

ЭКОЛОГИЯ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDFORD (COLEOPTERA; CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В ЗАПАДНО-СИБИРСКОМ РЕГИОНЕ ИНВАЗИИ

© 2014 Керчев И.А.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск 634021, Академический проспект, 10/3; e-mail: ikea86@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2013

В статье представлены результаты исследования экологии инвазионного короеда *P. proximus* в Западно-Сибирском регионе его инвазии. Установлены основные станции обитания полиграфа уссурийского в районе исследований, особенности биологии вида, его демографических показателей. В очагах массового размножения выявлены новые трофические связи инвайдера с елью сибирской, кедром сибирским и сосной обыкновенной, состав естественных врагов.

Ключевые слова: *Polygraphus proximus*, инвазия, Западная Сибирь, экология вида, новые трофические связи.

Введение

Одним из основных негативных последствий стремительно развивающегося товарообмена между различными странами является распространение чужеродных организмов. Львиную долю среди них составляют насекомые, которые посредством современных путей транспортного сообщения способны за считанные дни, и даже часы преодолевать значительные расстояния, сохраняя при этом достаточно высокую потенциальную жизнеспособность для успешной адаптации на новой территории. Неокорённая древесина и упаковочные материалы, изготовленные из неё, являются основными источниками чужеродных лесных вредителей [Brockhoff et al., 2008; Piel et al., 2007; Jiafu Hu et al., 2009]. Из представителей лесной энтомофауны большое экономическое значение и экологическую угрозу для регионов-реципиентов представляют короеды, так как многие из них могут вызывать гибель здоровых деревьев, а при высокой численности даже разрушать

лесные экосистемы [Webber, 2000; Miao et al., 2001; Naack, 2006].

В России ярким примером биологического загрязнения стал уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. Первичный ареал этого вида располагается и на территориях дальневосточного региона России в Хабаровском и Приморском краях, в том числе на островах Сахалин, Шикотан, Итуруп, Кунашир, и в сопредельных странах: в Японии на островах Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю, а так же частично заходит на территорию Китая и Кореи [Куренцов, 1941; Nobuchi, 1966; Криволицкая, 1996]. Из этого региона по Транссибирской магистрали – предположительному коридору инвазии – произошло его распространение в западном направлении. В Европейской части России (Московская область) *P. proximus* образовал локальный очаг в искусственных посадках пихты [Чилахсаева, 2008; Gninenko et al., 2012]. Однако поистине катастрофические масштабы его вредоносности проявились в Западной Сибири, где

впервые он был обнаружен в 2008 г. [Кривец, Керчев, 2011]. За последние 10 лет уссурийский полиграф стал причиной стремительной деградации естественных пихтарников на значительных площадях в Томской, Кемеровской, Новосибирской областях, Красноярском и Алтайском краях, а также в Республике Алтай [Баранчиков, 2010; Баранчиков, Кривец, 2010; Baranchikov et al., 2010; Баранчиков и др., 2011 а, б; Кривец, Керчев, 2011].

Исследования, направленные на выявление особенностей экологии уссурийского полиграфа в Западно-Сибирском регионе, являются очень актуальными, поскольку биология и экология инвайдера в новых районах его обитания в Сибири изучена недостаточно, что затрудняет разработку эффективных способов защиты сибирских темнохвойных лесов от нового опасного стволового вредителя. Не менее значимы эти исследования в качестве примера успешного закрепления вселенца на новой территории и в теоретическом плане, для разработки научных основ прогнозирования инвазий [Дгебуадзе, 2011].

Материал и методика

В работе представлены результаты полевых исследований, проведенных в период с 2011 по 2013 г. Наблюдения проводились в древостоях с различным участием пихты и степенью её повреждения уссурийским полиграфом на территории Томского района Томской области, Маслянинского района Новосибирской области, а также в Турочакском и Чойском районах Республики Алтай. Видовой состав хищных и паразитических насекомых, приуроченных к ходам инвазионного короеда в этих насаждениях, выявлялся в ходе полевых наблюдений на 15 пробных площадях, при вскрытии коры заселённых и обработанных полиграфом стоячих и валежных деревьев, выведении имаго из отрубков пихты в лабораторных условиях.

Количественный учёт демографических показателей уссурийского полиграфа проводился на срубленных модельных деревьях методом закладки срединных палеток длиной 25–30 см в каждой трети района поселения. На палетках учитывались такие показатели, как короедный запас (шт.) – характеризует общую численность родительского поколения; плотность поселения (шт./дм²) – характеризует густоту заселения поверхности древесного ствола; продукция (шт./дм²) – количество отродившегося молодого поколения [Катаев, Поповичев, 2001]. Этим способом проанализировано 9 моделей в Томской области, 6 – в Новосибирской и 9 – в Республике Алтай. Кроме того, на каждой пробной площади проводился осмотр нижней (до 2 м высоты) части каждого стоячего дерева. Детальные наблюдения за биологией уссурийского полиграфа проводились в Томской области в естественных и лабораторных условиях. На базе лаборатории мониторинга лесных экосистем ИМКЭС СО РАН проводились экспериментальные исследования длительности развития поколений полиграфа на отрезках пихты в инсектариях с фиксацией температуры и влажности с помощью атмосферно-почвенного регистратора РАП-С-03.

Данные метеорологических наблюдений по Томской области взяты из архивных источников интернет ресурса «Погода и климат» (<http://www.pogodaiklimat.ru/>). Статистическая обработка данных проводилась с использованием стандартного пакета анализа данных Microsoft Excel 2003.

