают экстремально низкие темпы роста, вплоть до выпадения годичных колец. Например, в одном из кернов с 1976 г. не хватает 5 годичных колец. Поскольку известно, что в ходе вспышки 70-х годов деревья повреждались только на участках ПП1 и ПП2, это означает, что конец 70-х годов был периодом неблагоприятным для роста условий. Крайне глубокое угнетение роста, показанное деревьями на участках

ПП1 и ПП2, является результатом совместного действия неблагоприятных погодных условий и дефолиации сосновой пяденицей.

При сильном угнетении роста и выпадении колец нет надежного способа, позволяющего определить, кольца каких именно лет выпадают. Для определения года выпадения кольца использовалась следующая процедура. Последним относительно широким перед периодом глубокой депрессии роста на образцах являлось кольцо 1975 года. Известно, что в связи с дефолиацией часто формируются «микрколеца», в которых всего 1-2 клетки в радиальном ряду, или узкие «светлые» кольца, состоящие из клеток с более тонкими стенками. В изученных образцах, если такое кольцо формировалось, то оно следовало сразу за кольцом 1975г., и считалось кольцом 1976 г. В таком случае первым выпадающим кольцом предполагалось кольцо 1977 г. Если сразу за кольцом 1975 г. Формировалось хоть и узкое, но полноценное кольцо, то мы считали, что первым выпадающим кольцом в данном образце является кольцо 1976 г.

Если детально рассматривать временную динамику индексов прироста (рис. 3.1), можно выделить характерную черту в период после дефолиации: после резкого и значительного уменьшения ширины годичного кольца следует медленное восстановление.

Когда происходит восстановление темпов радиального роста после дефолиации, то изменения индексов прироста у поврежденных деревьев непохожи на вариации, происходящие у неповрежденных деревьев (рис. 3.1) [27]. Например, в течение 1939-1944 гг. в Краснотуранском бору ширина годичных колец у неповрежденных деревьев уменьшалась, в то время как дефолиированные деревья увеличивали темпы роста. Похожая картина наблюдается после дефолиации 70-х годов. Деревья с участков ПП1 и ПП2, которые подвергались дефолиации, не имеют локального минимума роста в 1982 г., который отмечается на контрольном участке К. Только с 1985 г. флуктуации индексов ШГК становятся синхронными на трех участках.

Годы депрессии (различной интенсивности), отмеченные практически у всех деревьев, наблюдались в 1939, 1964, 1989, 1994, 1999, 2009, 2012, 2015 гг. Выпадающие (полностью или частично) кольца встречались в годы вспышек массового размножения сосновой пяденицы – 1939 и 1976-1978 гг.

3.3 Различия в росте поврежденных и неповрежденных до вспышки деревьев. Автокорреляционные функции и дисперсия

Для рядов радиального прироста $\{x(j)\}$ характерны как зависимость от диаметра дерева, так и наличие возрастного тренда, поэтому для дальнейшего анализа рассматривались нормированные ряды первых разностей $z(j) = x(j+1) - x(j)$. Значение переменной $z(j)$ может зависеть как от величин $z(j-n)$ предыдущих n лет (зависимость текущего значения переменной от n ее предыдущих значения характеризуется порядком авторегрессии), так и от погодных условий текущего сезона. Для определения возможного порядка n авторегрессии рядов первых разностей прироста производился расчет парциальной авторегрессионной функции этих рядов. Наибольшее значение сдвига n , при котором парциальная автокорреляционная функция статистически значимо еще отличается от нуля, дает величину порядка авторегрессии.

Для оценки связи между шириной годичного кольца и климатическими факторами окружающей среды, предшествовавшими дефолиации, была применена автокорреляционная функция [27]. Автокорреляционная функция может быть представлена как множественная регрессионная модель, которая объясняет изменчивость индексов радиального прироста деревьев на основании климатических факторов и прироста дерева в предшествующие годы.

Автокорреляционная функция r_k описывается уравнениями:

$$r_k = c_k / c_0, \quad (3.1)$$

$$c_k = \frac{1}{N} \sum_{t=0}^{N-k} (z_t - \dot{z})(z_{t+k} - \dot{z}), \quad (3.2)$$

$$\dot{z} = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N z_t, \quad (3.3)$$

где c_k и c_0 – коэффициенты автокорреляции порядка k и 0 соответственно; z_t , z_{t+k} – индексы прироста в год t или $t+k$; N – длина временного ряда.

