

УДК 630*587:630*4

ВЛИЯНИЕ МОДИФИЦИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ И РАЗВИТИЕ ВСПЫШЕК МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ*

© 2006 г. Е. Н. Пальникова¹, М. К. Метелева¹, В. Г. Суховольский^{1,2}¹ Сибирский государственный технологический университет
660049 Красноярск, просп. Мира, 82² Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 05.09.2005 г.

В работе исследовалось влияние погодных условий на возникновение вспышек массового размножения популяции лесных насекомых. Рассмотрены модели оценки влияния модифицирующих факторов на динамику популяций. Для сосновой пяденицы *Vupalus piniarius* L. и сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. изучена связь погодных характеристик и изменений популяционной динамики, определены необходимые и достаточные условия влияния погоды на развитие вспышек массового размножения этих видов.

Насекомые, популяционная динамика, вспышка массового размножения, факторы, модифицирующие, регулирующие, необходимые и достаточные условия.

Факторы, оказывающие влияние на численность популяций лесных насекомых, принято делить на регулирующие - зависящие от плотности популяции насекомых, и модифицирующие - не зависящие от плотности популяции насекомых. В связи с тем, что связь массовых размножений фитофагов с предшествующими засушливыми периодами несомненна [25], при изучении влияния модифицирующих факторов на насекомых основное внимание традиционно уделяется связи засушливых периодов с развитием вспышек массового размножения насекомых. Засухи предшествуют вспышкам массового размножения насекомых в лесах как с резко континентальным, так и с тропическим климатом [5, 7, 13, 17, 22, 24, 27]. Так, во второй половине 1970-х и начале 1980-х годов в европейских странах были отмечены массовые размножения многих видов лесных насекомых, что объясняют воздействием "засухи века", имевшей место в 1976 г., и другими засушливыми сезонами после 1971 г. [23, 26].

Наращение численности сибирского шелкопряда сопряжено с засухами, продолжительность которых составляет не менее пяти декад. Потенциальная угроза массового размножения шелкопряда создается при засушливых условиях июня - июля в течение 2-3 лет [13].

Выявляя погодные факторы, предшествующие вспышкам массового размножения того или

иного вредителя, авторы пытаются объяснить циклику наблюдаемых градаций. Так, циклы массового размножения сибирского шелкопряда в Западной Сибири наблюдали в 1914-1918, 1921-1925, 1943-1946, 1953-1957, 1962-1965 гг. [11]. Все они были приурочены к наиболее выраженным засушливым периодам, когда засуха широко распространилась по всей Западной Сибири. В качестве интегрального показателя опасности возникновения в Западной Сибири очагов наиболее массовых вредителей предлагается величина уровня весеннего половодья в притоках Оби [12].

Во многих работах, анализирующих повторяющиеся вспышки массового размножения насекомых, авторы приходят к выводу, что основным фактором, запускающим вспышки массовых размножений, является солнечная активность [1-4, 6, 9, 15, 19, 20].

Однако в этих работах не приведены количественные оценки связи между изменением погодных условий и развитием вспышек массового размножения. Для корректного анализа влияния погоды на развитие вспышек массового размножения насекомых необходимо дать определение необходимых и достаточных условий того, что вспышки массового размножения связаны с изменением погодных условий.

Условие является необходимым, если вспышке массового размножения *всегда* предшествуют специфические изменения погодных условий (например, засуха при теплой погоде). Условие является достаточным, если после *каждого* специфиче-

* Работа поддержана РФФИ (05-04-49360).

ческого изменения погодных условий происходит вспышка массового размножения. Различие между необходимым и достаточным условием заключается в данном случае в том, что необходимое условие может оказаться недостаточным, и тогда после изменения погодных условий вспышка не произойдет.