Результаты и их обсуждение

Стации уссурийского полиграфа

Уссурийский полиграф, как в первичном, так и во вторичном ареалах, продвигается за кормовой породой до самых крайних границ её произрастания. Так, на Сахалине и Курилах *P. proximus* встречается, начиная с древостоев на морском

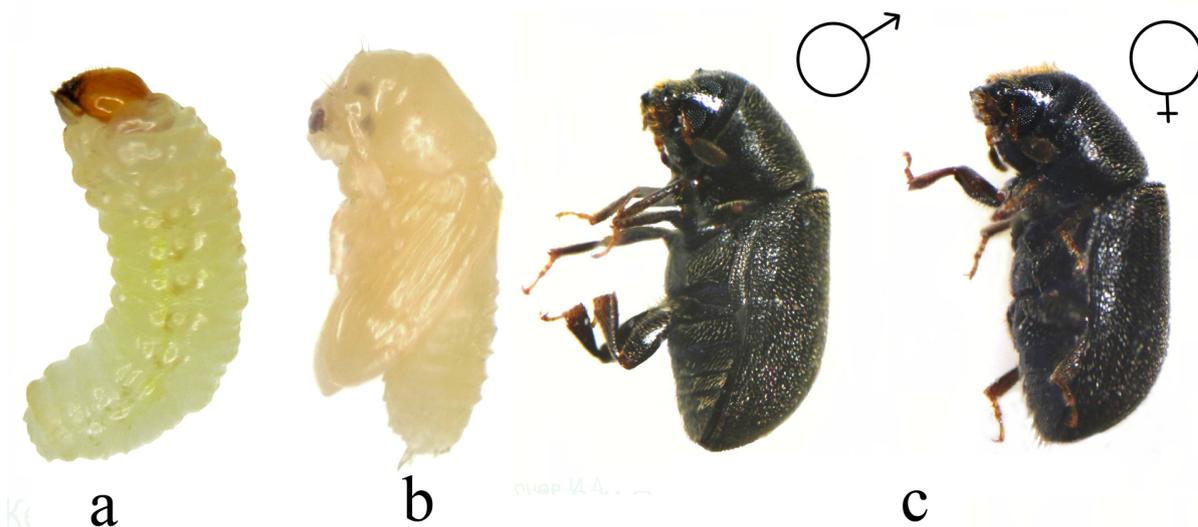


Рис. 1. Общий вид преимагинальных стадий и взрослых жуков *Polygraphus proximus*: а – личинка, б – куколка, с – взрослые насекомые.

побережье. В Приморском крае основными станциями обитания является: елово-пихтовая тайга, начинающаяся с высоты 700–800 м, реже *P. proximus* встречается в переходных лесах елово-кедровых и кедрово-еловых насаждений с примесью пихты, и поднимается до высот в 1300–1400 м над ур. м. В Западно-Сибирском регионе инвазии он обнаружен в подзонах южной тайги и подтайги Западно-Сибирской равнины (Томская область) в среднем на высоте 100–200 м над ур. м., в черневой тайге Присалаирья (Новосибирская область, Алтайский край) – около 300 м над ур. м., в южнотаёжных и низкогорных лесах Кемеровской области. В 2013 г. уссурийский полиграф найден вблизи высотной границы произрастания пихты сибирской в горно-таёжном поясе среди кедрово-пихтовых насаждений на водоразделе рек Иогач и Левый Самыш (Турочакский район Республики Алтай) на высоте 1493 м над ур. м.

Местообитаниями полиграфа во вторичном ареале являются чистые пихтарники, полидоминантные пихтово-кедрово-еловые леса с примесью осины и берёзы, с разным участием и возрастом пихты в составе

древостоев, низкогорные черневые леса, припоселковые кедровники с пихтовым подростом, а также городские насаждения пихты [Мизеева и др., 2012]. Наибольшей численности и встречаемости уссурийский полиграф достигает в монопородных пихтовых древостоях, однако, способен наращивать численность, достаточную для атак внешне здоровых деревьев, даже в насаждениях с единичным присутствием пихты.

Биология

Процесс образования короедной семьи у вида *P. proximus* практически не изучен. Можно говорить о том, что он в общих чертах схож с прочими видами подсемейства Scolytinae, но в то же время имеет и ряд особенностей. Как и у большинства короедов, первым на заселяемое дерево прилетает самец (рис. 1, с), который начинает проделывать в коре входное отверстие. После начала втачивания самца на вырабатываемые им феромоны привлекается самка, которая образует с ним семью. Помимо биохимических аттрактантов, являющихся инструментом дистантного взаимодействия, при непосредственном контакте коммуникация между

взрослыми особями происходит посредством акустических сигналов, подаваемых с помощью стридуляционного аппарата, имеющегося у обоих полов этого вида [Sasacawa, Yutaka, 1983].

На одну семью приходится обычно два маточных хода. Исходя из этого косвенного признака, исследователи, ранее изучавшие биологию уссурийского полиграфа как в первичном [Yamaguchi, 1963; Tokuda et al., 2008], так и во вторичном [Кривец, 2012] ареалах, указывали на полигамный состав короедной семьи уссурийского полиграфа. Как показали результаты проведённых нами лабораторных экспериментов и натуральных наблюдений, семья *P. proximus* состоит из двух особей – одного самца и лишь одной самки, которая проделывает, как правило, два хода, однако встречаются семьи с одним, тремя и даже четырьмя маточными ходами. На стоячих деревьях они имеют преимущественно поперечное направление. Показатели плодовитости самки для Западно-Сибирского региона составляют 45.2 ± 15.3 яиц. Полученные данные соответствуют таковым в первичном ареале в момент вспышки массового размножения в 1955 г. в нарушенных тайфуном елово-пихтовых лесах Японии, где плодовитость самок (в пересчёте на моногамность семьи полиграфа) составляла на буреломных и ветровальных деревьях пихты сахалинской в среднем 46 яиц [Yamaguchi, 1963]. Яйца самка откладывает по обе стороны хода, вылупившиеся из них личинки (рис. 1, а) проделывают перпендикулярные галереи по отношению к маточной. По окончании питания личинка выгрызает расширенную куколочную камеру, которая в зависимости от толщины коры более или менее погружена в заболонь. После отрождения молодые жуки проходят дополнительное питание под корой этого же дерева, в результате которого происходит созревание

половых продуктов. Каждый жук прогрызает собственное лётное отверстие [Nobuchi, 1966] и отправляется на поиски нового дерева.