Для выделения из общей дисперсии прироста деревьев наиболее значимой части объясненной изменчивости под влиянием климатических факторов, использовали метод главных компонент, дающий возможность определить небольшое число достоверных данных из большинства, объясняющих большую часть изменчивости.

Метод позволяет описать большие наборы признаков n небольшим числом главных компонент; различия между объектами зависят от доли изменчивости, связанной с данной главной компонентой; каждому признаку свойственна факторная структура; связи между признаками и факторами (главными компонентами) – линейны: для данного признака эффект воздействия факторов суммируется. Факторный анализ позволяет синтезировать матрицу, составленную парными коэффициентами корреляции между изменчивостью прироста деревьев, в виде разложения по собственным ортогональным функциям корреляционной матрицы. Разложение по собственным функциям достаточно четко реагирует на возможные составляющие изменчивости прироста при условии их фазовой однородности.

Для расчета временной динамики первых разностей ширины годичных колец был использован метод сглаживания скользящей средней, который

обеспечивает быстрое реагирование прогноза на все события, происходящие в течение временного периода. Вычисление скользящего среднего \hat{y}_t представлено уравнением:

$$\hat{y}_t = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m y_{t-i}, \quad (3.4)$$

где m – уровень временного ряда ($m=3$), лет; y_{t-i} – ширина годовичного кольца в год t .

Данные, полученные расчетом скользящего среднего показали, что для деревьев, которые оказались неповрежденными дефолиацией (группа К), характерна существенно меньшая амплитуда колебаний первых разностей ширины годовичных колец по годам (рис. 3.2) в сравнении с деревьями, которые впоследствии оказались дефолированы сосновой пяденицей. У деревьев контрольной группы стандартное отклонение рядов первых разностей ширины годовичных колец составляет 0,3 мм, в то время как у большинства деревьев групп ПП1 и ПП2 стандартное отклонение рядов первых разностей ширины годовичных колец больше 0,3 мм.

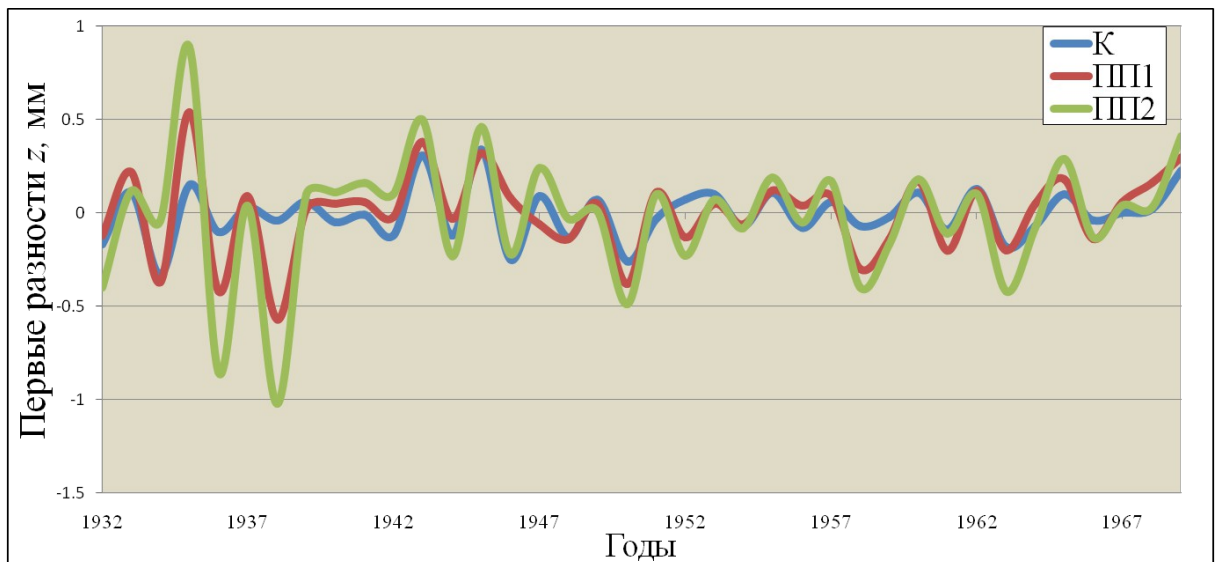


Рисунок 3.2 – Временная динамика первых разностей ширины годичных колец.