Настоящая работа посвящена анализу влияния модифицирующих факторов на популяционную динамику лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения, разработке методики количественной оценки связи между изменениями погодных условий и развитием вспышек массового размножения и сопоставлению предложенной модели с наблюдениями.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В работе были проанализированы изменения погодных условий на территории Минусинских ленточных боров (юг Средней Сибири), где за 1950-1990 гг. произошло четыре вспышки массового размножения сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L.: в 1953-1954, 1961-1962, 1973-1974 и 1987-1988 гг. Детально особенности биологии и экологии сосновой пяденицы описаны ранее [16].

Анализировалось также влияние погодных условий на возникновение вспышек массового размножения сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus superans* Tschetv. в темнохвойных лесах южной части Красноярского края [14].

Для анализа погодных условий в сосновых лесах были использованы многолетние (1945-1988 гг.) посуточные данные метеостанций в Минусинске (Опытное поле), пос. Лебяжье (Краснотурганский р-н Красноярского края). Для анализа погодных условий в темнохвойных лесах южной тайги, где в 1942-1945, 1954-1957, 1976-1968, 1982-1984, 1994-1995 гг. реализовались вспышки массового размножения сибирского шелкопряда, были использованы многолетние (1931-1998 гг.) посуточные данные метеостанций в Енисейске и Богучанах.

Используя эти данные, рассчитывались среднемесячные величины температуры воздуха и количества осадков. В качестве интегрального показателя погодных условий ранее было предложено использовать ГТК - гидротермический коэффициент [19]. Считается, что перед вспышкой массового размножения насекомых величина ГТК уменьшается и становится меньшей единицы [13]. Обычно величина ГТК ρ_{ij} в j -м месяце i -го года определяется как отношение среднемесячных осадков H_{ij} к среднемесячной температуре T_{ij} . Иногда полученное значение делится на некоторый эмпирический множитель [14]. Корректное выражение для ГТК дается в виде следующей формулы:

$$\rho_{ij} = \Psi_j \frac{H_{ij}}{T_{ij}} \quad \text{или} \quad H_{ij} = \Psi_j \rho_{ij} T_{ij}, \quad (1)$$

где $\Psi_j = \frac{\bar{T}}{\bar{H}}$ - нормировочный множитель, \bar{T} и \bar{H} - средние многолетние значения температуры и количества осадков в j -м месяце.

Если $T_m \approx \bar{T}$ и $H_m \approx \bar{H}$, то $\rho_m \approx 1$. Нормировочный множитель Ψ в (1) позволяет корректно учесть различия абсолютных значений в шкалах температуры и осадков.

Критическими значениями погодных показателей считались среднемесячные значения температуры, большие среднеемноголетней, среднемесячные значения осадков, меньшие среднеемноголетних, и значения ГТК, меньшие 1. Для оценки выполнения условий необходимости и достаточности влияния погодных факторов на возникновение вспышек массового размножения в работе использовалась классическая формула Байеса теории вероятностей.

Необходимость влияния погодных условий на развитие вспышек определялась по условной вероятности $P(OUT/W > W_0)$ того, что в течение анализируемого периода времени выбранный погодный показатель W в годы перед вспышкой превышает некоторое критическое значение W_0 :

$$P(OUT/W > W_0) = \frac{P(OUT, W > W_0)}{P(W > W_0)}, \quad (2)$$

где $P(OUT, W > W_0)$ - вероятность того, что в течение анализируемого периода времени в годы, предшествующие вспышке массового размножения, значение выбранного модифицирующего фактора превосходило пороговое значение W_0 ; $P(W > W_0)$ - вероятность того, что в исследованный период времени значение выбранного модифицирующего фактора превосходило пороговое.

Безусловные вероятности в (2) определяются как доли лет (от общего числа рассмотренных лет), в которые условие $W > W_0$ выполняется. Обычно в ходе анализа рассматривается период времени, за который произошло несколько (4-6) вспышек массового размножения данного вида на данной территории.