В условиях Западной Сибири, как и в первичном ареале [Куренцов, 1941; Криволицкая, 1958, 1973], наблюдается проявление бивольтинности вида. Основная часть популяции проходит развитие более или менее одновременно, однако наблюдается смешанность генераций. В течение всего вегетационного периода можно наблюдать одновременно как вбуравливающих в дерево жуков, так и семьи с личинками, куколками (рис. 1, б) и даже молодыми жуками. При наблюдении в лабораторных условиях в садках при значениях температуры $21.8 \pm 0.3^\circ \text{C}$ и влажности $84.5 \pm 2.3\%$ с момента начала втачивания жуков под кору пихтовых отрезков до вылета первых молодых жуков проходит около 50 дней, массовый лёт жуков начинается примерно на пять суток позже. Факультативная диапауза происходит под корой кормового дерева. В основном, на зимовку в массе уходят жуки молодого поколения, но также под корой остаются не закончившие развитие личинки и куколки. Численность личиночной стадии может составлять треть от общего числа зимующих насекомых, довольно успешно перенося при этом зимние отрицательные температуры до -37.3°C [Кривец, 2012]. Хотя более ранние данные по успешности зимовки в Западной Сибири отсутствуют, можно предположить, что приведённые температурные значения не являются порогом морозостойкости вида. Согласно архивным температурным данным с момента обнаружения инвазионного вида по настоящий момент на территории Томской области значения зимних температур максимально опускались до -48.7°C (30.12.2009), и так же не остановили дальнейшего развития очагов вредителя.

Фенология

Сроки начала весеннего лёта жуков уссурийского полиграфа в природе зависят от микроклиматических условий местообитания, а его длительность и интенсивность обусловлена погодными условиями в этот период для каждого конкретного года. Наиболее благоприятными для вылета жуков являются дни с солнечной безветренной погодой и температурой воздуха выше $+15^{\circ}\text{C}$, а такие негативные факторы, как ветер, пасмурная погода, атмосферные осадки, могут на время прервать вылет молодых жуков и в целом растянуть или сдвинуть сроки лёта [Криволицкая, 1958]. Например, в 2008 г. в Томской области жуки уссурийского полиграфа в феромонные ловушки летели с момента начала их экспонирования – 13 мая – по начало июня [Кривец, 2012]. Подобный дружный лёт жуков объясняется малым количеством осадков в описываемый период – всего 47% от среднемесячной нормы и достаточно высокой температурой. Начиная с 7 мая и до конца месяца было 12 дней без осадков с дневной температурой, превышающей $+15^{\circ}\text{C}$. Для сравнения, данные 2013 г. указывают на значительно более позднее начало массового лёта жуков по причине неблагоприятных погодных условий. В мае этого года было всего два дня с подходящей погодой, тем не менее, были отмечены единичные вбуравливающиеся жуки, успевшие вылететь и найти дерево для заселения за этот промежуток времени. Массовый вылет уссурийского полиграфа начался лишь с конца первой декады июня, когда установились достаточно тёплые солнечные дни, и длился несколько недель. По этой причине, если в годы с тёплой весной в августе наблюдается формирование второй генерации, то в 2013 г. в пихтарниках Томской области в этот период отмечалось массовое окукливание личинок первого поколения, что указывает на наличие фенологического сдвига развития семей на целый месяц.

Кормовые растения

Некоторые истинные короеды являются полифагами, они способны заселять древесные растения, принадлежащие к различным отделам, как например родственный уссурийскому полиграфу вид *Polygraphus grandiclava* Thoms. – уникальный европейский вид, успешно развивающийся в естественных условиях как на представителях голосеменных растений *Pinus* spp., так и на розоцветных *Prunus* spp. [Avtzis et al., 2008]. Однако большинство представителей этой большой группы насекомых имеют хозяев в пределах одного рода или семейства. Учитывая их трофические предпочтения, можно предположить, что в качестве нового кормового объекта в условиях вторичного ареала заселению подвергнутся близкие его обычному хозяину растения в пределах этих же таксономических единиц [Haack, 2006]. Как один из многочисленных примеров подобного поведения – завезённый в Азию из Северной Америки *Dendroctonus valens* LeConte. Лубоед, питавшийся в родном ареале на жёлтой сосне *Pinus ponderosa*, в качестве новой кормовой породы во вторичном ареале выбрал китайскую красную сосну *P. tabuliformis* [Smith, 1961; Yin, 2000; Miao et al., 2001]. Смена кормовой породы в случае инвазии *P. proximus* произошла по этому же пути.

Массовому заселению этим короедом подвергаются исключительно представители рода пихта *Abies* Er.: белокорая *A. nephrolepis* Maxim., сахалинская *A. sachalinensis* Mast. и цельнолистная *A. holophilla* Maxim. Кроме этих видов уссурийский полиграф является основным консортом и для других эндемичных представителей этого рода, имеющих меньшие ареалы и встречающихся только на отдельных островах в Японии [Niijima, 1941]. В первичном ареале по литературным данным для *P. proximus* имеются упоминания и о единичных находках его поселений на деревьях из

Таблица 1. Виды деревьев, для которых отмечены трофические связи с *P. proximus*

Семейство	Род	Вид – растение-хозяин	Ареал совместного обитания
Pinaceae	<i>Abies</i> Mill.	¹ <i>A. nephrolepis</i> Maxim.	Приморский край, Япония
		² <i>A. holophilla</i> Maxim.	Приморский край
		¹ <i>A. mariesii</i> Mast.	Япония
		¹ <i>A. firma</i> Sieb. et Zucc.	Япония
		² <i>A. sachalinensis</i> Mast.	Сахалин
		³ <i>A. homolepis</i> Sieb et Zucc.	Япония (Хонсю, Сикоку)
		³ <i>A. veitchii</i> Lindl.	Япония (Хонсю, Сикоку)
		⁶ <i>A. sibirica</i> Ledeb.	Сибирь, Московская область
	<i>Picea</i> A. Dietr.	¹ <i>P. jezoensis</i> Carr.	Япония (Хоккайдо)
		³ <i>P. glehnii</i> Mast.	Япония
		⁴ <i>P. abies</i> Karst.	Ленинградская область
		** <i>P. obovata</i> Ledeb.	Сибирь
	<i>Pinus</i> L.	¹ <i>P. densiflora</i> Sieb. et Zucc.	Приморский край
		³ <i>P. koraiensis</i> Sieb. et Zucc.	Приморский край
		** <i>P. sibirica</i> Du Tour	Сибирь
		** <i>P. sylvestris</i> L.	Сибирь
<i>Larix</i> Mill.	¹ <i>Larix gmelinii</i> Kuzen.	Япония (Хоккайдо)	
	* <i>L. sibirica</i> Ledeb.	Сибирь	
<i>Tsuga</i> Carr.	³ <i>T. sieboldii</i> Carr.	Япония	
Cupressaceae	<i>Cryptomeria</i> D. Don	⁵ <i>C. japonica</i> D. Don	Япония

¹ Yoshinao Nijima, ² G.O. Krivoluzkaja, ³ Akira Nobuchi, ⁴ M. U. Mandelshtam, ⁵ Eckehard G. Brockhoff, ⁶ E.A. Chilaschaeva. * Виды, проверенные в лабораторных условиях в качестве кормовых растений, ** подтвержденные полевыми наблюдениями.