Известно, что при жесткой и быстрой работе системы регуляции изучаемого объекта стандартное отклонение значений регулируемой переменной от нормы будет мало. Большие же значения стандартного отклонения характеризуют регуляторные процессы с достаточно большим временем запаздывания и малым коэффициентом отрицательной обратной связи. В связи с этим для оценки регуляторных процессов радиального прироста деревьев использовалась величина стандартного отклонения s рядов первых разностей.

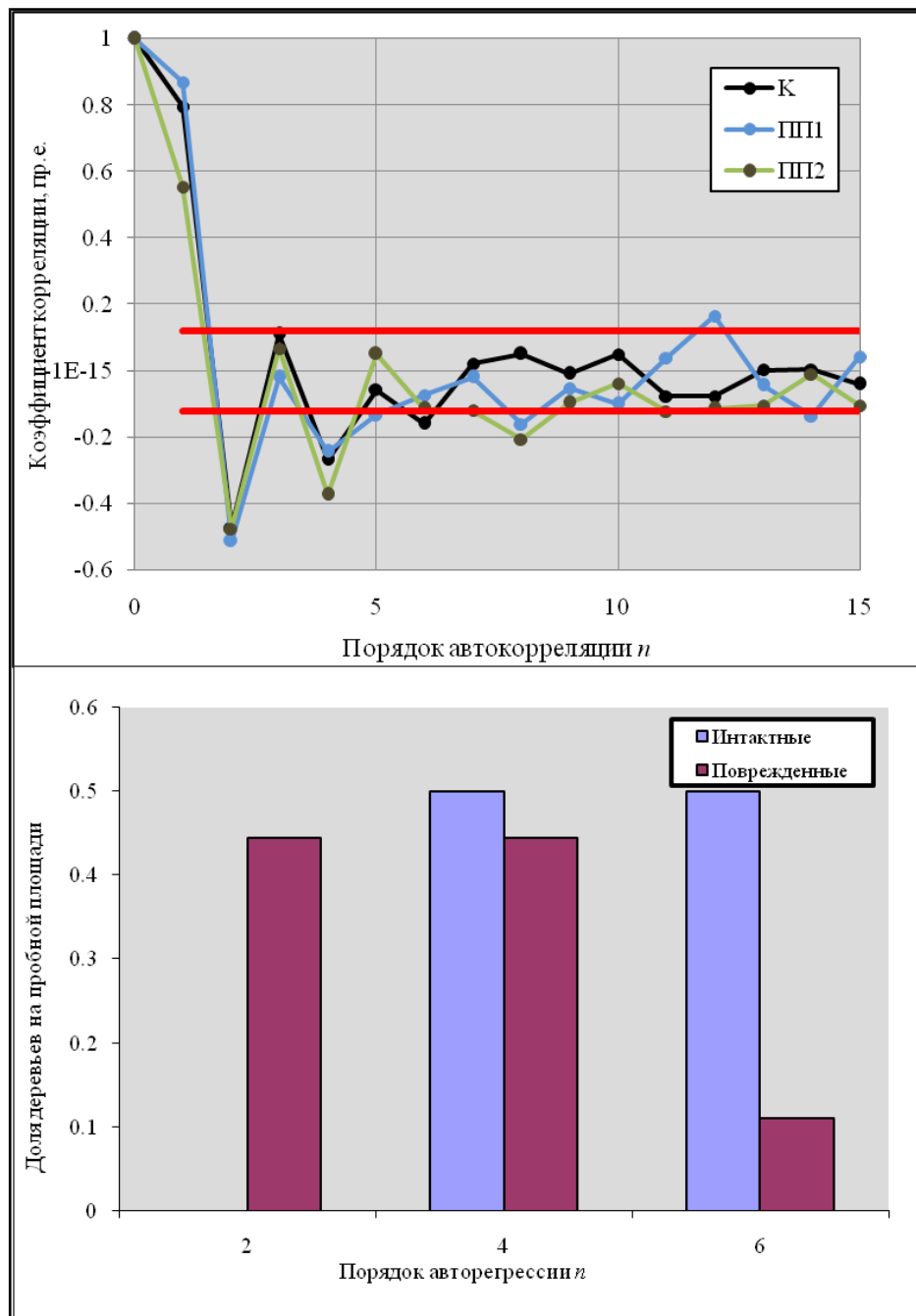


Рисунок 3.3 - Автокорреляционный анализ временной динамики первых разностей ширины годовичных колец в период предшествующий дефолиации 1970-ых годов.