Достаточное условие реализации вспышки массового размножения при специфических погодных изменениях вычисляется также по формуле Байеса как условная вероятность $P(W > W_0/OUT)$:

$$P(W > W_0/OUT) = \frac{P(OUT, W > W_0)}{P(OUT)}, \quad (3)$$

где $P(OUT)$ - вероятность возникновения вспышки массового размножения в течение изучаемого периода времени.

Условные вероятности $P(OUT/W > W_0)$ и $P(W > W_0/OUT)$ связаны друг с другом. Так, например:

$$P(W > W_0/OUT) = \frac{P(OUT/W > W_0)P(W > W_0)}{P(OUT)}. \quad (4)$$

Если выполняется условие достаточности специфических погодных изменений для реализации вспышки массового размножения и $P(W > W_0/OUT) \rightarrow 1$, то в этой ситуации предельно просто прогнозировать вспышки: вслед за изменением погоды обязательно произойдет вспышка массового размножения. Если выполняется условие необходимости специфических погодных изменений для реализации вспышки массового размножения и $P(OUT/W > W_0) \rightarrow 1$, из этого следует, что перед каждой вспышкой произойдут специфические погодные изменения, но вовсе не каждые специфические погодные изменения влекут за собой вспышку.

Если величина условной вероятности $P(OUT/W > W_0)$ окажется близкой к значению безусловной вероятности $P(OUT)$ реализации вспышки массового размножения, а величина условной вероятности $P(W > W_0/OUT)$ будет близка к значению $P(W > W_0)$, это означает, что соответствующий погодный фактор не оказывает влияния на развитие вспышки. Значимость различий величин условных вероятностей от значений соответствующих безусловных вероятностей, и, следовательно, значимость связи между изменением погодного фактора и развитием вспышки массового размножения можно определить по стандартной статистической методике [10].

Однако использование формулы Байеса не указывает прямо, какие именно погодные факторы следует использовать для оценок условных вероятностей. Поэтому, исходя из особенностей сезонного развития изучаемого вида насекомых, ищутся такие погодные показатели, для которых условные вероятности $P(OUT/W > W_0)$ и $P(W > W_0/OUT)$ близки к 1.

По методологии, используемой в большинстве работ по проблеме влияния погоды на развитие вспышек массового размножения, оценивается значимость отклонений от среднесезонных значений величин некоторых погодных показателей в течение некоторого периода времени (от года до трех лет), предшествующего вспышке. Однако при этом не делается различий между оценками условий выполнения необходимых и достаточных условий реализации вспышек массового размножения насекомых при специфических погодных изменениях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим дискретную феноменологическую модель популяционной динамики без запаздывания, описываемую уравнением, в котором воздействия модифицирующих и регулирующих факторов независимы:

$$\begin{aligned} x_{i+1} &= k(x, y, z_1, \dots, z_n)x_i = \\ &= k_c(x, y)k_m(z_1, \dots, z_n)x, \end{aligned} \quad (5)$$

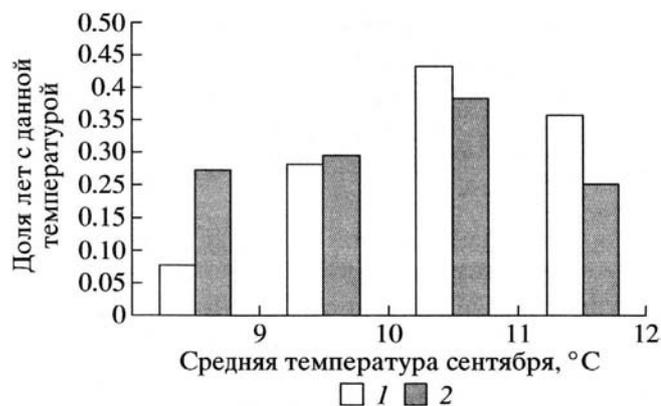
где x - численность популяции насекомых; y - численность популяций паразитов и хищников, регулирующих численность популяции хозяина; z_1, \dots, z_n - модифицирующие факторы (в частности, погодные); величина $k(x, y, z_1, \dots, z_n)$ есть коэффициент размножения популяции, который выражается как произведение двух парциальных коэффициентов размножения - регулирующего $k_c(x, y)$ и модифицирующего $k_m(z_1, \dots, z_n)$.