других родов семейства сосновые Pinaceae: *Picea*, *Pinus*, *Larix* и *Tsuga*. Среди кормовых пород уссурийского полиграфа в его нативном ареале отмечено 14 видов хвойных растений (табл. 1).

При проникновении уссурийского полиграфа в Ленинградскую область, из-за отсутствия в составе естественной региональной флоры представителей рода *Abies*, заселению подверглась ель европейская *Picea abies* [Мандельштам, Поповичев 2000]. В Московской области полиграф уже смог проявить себя в качестве именно пихтового вредителя, образовав локальный очаг массового размножения в искусственных насаждениях *A. sibirica* и *A. balsamea* в [Чилаксаева, 2008]. При описании этой находки автором было высказано мнение о предполагаемой прежде невозможности питания уссурийского полиграфа пихтой сибирской, которое ни в одном ранее датированном источнике не приводится, и представляется малообоснованным. Выбор инвайдером именно этих видов

деревьев в качестве новых кормовых пород вполне закономерен, поскольку филогенетически они очень близки к *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* и находятся с ними в одной секции *Balsamea* [Farjon, Rushforth, 1989].

С момента обнаружения *P. proximus* в Сибири кроме пихты сибирской новых трофических связей для него зарегистрировано не было. Лабораторный эксперимент, проведенный нами в 2011 г. с заселением отрубков сибирских пород хвойных деревьев *Pinus sibirica* Du Tour., *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., показал потенциальную возможность освоения их уссурийским полиграфом [Керчев, 2012]. Во время полевых исследований в 2012 г. в очаге массового размножения *P. proximus* в Ларинском заказнике (Томская область) были обнаружены единичные поселения инвайдера на ветровальном дереве *Picea obovata*, на двух крупных буреломных сучьях и в комлевой части погибающего дерева *Pinus sibirica*, а так же на буреломной ветви *Pinus sylvestris*.

Данная находка подтверждает экспериментальные наблюдения и сделанное ранее предположение о возможности заселения уссурийским полиграфом вышеперечисленных хвойных пород, а также о том, что заселению вероятнее всего подвергнутся деревья, утратившие физиологическую устойчивость. Питание на новых для него хвойных породах, вероятнее всего, в данном насаждении связано с истощением пищевой базы и высокими значениями численности вредителя. Основным хозяином для уссурийского полиграфа на территории Западной Сибири, скорее всего и впредь останется пихта сибирская. Вытеснить довольно агрессивных нативных стволовых дендрофагов, исконно обитающих на этих породах, ему тоже, скорее всего, не удастся. Новые трофические связи для уссурийского полиграфа интересны с несколько другой точки зрения. Официально зарегистрированный карантинной службой Новой Зеландии факт завоза *P. proximus* из Японии на паллете, изготовленном из суги *S. japonica* (ранее не отмечаемой для него кормовой породы) [Brockerhoff, 2003], указывает на необходимость рассмотрения транспортировки вышеперечисленных пород в неокорённом виде в качестве потенциальных векторов дальнейшего распространения инвайдера.

Демографические показатели

Из числа немногочисленных работ, посвящённых виду *P. proximus* всего несколько затрагивали вопрос его демографических показателей [Yamaguchi, 1963; Криволицкая, 1958; Чилахсаева, 2008]. Лишь для Западно-Сибирского региона, а именно для Томской области они описывались наиболее подробно [Кривец, Анисимов, 2011; Кривец и др., 2011; Мизеева и др., 2012; Кривец, 2012]. По причине малой изученности биологии вида, как уже было упомянуто выше, в данных работах такие показатели, как

короедный запас самок и родительского поколения в целом, завышены, а продукция наоборот занижена в среднем в 1.5 раза. Хотя численность родительского поколения максимально в действительности может быть немногим более 26 000 жуков, а не 40 000, как указывалось ранее [Кривец, 2012], значения численности их потомства превосходят эти показатели в среднем в 6–7 раз. Учитывая потенциальную плодовитость самок, эти значения могли бы быть в среднем в три раза выше, чем наблюдается на практике, но, судя по всему, сказывается влияние на преимагинальные стадии негативных биотических и абиотических факторов.

Как показывают наблюдения в очагах *P. proximus*, его демографические показатели сильно варьируют между деревьями. Так, при анализе зависимости средней плотности поселения семей *P. proximus* от диаметра дерева, была выявлена заметная положительная корреляция (рис. 2).

Эта особенность могла бы быть объяснена тем, что на деревьях большего диаметра имеющийся более толстый слой луба позволяет нивелировать негативное воздействие внутривидовой конкуренции за пищевой субстрат. Тем не менее, учитывая тот факт, что личинки полиграфа питаются тканями луба в пограничном слое с заболонью, вероятнее всего, большая плотность поселений на этих деревьях связана с механизмом поэтапного освоения более устойчивых к атакам короедов кормовых объектов по мере нарастания популяции. В момент низких демографических значений вредителя заселению подвергаются деревья с сильно ослабленной защитной реакцией или вовсе ее утратившие (бурелом, ветровал, а так же угнетённый подрост). По мере прироста популяции короеды становятся способными преодолевать устойчивость здоровых деревьев. К моменту наивысших значений