Важной характеристикой временного ряда является его автокорреляционная функция. Автокорреляционные функции для усредненных временных рядов первых разностей трех групп деревьев показаны на рисунке 3.3 (верхняя диаграмма). По вертикальной оси – значения коэффициента корреляции, по горизонтальной оси – величина задержки в годах. Красные

линии ограничивают диапазон статистической достоверности для коэффициента корреляции. Если коэффициент корреляции выходит за этот диапазон, то влияние ширины годичных колец предшествующих лет достоверно. Во всех трех группах достоверна корреляция между значениями первых разностей отстоящих от текущего года на 2 или 4 года. Для усредненных по группе интактных деревьев формально достоверной можно считать также корреляцию с задержкой на 4 года, а для групп дефолиированных деревьев еще с задержкой на 7 и 10 лет. Однако значения коэффициентов автокорреляции с задержкой больше 4 лет едва выходят в области достоверности, поэтому мы приняли решение не принимать их во внимание.

Если рассматривать не усредненные по группам данные значения коэффициентов автокорреляции, а по отдельным деревьям, то здесь картина существенно различна. У интактных деревьев значимые коэффициенты автокорреляции с большей задержкой, чем у дефолиированных (рис. 3.3, нижняя диаграмма). Примерно 40% дефолиированных деревьев показывают автокорреляцию с задержкой в 2 и 4 года, и около 10% показывают автокорреляцию с задержкой в 6 лет. Интактные деревья делятся почти поровну на две группы, характеризующиеся автокорреляцией с задержкой на 4 и 6 лет, но не показывают автокорреляции с задержкой в 2 года.

Таким образом, интактные деревья в период предшествующий дефолиации характеризуются «долгосрочной памятью», т.е. они помнят, как росли 4 и 6 лет назад, в то время как деревья, которые впоследствии были дефолиированы, характеризуются в этот же период «краткосрочной памятью», т.е. они помнят только то, что было не более 4 лет назад.