В стабильно разреженном состоянии, когда изучаемый вид насекомых и его паразиты и хищники находятся в состоянии динамического равновесия, плотность популяции изучаемого вида колеблется вблизи некоторого устойчивого значения, а величины регулирующего и модифицирующего коэффициентов размножения $k_c(x, y)$ и $k_m(z_1, \dots, z_n)$ близки к 1.

Подъем численности и "выброс" популяции лесных насекомых за пределы зоны устойчивости связаны со значительным увеличением модифицирующего коэффициента размножения популяции. При дальнейшем развитии вспышки массового размножения значения регулирующего коэффициента размножения возрастают, когда популяция "отрывается" от естественных врагов. На фазе кризиса значения регулирующего коэффициента размножения уменьшаются в связи с увеличением пресса воздействия паразитов и хищников на популяцию вредителей [8]. Величина же модифицирующего коэффициента размножения, не зависящая от плотности популяции, может измениться на любой фазе градиационного цикла, способствуя как росту численности популяции, так и ее спаду.

Для оценки того, насколько должен увеличиться коэффициент размножения, чтобы обеспечить развития вспышки, рассмотрим данные по динамике численности сосновой пяденицы. В стабильно разреженном состоянии плотность x_{\min} популяции сосновой пяденицы составляет величины порядка сотых и даже тысячных долей куколки на одну учетную единицу (лесную подстилку площадью 1 м^2). На фазе максимума вспышки плотность x_{\max} популяции вредителя достигает 150-200 куколок на учетную единицу [16]. Таким образом, при переходе от стабильно разреженного состояния к вспышке массового размножения плотность популяции вредителя может возрасти на четыре-пять порядков:

$$\frac{x_{\max}}{x_{\min}} = r^n \approx 1.5 \times 10^4 - 2.1 \times 10^5. \quad (6)$$



Распределение температуры сентября в годы, предшествовавшие вспышкам массового размножения сосновой пяденицы: 1 - перед вспышкой; 2 - за весь период наблюдений.

В (6) r есть общий коэффициент размножения, а n - число поколений, необходимых для достижения плотности популяции, характерной для максимума вспышки. Коэффициент размножения r не может превышать величину произведения полового индекса на плодовитость самок: предполагается, что все самки в популяции отложат максимально возможное число яиц и изо всех яиц выйдут гусеницы. У сосновой пяденицы половой индекс на всех фазах градации близок к 0.5, плодовитость самок достигает 200 яиц на особь, т. е. $r \leq 100$ [16]. Тогда из (6) $n \approx 2-3$. Таким образом, для достижения фазы максимума вспышки сосновой пяденицы необходимо от двух до трех лет. И в эти годы воздействие модифицирующих и регулирующих факторов должно быть таким, чтобы обеспечить максимальный коэффициент размножения популяции.

При оценке условной вероятности $P(W > W_0/OUT)$ знаменатель выражения (2) характеризует долю лет, когда значение выбранных модифицирующих факторов превосходило пороговое.

Таблица 1. Статистический анализ различий погодных характеристик в годы перед вспышкой массового размножения и в годы стабильного состояния популяции сосновой пяденицы в сосновых лесах Средней Сибири

Статистические характеристики	Сентябрь		
	температура	осадки	ГТК*
Среднее значение перед вспышкой	10.4	36.6	1.01
в стабильно разреженном состоянии	9.3	36.4	1.03
Статистика Манна-Уитни	186	144	142
Табличное значение статистики Манна-Уитни	190	190	190

* ГТК - гидротермический коэффициент.