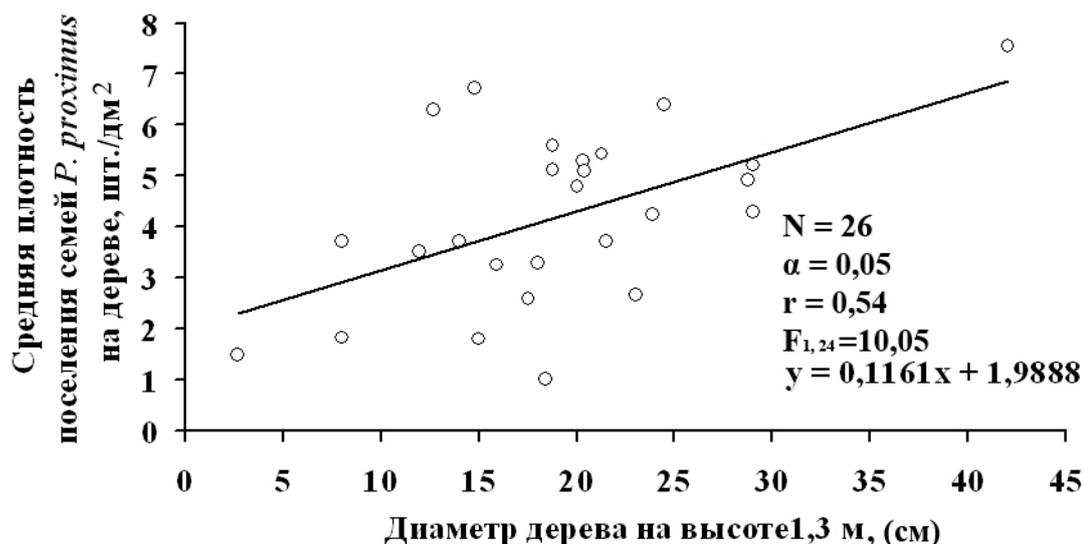


Рис. 2. Зависимость плотности поселений семей *P. proximus* от диаметра дерева.

Таблица 2. Абсолютные минимальные и максимальные значения демографических показателей *P. proximus* Blandf. из расчёта на одно дерево, отмеченные в различных западносибирских очагах инвазии

Показатель	Очаги инвазии		
	Томский	Новосибирский	Горноалтайский
Плотность поселения семей (шт. / дм ²)	2.7–7.5	1.5–6.3	3.7–5.3
Короедный запас жуков родительского поколения (шт. / дерево)	5136–26190	1108–8208	787–3910
Продукция (молодое поколение) (шт. / дм ²)	37–90*	1.8–19.1	8.8–64.7

* По данным С.А. Кривец [2012].

численности популяции заселению подвергаются оставшиеся в насаждении крупномерные деревья. Кроме того, ослаблению здоровых деревьев способствует переносимый короедом агрессивный симбионтный офиостомовый гриб *Grosmannia aoshimae* Masuya & Yamaoka, описанный ещё из первичного ареала полиграфа [Ohtaka et al., 2006] и обнаруженный в регионах его инвазии, в том числе и в Западной Сибири [Пашенова и др., 2011; Пашенова и др. 2012 а, б].

Если такой показатель, как короедный запас жуков родительского поколения на дерево, на определённых стадиях развития очага находится в непосредственной зависимости от

размеров самого дерева, то плотность поселения семей, а также короедный прирост как показатель их продуктивности, находятся в непосредственной зависимости от состояния популяции короеда в насаждении и регионе в целом (табл. 2).

Как видно из таблицы значения демографических показателей сильно варьируют, как внутри, так и между регионами инвазии. Вероятнее всего эти различия могут быть обусловлены различной длительностью действия очагов, их неоднородной лесопатологической обстановкой, а так же различиями в природно-климатических условиях регионов и погодными условиями.

Таблица 3. Насекомые-хищники уссурийского полиграфа в Западной Сибири

Отряд	Семейство	Вид
Hemiptera	Anthoridae	<i>Scoloposcelis pulchella</i> Zett.
Coleoptera	Elateridae	<i>Denticollis varians</i> Germ.
	Colydiidae	<i>Lasconotus jelskii</i> Wank.
	Monotomidae	<i>Rhizophagus dispar</i> Payk.
	Cleridae	<i>Thanasimus femoralis</i> Zett.
		<i>T. formicarius</i> F.
	Nitidulidae	<i>Eपुरaea longipennis</i> Sjöberg
		<i>E. pallescens</i> Steph.
		<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> L.
	Laemophloeidae	<i>Leptophloeus alternans</i> Er.
	Histeridae	<i>Plegaderus vulneratus</i> Panz.
		<i>Paromalus parallelepipedus</i> Herbst.
	Tenebrionidae	<i>Corticeus fraxini</i> Kug.
		<i>C. sutoralis</i> Pauk.
		<i>C. linearis</i> Fabr.
Staphilinidae	<i>Phloeopora testacea</i> Mann.	
	<i>Nudobius lentus</i> Grov.	
	<i>Phloeonomus lapponicus</i> Zett.	
	<i>Placusa depressa</i> Maeklin.	
Diptera	Lonchaeidae	<i>Zabrachia pusilla</i> J.
	Dolichopodidae	<i>Medetera penicillata</i> Neg.
	Xylophagidae	<i>Xylophagus</i> sp.
Hymenoptera	Formicidae	<i>Formica rufa</i> L.
		<i>Lasius niger</i> L.

Естественные враги

В исследовании очагов массового размножения уссурийского полиграфа в Западно-Сибирском регионе инвазии основное внимание среди естественных врагов было уделено насекомым хищникам и паразитоидам этого короеда, выделяющимся среди прочих групп организмов своими поисковыми способностями и многочисленностью. Для сравнения птицы, непосредственно питаются взрослыми жуками или преимагинальными стадиями, оказывают, по-видимому, крайне незначительное влияние на численность вредителя. Так, для первичного ареала имеется лишь единственное упоминание об обнаружении 2 имаго *P. proximus* среди прочих дендрофагов в желудке синей мухоловки *Cyanoptila cyanomelana* Temminck [Криволицкая, 1958]. Наибольшее влияние на численность инвазионного короеда среди птиц косвенно оказывают дятлы, во время поисков ими крупных личинок усачей рода *Monochamus* sp. Как указывал А.И. Куренцов [1941], в

результате деятельности дятлов происходит негативное для короедов изменение микроклиматических условий под корой, увеличивается освещённость, влажность, скорость высыхания луба, а так же возрастает вероятность проникновения под кору хищников и паразитов.