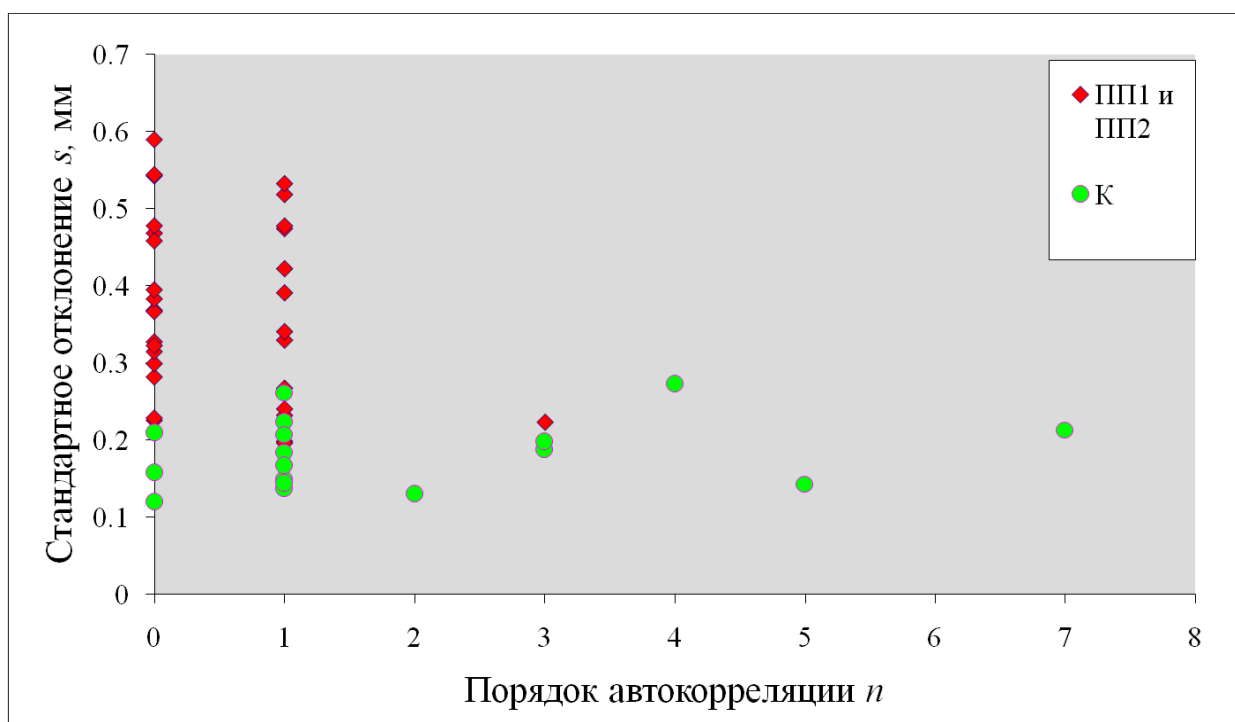


Рисунок 3.4 - Связи между порядком n автокорреляции и стандартным отклонением s рядов первых разностей для образцов радиального прироста деревьев в очаге массового размножения (ПП1 и ПП2) и в контрольных неповрежденных насаждениях (К). Расчеты были проведены по количеству хронологий: ПП1 – 16; ПП2 – 14; К – 17.

На рисунке 3.4 приведены характеристики первых разностей радиального прироста изученных кернов деревьев в очагах и в контроле. В плоскости $\{n, s\}$, в которой n можно условно принять за «память» условий прироста годичного кольца, а s можно назвать показателем «силы памяти». Ряды первых разностей у деревьев в очаге массового размножения сосновой пяденицы характеризуются отсутствием или малыми значениями запаздывания (у 80% деревьев в очаге значения $n \leq 1$) и достаточно большими значениями стандартного отклонения рядов первых разностей – у 81% деревьев $s > 0.2$. Для деревьев в контрольных неповрежденных древостоях, напротив, были характерны достаточно большие значения запаздывания n (у 60% деревьев запаздывание $n > 1$), а отклонения от возрастного тренда почти у 80% деревьев не превышало значение $s \leq 0.2$.

ВЫВОДЫ

- Дефолиация деревьев сосны обыкновенной сосновой пяденицей вызывает быстрое и глубокое угнетение радиального роста на протяжении 3-5 лет, за которым следует период восстановления на протяжении 4-5 лет. Спустя это время рост дефолиированных деревьев ни по значениям индексов ШГК, ни по временной изменчивости не отличается от интактных деревьев.
- Деревья, подвергавшиеся дефолиации, отличаются по характеристикам временной изменчивости ширины годичных колец в период предшествующий дефолиации, от деревьев, которые оказались впоследствии неповрежденными сосновой пяденицей.
- Радиальный рост деревьев, подверженных нападению насекомых, характеризуется меньшим влиянием условий предшествующих лет и большей амплитудой временной изменчивости ширины годичных колец.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Mattson W. J., Addy N. D. Phytophagous insects as regulators of forest primary production //Science. – 1975. – Т. 190. – №. 4214. – С. 515-522.
2. Исаев А. С. Хлебопрос РГ, Недорезов ЛВ и др. – 1984.
3. Barbosa P. et al. Insect outbreaks. – Academic Press, Inc., 1987.
4. Schwerdtfeger F. Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge. – Springer, 1935.
5. Прозоров С. С. Сосновая пяденица в лесах Западной Сибири //Труды СибЛТИ. – 1956. – Т. 12. – С. 13-84.
6. Klomp H. The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L.(Lep., Geom.) //Advances in Ecological Research. – 1966. – Т. 3. – С. 207-305.
7. Klimetzek D. Comparative studies on the occurrence of phytophagous pine caterpillars in South Germany 1810. I. Areas of infestation in the Rheinpfalz //Zeitschrift-fur-Angewandte-Entomol. – 1971. – Т. 68. – С. 264-274.
8. Кондаков Ю. П., Сорокопуд Е. Н. Сосновая пяденица в ленточных борах Минусинской котловины //Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. – 1982. – С. 34-56.
9. Пальникова Е. Н. ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОЧАГОВ МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ В БОРАХ ЮГА СИБИРИ //Экологическая оценка местообитаний лесных животных. – 1987. – С. 96.
10. Swetnam T. W., Lynch A. M. A tree-ring reconstruction of western spruce budworm history in the southern Rocky Mountains //Forest Science. – 1989. – Т. 35. – №. 4. – С. 962-986.
11. Weber U. M., Schweingruber F. H. A dendroecological reconstruction of western spruce budworm outbreaks (*Choristoneura occidentalis*) in the Front Range, Colorado, from 1720 to 1986 //Trees. – 1995. – Т. 9. – №. 4. – С. 204-213.
12. Swetnam T. W., Lynch A. M. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks //Ecological monographs. – 1993. – Т. 63. – №. 4. – С. 399-424.