Но при расчетах нельзя учитывать годы, когда величины погодных показателей превосходили пороговые, но $k_c(x, y) < 1$. Такая ситуация может возникнуть, когда после вспышки массового размножения популяция будет находиться в состоянии депрессии вследствие гибели особей от паразитов, хищников и болезней, а погодные условия будут благоприятны для развития вспышки массового размножения. Неучет этого обстоятельства будет приводить к увеличению знаменателя в (2) и, следовательно, к занижению величины $P(W > W_0/OUT)$.

Для оценки связи между изменением погодных показателей и развитием вспышек массового размножения необходимы длительные ряды учетов численности популяции, особенно на фазе стабильного разреженного состояния. Однако таких данных очень мало. Чаще всего для лесных насекомых, дающих вспышки массового размножения, известны даты обнаружения очага массового размножения и территория, в пределах которой развивается вспышка. Год обнаружения очага в лесных насаждениях Сибири обычно соответствует ситуации, когда численность вредителя уже значительно превышает критическое значение, и можно считать, что вспышка (переход численности популяции за точку ускользания) началась за один-три года до обнаружения очага массового размножения вида. Более точная оценка даты, когда повреждения деревьев вредителями были настолько существенными, что оказали воздействие на радиальный рост деревьев, производится с использованием дендрохронологических методов [18].

Учитывая некоторую неточность имеющихся данных о прошедших вспышках массового размножения, дадим оценку необходимости и достаточности погодных условий для развития вспышек массового размножения сосновой пяденицы и сибирского шелкопряда. Для сосновой пяденицы критическим периодом сезона является ранняя осень. Теплая и сухая осень способствуют увеличению продолжительности питания гусениц старшего возраста в кроне деревьев, что приводит к увеличению массы гусениц и в конечном счете увеличению плодовитости имаго сосновой пяденицы в следующем сезоне [16].

Анализ данных по температуре, осадкам и величине ГТК показал, что влияние погодных факторов на развитие вспышки численности нельзя назвать решающим (рисунок). Как видно из рисунка, вероятность более высокой температуры в сентябре в годы, предшествующие вспышке, немного больше, однако эти различия статистически незначимы. В табл. 1 приведены результаты статистического анализа различий погодных характеристик в годы перед вспышкой массового размножения и в годы стабильного состояния популяции. Полученные значения статистики Манна-Уитни не превышают установленных таблич-

Таблица 2. Расчет величин условных вероятностей возникновения вспышки массового размножения сосновой пяденицы в зависимости от погодных характеристик августа - сентября

Статистический показатель*	Месяц					
	август			сентябрь		
	$T, ^\circ\text{C}$	осадки, мм	ГТК	$T, ^\circ\text{C}$	осадки, мм	ГТК
$\langle X \rangle$	16.90	59.00	1.02	10.00	40.40	10.04
$P(OUT)$	0.27	0.27	0.27	0.27	0.27	0.27
$P(W > W_0)$	0.41	0.54	0.57	0.52	0.64	0.61
$P(OUT, W > W_0)$	0.09	0.09	0.09	0.09	0.20	0.20
$P(OUT/W > W_0)$	0.33	0.33	0.33	0.33	0.75	0.75
$P(W > W_0/OUT)$	0.22	0.17	0.16	0.17	0.32	0.33

* $\langle X \rangle$ - среднее многолетнее значение погодного показателя; $P(OUT)$ - вероятность вспышки; $P(W > W_0)$ - вероятность превышения критического значения в течение трех лет перед обнаружением вспышки; $P(OUT/W > W_0)$ - условная вероятность необходимости определенных погодных условий для развития вспышки; $P(W > W_0/OUT)$ - условная вероятность достаточности определенных погодных условий для развития вспышки.