На территории Западной Сибири нами было зарегистрировано 24 вида насекомых-хищников уссурийского полиграфа (табл. 3).

Из хищных жуков в ходах полиграфа наиболее часто встречались личинки *Thanasimus femoralis* Zett и *Nudobius lentus* Grov. Среди хищных двукрылых наиболее распространён вид *M. penicillata* Neg., который справедливо можно назвать облигатным хищником *P. proximus*. Личинки этой хищной мухи встречаются практически на каждом заселённом инвайдером дереве. Этот ранее не известный для Западной и Центральной Сибири вид, очевидно, был завезён совместно с *P. proximus* с Дальнего Востока и на данный момент выступает в качестве

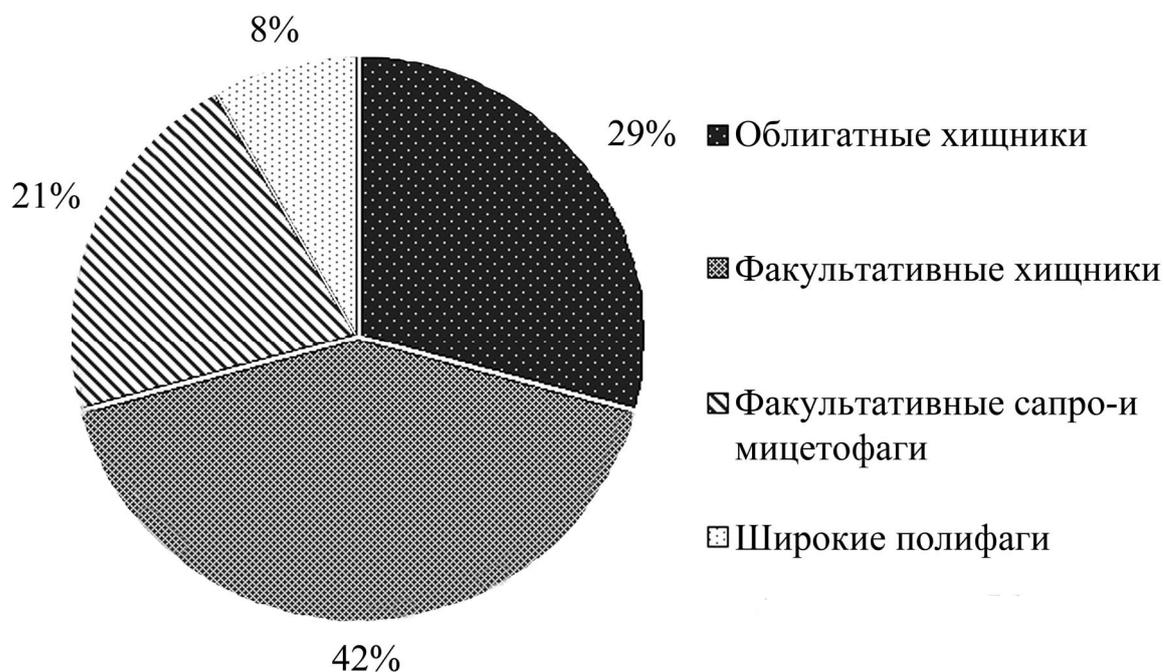


Рис. 3. Трофическая специализация насекомых, хищничающих в ходах уссурийского полиграфа в Западной Сибири.

одного из важнейших регуляторов его численности [Negrobov, 1970; Керчев, Негроров, 2012].

Среди насекомых, приуроченных к ходам уссурийского полиграфа, большую часть составляют факультативные хищники, в отличие от следующей группы, являющиеся в основном плотоядными. Наиболее характерными представителями этой трофической группы выступают представители семейств Tenebrionidae, Laemophloeidae, Colydiidae, Staphilinidae и Histeridae.

Помимо облигатных и факультативных хищников, к ходам инвазионного короеда приурочена ещё одна трофическая группа насекомых – факультативные сапро- и мицетофаги. Эти группы насекомых объединены вместе по той причине, что их рацион в основном составляют органические остатки, грибы, продукты разложения коры, но они могут иногда питаться яйцами и даже личинками короедов [Никитский, 1980]. К этой группе насекомых отнесены жесткокрылые из семейств: Nitidulidae, Monotomidae и некоторые Staphilinidae.

Трофическая группа широких полифагов, выступающих в качестве хищников *P. proximus*, представлена в Западной Сибири двумя видами муравьёв *Lasius niger* L. и *Formica rufa* L. Несколько рабочих особей первого вида были замечены за сбором имаго *P. proximus*, покидавших места зимовки на буреломном дереве в Аксёновском припоселковом кедровнике Томской области. Муравьи *F. rufa* выносили куколок и личинок короеда в месте обдира коры на заселённом полиграфом пихте в окрестностях пос. Усть-Лебедь Республики Алтай. Роль муравьёв в регуляции численности инвазионного короеда крайне незначительна.

Соотношение упомянутых трофических групп показано на рисунке 3.

Среди паразитических насекомых, связанных с уссурийским полиграфом во вторичном ареале в Западной Сибири, на данный момент было отмечено всего два широко распространённых палеарктических представителя сем. Pteromalidae: наиболее обильный вид – *Dinotiscus eupterus* Walk. и встречающийся спорадически – *Roptrocerus mirus* Walk. Из-за своей распространённости и

многочисленности *D. eupterus* наряду с *M. penicillata* является одним из основных факторов снижения численности *P. proximus* в Сибири [Баранчиков и др., 2012]. Этот паразит преследует своего хозяина во всех стадиях обитания уссурийского полиграфа и был обнаружен на заселённых полиграфом деревьях даже вблизи высотной границы произрастания пихты на Алтае.

Несмотря на высокое видовое разнообразие, и даже на наличие более или менее специализированных видов хищников и паразитов, результативный эффект естественных врагов в снижении численности инвазийного короеда недостаточно высок. К примеру, в очаге массового размножения уссурийского полиграфа в Ларинском ландшафтном заказнике в Томской области даже массовые виды, численность которых на отдельных деревьях может составлять для *Thanasimus femoralis* 0.4 личинки /дм², *M. penicillata* – 6.9 личинки /дм², *D. eupterus* – 33.6 куколок и личинок /дм², не способны сдерживать популяцию короеда. Низкая эффективность естественных врагов вероятнее всего объясняется двумя причинами – конкуренцией и медленным нарастанием численности. Негативное влияние конкуренции проявляется в уничтожении насекомыми-хищниками личинок паразитов, внутри и межвидовой конкуренцией между хищниками, личинки которых зачастую уничтожают друг друга. Кроме того, адекватному нарастанию численности хищников по отношению к росту популяции короедов препятствует их моновольтинность, а на численности бивольтинных паразитов опять же сказывается сдерживающее воздействие хищников.