13. Allen C. D., Betancourt J. L., Swetnam T. W. Landscape changes in the southwestern United States: techniques, long-term data sets, and trends //Perspectives on the Land-Use History of North America: A Context for Understanding Our Changing Environment. Fort Collins (CO): US Geological Survey. – 1998. – С. 71-84.
14. Аверкиев И. С. Атлас вреднейших насекомых леса. – 1984.
15. Лямцев Н. И. ОЧАГИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И ВРЕДНОСТЬ ХВОЕГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ РОССИИ.
16. Кондаков Ю. П., Земкова Р. И. Применение светоловушек с ртутнокварцевыми лампами для изучения влияния авиахимборьбы на энтомофауну лесных насаждений //Исследования по защите лесов Сибири. М.: Наука. – 1965. – С. 53-70.
17. Кондаков Ю. П., Пальникова Е. Н. Зональная система мероприятий по надзору и контролю численности сосновой пяденицы в ленточных борах Сибири //Красноярск: ИЛид. – 1985.
18. Ильинский А. И. и др. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР //М.: Лесн. пром-сть. – 1965. – С. 252-257.
19. Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Кондаков Ю. П. Закономерности динамики численности лесных насекомых //Лесоведение. – 1974. – Т. 3. – С. 27-42.
20. Wickman B. E. Increased growth of white fir after a Douglas-fir tussock moth outbreak //Journal of Forestry. – 1980. – Т. 78. – №. 1. – С. 31-33.
21. Attiwill P. M. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management //Forest Ecology and management. – 1994. – Т. 63. – №. 2. – С. 247-300.
22. Fillion L., Cournoyer L. Variation in wood structure of eastern larch defoliated by the larch sawfly in subarctic Quebec, Canada //Canadian Journal of Forest Research. – 1995. – Т. 25. – №. 8. – С. 1263-1268.
23. Swetnam T. W., Thompson M. A., Sutherland E. K. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. – 1985.

24. Сметанин А. Сосновая пяденица //Защита растений. – 1967. – Т. 19676. – С. 40-1.
25. РОЖКОВ А. С. П НАСЕКОМОЕ.
26. Голосова М. А. Влияние повреждения деревьев хвоегрызущими насекомыми на прирост насаждений //Научные труды Московского лесотехнического ин-та. Вопросы защиты леса. – 1971. – №. 38. – С. 202-207.
27. АСТАПЕНКО С. А., ПАЛЬНИКОВА Е. Н. РОЛЬ ХВОЙНЫХ ПИЛИЛЬЩИКОВ (SYMPTYTA) В НАСАЖДЕНИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ //БОЛЕЗНИ И ВРЕДИТЕЛИ В ЛЕСАХ РОССИИ: ВЕК XXI. – 2011. – С. 102.
28. Шиятов С. Г. и др. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебнометодическое пособие //Красноярск: КрасГУ. – 2000.
29. Сорокопуд Е. Н. Экологические аспекты заселения очагов сосновой пяденицы стволовыми вредителями //Насекомые лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Наука. – 1982. – С. 98-111.
30. Cook J. G., Irwin L. L. Validation and modification of a habitat suitability model for pronghorns //Wildlife Society Bulletin (1973-2006). – 1985. – Т. 13. – №. 4. – С. 440-448.
31. Бокс Г., Дженкинс Г. Анализ временных рядов: Прогноз и управление. – 1974.