Таблица 3. Необходимые и достаточные условия влияния погоды на реализацию вспышек массового размножения сибирского шелкопряда в темнохвойных лесах южной тайги

Месяц	Погодный показатель*	Вероятность			
		$P(W > W_0)$	$P(OUT, W > W_0)$	$P(OUT/W > W_0)$	$P(W > W_0/OUT)$
Метеостанция Богучаны					
Май	Т	0.46	0.06	0.13	0.40
	Осадки	0.51	0.09	0.18	0.60
	ГТК	0.60	0.08	0.13	0.50
Июнь	Т	0.54	0.05	0.09	0.30
	Осадки	0.54	0.09	0.17	0.60
	ГТК	0.52	0.09	0.18	0.60
Июль	Т	0.47	0.09	0.20	0.60
	Осадки	0.56	0.05	0.08	0.30
	ГТК	0.59	0.06	0.11	0.40
Август	Т	0.52	0.06	0.12	0.40
	Осадки	0.55	0.08	0.14	0.50
	ГТК	0.58	0.08	0.13	0.50
Сентябрь	Т	0.52	0.09	0.18	0.67
	Осадки	0.59	0.06	0.11	0.44
	ГТК	0.61	0.06	0.10	0.44
Метеостанция Енисейск					
Май	Т	0.43	0.06	0.14	0.40
	Осадки	0.52	0.06	0.12	0.40
	ГТК	0.57	0.08	0.14	0.50
Июнь	Т	0.57	0.05	0.08	0.30
	Осадки	0.52	0.08	0.15	0.50
	ГТК	0.55	0.08	0.14	0.50
Июль	Т	0.51	0.11	0.21	0.70
	Осадки	0.57	0.06	0.11	0.40
	ГТК	0.63	0.09	0.15	0.60
Август	Т	0.49	0.05	0.09	0.30
	Осадки	0.55	0.06	0.11	0.40
	ГТК	0.52	0.05	0.09	0.30
Сентябрь	Т	0.54	0.11	0.20	0.70
	Осадки	0.54	0.08	0.14	0.50
	ГТК	0.63	0.11	0.17	0.70

* Т - средняя температура месяца; ГТК - гидротермический коэффициент месяца.

ных значений критических показателей, также, как средние значения погодных показателей не задолго до вспышки значимо не отличаются от тех же средних в стабильном состоянии.

Более информативными являются результаты расчета условных вероятностей, характеризующих необходимость и достаточность влияния погодных характеристик на реализацию вспышки массового размножения сосновой пяденицы (табл. 2).

Как видно из табл. 2, погодные условия, критические для развития вспышек массового размножения сосновой пяденицы, действительно наблюдаются в сентябре. Условные вероятности, характеризующие и достаточность, и необходимость реализации критических погодных условий в августе, не превышают 0.33. Для сентября вероятность выполнения условия необходимости превышения критических погодных условий перед вспышкой массового размножения существенно выше, чем вероятность выполнения условия достаточности превышения критических погодных условий перед вспышкой. Иными словами, для развития вспышки массового размножения необходимо наличие благоприятных погодных условий, но их наличие может оказаться недостаточным вследствие отрицательного влияния других факторов.

В табл. 3 приведены оценки необходимости и достаточности влияния погодных факторов на развитие вспышек массового размножения сибирского шелкопряда в темнохвойных лесах Красноярского края (вероятность $P(OUT)$ вспышки массового размножения сибирского шелкопряда составляет 0.153).

Из табл. 3 видно, что и для сибирского шелкопряда условные вероятности $P(OUT/W > W_0)$ необходимости влияния погодных условий существенно больше условных вероятностей $P(W > W_0/OUT)$ достаточности влияния погодных условий на вспышку массового размножения вида.

Условие необходимости теплой погоды для развития вспышки сибирского шелкопряда в наибольшей степени выполняется для июля и сентября (значения условной вероятности $P(OUT/W > W_0)$ близки к 0.7). Условие необходимости сухой погоды в наибольшей степени выполняется для июня.