Выводы

Стремительная деградация пихтовых лесов, происходящая на протяжении последнего десятилетия в Сибири, в значительной степени обусловлена

инвазией короеда *Polygraphus proximus*. Проведённые исследования в очагах его массового размножения на территории Западной Сибири показали, что инвазионный короед проникает за своей новой кормовой породой *Abies sibirica* Ledeb во все естественные лесные сообщества, где она произрастает. Успешному продвижению в регионы с суровыми климатическими условиями способствуют биологическая устойчивость вида к низким температурам и его бивольтинность.

Установленная в лабораторных условиях способность уссурийского полиграфа проходить полное развитие и на других хвойных растениях сибирской тайги – сосне сибирской кедровой *Pinus sibirica* Du Tour, сосне обыкновенной *P. sylvestris* L. и ели *Picea obovata* Ledeb. в 2012 г. была зарегистрирована также в естественных условиях. Выявленные новые трофические связи указывают на высокую экологическую пластичность вида, а также на вероятность его дальнейшего распространения из регионов, в которых он отмечен на неокорённой древесине представленных пород.

Стремительное нарастание численности короеда в очагах происходит из-за высокой продуктивности жуков, тем не менее, данные наблюдений в различных очагах указывают на то, что потенциально эти показатели могли бы быть выше, но очевидно на популяции инвазионного короеда оказывают влияние различные негативные факторы, в том числе и насекомые-энтомофаги.

Среди естественных врагов уссурийского полиграфа в Западной Сибири выявлены 2 вида личиночных эктопаразитов, а также многочисленные насекомые – облигатные и факультативные хищники. Наиболее массовый в регионе инвазии хищник уссурийского полиграфа – *Medetera penicillata* Neg. (Dolichopodidae), очевидно, завезён в Западную Сибирь совместно с *P. proximus*. Наряду с

наиболее многочисленным эктопаразитом *Dinotiscus eupterus* Walk., он является одним из основных регуляторов численности уссурийского полиграфа в регионе инвазии.

Результаты исследований указывают на то, что в процессе инвазии уссурийский полиграф стал полноправным членом фауны Западной Сибири, где он успешно акклиматизировался и приобрёл устойчивые трофические связи, как с кормовой породой, так с паразитами и хищниками.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность специалистам по группам: Е.В. Целих (сем. Pteromalidae), А.С. Бабенко (сем. Staphilinidae), А.Г. Кирейчуку (сем. Nitidulidae) и О.П. Негророву (сем. Dolichopodidae) за проведённую проверку определений и идентификацию видовой принадлежности насекомых, собранных в очагах уссурийского полиграфа.

Работа поддержана РФФИ (грант № 12-04-00801-а).

Литература

Баранчиков Ю.Н. Козволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 30–39.

Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы XIV / Отв. ред. В.В. Аношин. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО ХГУ им. Н.Ф. Катанова. 2010. Т. 1, вып. 14. С. 50–52.

Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А., Петько В.М., Керчев И.А., Мизеева А.С., Анисимов В.А. В погоне за полиграфом уссурийским *Polygraphus proximus* Blandf. // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский гос. ун-т

им. Н.Ф. Катанова». 2011а. Т. 1, вып. 15. С. 52–54.

Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса, 2011б. № 4 (80). С. 78–81.

Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Целих Е.В. Паразиты инвазийного короеда *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в очагах его массового размножения в Красноярском крае // XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012. Материалы съезда. СПб., 2012. С. 42.

Дгебуадзе Ю.Ю. Десять лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.

Катаев О.А., Поповичев Б.Г. Лесопатологические обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях: Учебное пособие. СПб.: СПб ЛТА, 2001. 72 с.

Керчев И.А. Экспериментальное исследование возможности возникновения новых трофических связей полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 169–177.

Керчев И.А., Негроров О.П. *Medetera penicillata* Negrobov, 1970 (Diptera: Dolichopodidae) в сибирских очагах массового размножения уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Евразийский энтомологический журнал. 2012. № 11 (6). С. 565–568.

- Кривец С.А. Заметки по экологии уссурийского полиграфа в Западной Сибири // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ. 2012. Вып. 200. С. 94–105.
- Кривец С.А., Анисимов В.А. Популяционные показатели уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в пихтовых лесах Томской области // Мат. III молодежной школы-семинара с международным участием «Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных». Томск. 2011. С. 76–79.
- Кривец С.А. Керчев И.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов в Томской области // ГЕО – Сибирь – 2011. Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью: сб. ст. Новосибирск, 2011. Т. 3. Ч. 2. С. 211–215.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Кизеев Ю.М., Кожурин М.А., Козак Р.Г., Филимонов М.Н., Чемоданов А.В., Чугин В.С. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в пихтовых лесах Томской области // Болезни и вредители в лесах России: XXI век: Матер. Всеросс. конф. и V ежегодных Чтений памяти О.А. Катаева, Екатеринбург, 20–24 сентября 2011 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 53–55.
- Криволицкая Г.О. Короеды острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 196 с.
- Криволицкая Г.О. Отряд Coleoptera – жесткокрылые, или жуки // Энтомофауна Курильских островов. Л.: Наука, 1973. С. 56–143.
- Криволицкая Г.О. Сем. Scolytidae – Короеды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки / Под общей редакцией П.А. Лера. Владивосток, 1996. С. 312–373.
- Куренцов А.И. Короеды Дальнего Востока СССР // Под ред. Н.Я. Кузнецова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 234 с.
- Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтотомол. обозр. 2000. Т. 79, вып. 3. С. 599–618.
- Мизеева А.С., Титова К. Г., Кривец С.А. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в городских насаждениях Томска // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Программа всероссийской конференции с международным участием. Красноярск. 2012. С. 65–68.
- Никитский Н.Б. Насекомые хищники короедов и их экология. М.: Наука, 1980. 236 с.
- Пашенова Н.В., Баранчиков Ю.Н., Петько В.М. Агрессивные офиостомовые грибы из ходов полиграфа уссурийского // Защита и карантин растений. 2011. № 6. С. 31–33.
- Пашенова Н.В., Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Бабичев Н.С. Фитопатогенная активность грибов, переносимых уссурийским полиграфом в пихтовых лесах Южной Сибири // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Мат-лы VIII международной конференции. Ульяновск, 2012а. С. 148–153.
- Пашенова Н.В., Петько В.М., Керчев И.А., Бабичев Н.С. Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Известия СПбЛТА. 2012б. Вып. 200. С. 213–220.
- Чилахсаева Е.А. Первая находка *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюллетень Московского

- общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Том 113, вып. 6. С. 39–42.
- Avtzis D., Knizek M., Hellrigl K., Stauffer C. *Polygraphus grandiclava* (Coleoptera: Curculionidae) collected from pine and cherry trees: A phylogenetic analysis // Eur. J. Entomol. 2008. Vol. 105. P. 789–792.
- Baranchikov Y., Akulov E., Astapenko S. Bark beetle *Polygraphus proximus*: a new invader on *Abies* species in Siberia and European Russia [Text] // Proceedings. 21st U.S. Department of Agriculture Interagency research forum on invasive species 2010; Annapolis, MD // Gen. Tech. Rep. NRS-P-75. – Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 2010. P. 64–65.
- Brockerhoff EG, Knížek M, Bain J. Checklist of indigenous and adventive bark and ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) of New Zealand and interceptions of exotic species (1952–2000) // New Zealand Entomologist. 2003. Vol. 26, 29–44.
- Brockerhoff E.G., Bain J, Kimberley M, Knizek M. Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 36. P. 289–298.
- Farjon A., Rushforth K.D. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae) // Notes of the Royal Botanic Garden Edinburgh. 1989. 46(1). P. 59–79.
- Gninenko, U.I., Czilasazajeva, E.A., Klukin, M.S. Nowe zagrożenie dla lasów Europy kornik ussuryjski (*Polygraphus proximus*) // Gospodarka leśna. GŁOS LASU. 2012. Vol. 9. P. 19.
- Haack R.A. Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions // Canadian Journal of Forest Research. 2006. Vol. 36. P. 269–288.
- Jiafu Hu, Sergio Angeli, Stefan Schuetz, Youqing Luo, Ann E. Hajek Ecology and management of exotic beetle *Anoplophora glabripennis* // Agricultural and Forest Entomology. 2009. Vol. 11. P. 359–375.
- Miao Z.W., Chou W.M., Huo F.Y., Wang X.L., Fang J.X., Zhao M.M. Biology of *Dendroctonus valens* in Shanxi Province // Shanxi For. Sci. Tech. 2001. Vol. 23. P. 34–37.
- Negrobov O.P. A contribution to the knowledge of *Medetera* of Japan (Dolichopodidae, Diptera) // Insecta Matsumurana. 1970. Suppl. 9. P. 1–7.
- Niijima Y. Revision und neubeschreibung der *Polygraphus*-Arten (Coleoptera, Ipidae) in Japan // Insecta Matsumurana. 1941. Vol. 15(4). S. 123–135.
- Nobuchi, A. Bark-beetles injurious to pine in Japan // (in Japanese with English summary Bull. Gov. For. Exp. Sta. 1966. Vol. 185 P. 1–50.
- Ohtaka N., Masuya H., Yamaoka Y., Kaneko S. Two new *Ophiostoma* species lacking conidial states isolated from bark beetles and bark beetle-infested *Abies* species in Japan // Can. J. Bot. 2006. № 84. P. 282–293.
- Piel F., Gilbert M., De Canniere C., Gregoire JC. Coniferous round wood imports from Russia and Baltic countries to Belgium. A pathway analysis for assessing risks of exotic pest insect introductions // Divers Distributions / 14:318–328. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00390.x.
- Sasacawa S., Yutaka Y. Stridulatory Organs of the Japanese Pine Bark Beetles (Coleoptera, Scolytidae) // The Entomological Society of Japan. Kontyu, Tokyo. 1983. Vol. 51 (4). P. 493–501.
- Smith R.H. Red turpentine beetle // U.S. Dep. Agric. Forest Service, Washington, DC. 1961. 51 p.
- Tokuda M., Shoubu M., Yamaguchi D., Yukawa J. Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinacea) trees caused by *Pareudactus abietinus* (Coleoptera:

Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on mountain Unzon, Japan // *Applied Ent. and Zool.* 2008. № 1. Vol. 43. P. 1–10.

Webber J.F. Insect vector behaviour and the evolution of Dutch elm disease // *Breeding, Conservation, and Disease Management* / Ed. C.P. Dunn. Kluwer, Boston. 2000. P. 47–60.

Yamaguchi H.. Survey and population studies of beetles in wind-swept areas in Hokkaido (II). Beetle infestations on wind-thrown trees in the second year, in 1955 // *Bull. Gov. For. Exp. Sta.* 1963. Vol. 151. P. 53–73.

Yin H.F. A synopsis of morphological and biological characters of *Dendroctonus valens* LeConte. // *Acta Zootaxonomica Sinica.* 2000. Sin. 251: 120.

**ECOLOGY OF FOUR EYED FIR BARK BEETLE
POLYGRAPHUS PROXIMUS BLANDFORD
(COLEOPTERA; CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE)
IN THE WEST-SIBERIAN REGION OF INVASION**

© 2014 Kerchev I.A.

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB of the RAS,
Tomsk 634021, Academic Avenue, 10/3; e-mail: ikea86@mail.ru

The results of the study on ecology of *P. proximus* in the West - Siberian invasion region are presented. The basic habitats of four eyed fir bark beetle, its biology and demographic characteristics in the area under study are established. In outbreak foci, the new trophic links for invader with Siberian spruce, Siberian stone pine and Scots pine are revealed. The list of *P. proximus* natural enemies in the Western Siberia is shown.

Key words: *Polygraphus proximus*, invasion, the Western Siberia, species ecology, new trophic links.