Приведенные данные свидетельствуют, что, во-первых, воздействие погодных факторов может быть необходимым, но недостаточным условием возникновения вспышки массового размножения; во-вторых, величины условной вероятности $P(OUT/W > W_0)$ меньше 1. Это указывает на то, что использованные при анализе погодные показатели не всегда адекватно оценивают вероятность реализации вспышек. Названные факты говорят о необходимости более детального анализа погодных показателей, сопряженных с ре-

лизацией градиционных процессов насекомых-фитофагов.

Заключение. При анализе влияния модифицирующих факторов на популяционную динамику возникают следующие вопросы: является ли изменение модифицирующих факторов (таких, как погодные) необходимым и достаточным, достаточным или только необходимым условием возникновения вспышек массового размножения и какие погодные показатели следует рассматривать при изучении влияния на динамику популяций лесных насекомых? Действуют ли изменения погодных условий на изменение численности популяции без запаздывания или же с некоторым временным запаздыванием? Необходимо ли для возникновения вспышек накопление некоторых погодных показателей, подобных такому показателю, как сумма эффективных температур, широко используемому в энтомологии при изучении сезонного развития насекомых [21]? Всегда ли развитию вспышек одного вида в некотором ареале, характеризуемом определенными ландшафтно-экологическими и климатическими условиями, породным составом лесных насаждений, видовым составом хищников и паразитов данного вида, способствуют однотипные изменения погодных характеристик или же возможны различные сценарии возникновения вспышек в зависимости от конкретных особенностей погоды и экологической обстановки?

Проведенный анализ показал, что для ответов на эти и подобные вопросы и оценки влияния погодных факторов на динамику численности популяций и развитие вспышек массового размножения необходима корректная процедура расчетов условных вероятностей реализации вспышки массового размножения при определенных погодных условиях. Так, анализ погодных условий перед вспышками массового размножения сосновой пяденицы в достаточно однородных по экологическим свойствам Минусинских ленточных сосновых борах показал, что из четырех вспышек массового размножения сосновой пяденицы, реализовавшихся в период с 1945 по 1988 г., трем вспышкам предшествовали схожие погодные условия, вспышка же 1961 г. реализовалась в погодной ситуации, когда количество осадков в критический для развития особей период - сентябрь - было существенно выше нормы.

Следует отметить, что предлагаемые методы оценки влияния погодных факторов на развитие вспышек массового размножения позволяют объективно и на количественном уровне оценить влияние других модифицирующих факторов на динамику численности популяций насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Амишев Р.М.* Экологические основы вспышек массового размножения насекомых в Забайкалье // *Экология*. 1992. № 3. С. 80-83.
2. *Бенкевич В.И.* Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 141 с.
3. *Бенкевич В.И., Черепанина В.И.* Циклические изменения численности некоторых насекомых-вредителей леса и солнечная активность // *Морфология, систематика и экология животных*. М.: МОПИ, 1988. С. 15-27.
4. *Вержущий Б.Н.* Растительноядные насекомые в экосистемах Восточной Сибири (пилильщики и рогохвосты). Новосибирск: Наука, 1981. 299 с.
5. *Воронцов А.И.* Биологические основы защиты леса. М.: Высш. шк., 1963. 324 с.
6. *Галкин Г.И.* Массовые размножения сибирского шелкопряда и солнечная активность // *Лесное хозяйство*. 1975. № 8. С. 15-18.
7. *Ильинский А.И.* Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений. М.: Л.: Гослесбумиздат, 1952. 142 с.
8. *Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
9. *Кнор И.Б., Рябко Б.Я.* Цикличность массовых размножений лугового мотылька в Сибири // *Фауна и экология членистоногих Сибири*. Новосибирск: Наука, 1981. С. 152-153.
10. *Кокрен У.* Методы выборочного исследования. М.: Статистика, 1976. 440 с.
11. *Коломиец Н.Г.* Цикличность вспышек массового размножения сибирского шелкопряда в Западной Сибири и основы их долгосрочного прогнозирования // *Система мониторинга в защите леса*. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1985. С. 19-20.
12. *Коломиец Н.Г.* Зональные особенности массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых в лесах Западно-Сибирской низменности // *Лесоведение*. 1995. № 6. С. 13-17.
13. *Кондаков Ю.П.* Закономерности массового размножения сибирского шелкопряда // *Экология популяций лесных животных Сибири*. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206-265.
14. *Кондаков Ю.П.* Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // *Энтомологические исследования в Сибири*. Красноярск: Красноярский фил. Российского энтомологического общества, 2002. Вып. 2. С. 25-74.
15. *Лямцев Н.И., Дмитриева И.В.* Влияние солнечной активности на изменение численности непарного шелкопряда // *Биофизика*. 1998. Т. 43. Вып. 4. С. 603-609.
16. *Пальникова Е.Н., Свидерская И.В., Суховольский В.Г.* Сосновая пяденица в лесах Сибири. Экология, динамика численности, влияние на насаждение. Новосибирск: Наука, 2002. 254 с.
17. *Рафес П.М.* Биоэкологическая теория динамики популяций растительноядных лесных насекомых // *Математическое моделирование в экологии*. М.: Наука, 1978. С. 34-50.
18. *Свидерская И.В., Пальникова Е.М.* Радиальный рост сосны в связи с дефолиацией сосновой пяденицы // *Лесоведение*. 2003. № 5. С. 44-53.
19. *Ханисламов М.Г., Гурфанова Л.Н., Яфаева З.Ш., Степанова Р.К.* Массовые размножения непарного шелкопряда в Башкирии // *Исследования очагов вредителей леса в Башкирии*. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1958. Вып. 1. С. 5-45.
20. *Ханисламов М.Г., Гурфанова Л.Н., Яфаева З.Ш., Степанова Р.К.* Условия формирования резерваций и нарастания численности непарного шелкопряда в Башкирии // *Исследования очагов вредителей леса Башкирии*. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1962. Вып. 2. С. 32-62.
21. *Яхонтов В.В.* Экология насекомых. М.: Высш. шк., 1969. 487 с.
22. *Barthod C.* L'état actuel de la santé des forêts. Retour sur les années 1988 à 1993 // *Arborescences*. 1994. № 48. P. 5-7.
23. *Bogenschutz H.* Deutsche Forstschutz - Literatur 1983: Insekten // *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*. 1986. V. 93. № 5. S. 537-555.
24. *Larsson S., Tenov O.* Areal distribution of a *Neodiprion sertifer* (Hym.: Diprionidae) outbreak on Scots pine as related to stand condition // *Holarct. Ecol.* 1984. № 7. P. 81-90.
25. *Mattson W.J., Haack R.A.* The role of drought in outbreaks of plant-eating insects // *Bio-Science*. 1987. V. 37. № 2. P. 110-118.
26. *Speight M.R.* Environmental influences on host plant susceptibility to insect attack // *Insects and Plant Surface*. L.: Edward Arnold, 1986. P. 309-316.
27. *Wallner W.E.* Factors affecting insect population dynamics: differences between outbreak and non-outbreak species // *Ann. Rev. Entomol.* 1987. V. 32. P. 317-340.

The Influence of Modifying Factors on the Dynamics of Forest Insect Numbers and Development of Their Outbreaks

E. N. Pal'nikova, M. K. Meteleva, and V. G. Soukhovolsky

The influence of weather conditions on the origin of insect outbreaks in forests of Krasnoyarsk Krai was studied. Theoretic models describing modifying factors affected the dynamics of insects populations are considered. The relationships between the changes in the population dynamics of *Bupalus piniarius* L. and *Denfroli-tus superans sibiricus* Tschetv. with regular outbreaks and weather conditions were studied. The effect of modifying factors, such as weather, are shown not to be a necessary and sufficient condition for the development of outbreaks. The methodology for the quantitative assessment of weather conditions on the development of forest insect outbreaks is proposed.