

ТРАНСФОРМАЦИЯ ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ОЧАГЕ ИНВАЗИИ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDFORD (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2015 Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А.,
Пац Е.Н., Чернова Н.А.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск 634021, Академический проспект, 10/3, krivec@inbox.ru

Поступила в редакцию 14.09.2013

Оценена роль полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. – инвазионного короеда дальневосточного происхождения – в трансформации темнохвойных экосистем в равнинной части Западной Сибири. Показано, что в настоящее время полиграф уссурийский выступает одним из основных факторов деградации пихтовых лесов и разнообразных изменений в их экосистемах. Последствиями размножения инвайдера в пихтовых лесах региона являются массовое усыхание древостоев, снижение численности и ухудшение жизненного состояния хвойного подроста, существенные изменения в видовом составе и структуре живого напочвенного покрова и ксилофильной энтомофауны.

Ключевые слова: полиграф уссурийский, очаг инвазии, трансформация экосистем, Западная Сибирь.

Введение

Полиграф уссурийский (пихтовый) *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 – инвазионный короед дальневосточного происхождения, являющийся в настоящее время одним из основных в комплексе факторов современного широкомасштабного усыхания сибирских пихтовых лесов. Естественный ареал *P. proximus* охватывает Японию, Корейский полуостров, восток Китая и российский Дальний Восток, в том числе Хабаровский и Приморский края, Сахалин и Курильские острова [Криволуцкая, 1996]. В первичном ареале полиграф уссурийский – обычный вид стволовых дендрофагов, в основном питающийся на дальневосточных видах пихты.

Исследования, позволившие обнаружить полиграфа в лесах Южной Сибири в 2008–2010 гг., дают основание предполагать в качестве основного

инвазионного коридора, соединяющего регион-донор (Хабаровский край) с регионами-реципиентами, Транссибирскую магистраль [Баранчиков, 2010; Баранчиков, Кривец, 2010]. Вдоль неё короед, завезённый, по-видимому, в последние десятилетия XX в. на неокорённых вагонных стойках из дальневосточной древесины, вначале заселил пихтовые леса в Красноярском крае и Кемеровской области. Недавнее «открытие» этого вида на территории Южной Сибири и признание его ведущей роли в формировании очагов массового размножения стволовых насекомых в темнохвойных лесах сразу в нескольких регионах [Баранчиков и др., 2011а, б] – запоздалое свидетельство скрыто протекающей в течение последних десятилетий инвазии *P. proximus* в новые местообитания, которая в последние годы приобрела характер взрывной экспансии.

Выявленный к настоящему времени ареал *P. proximus* в Сибири охватывает территорию с крайними точками местонахождений инвайдера 51°48'–58°23' северной широты и 83°55'–92°44' восточной долготы. Очаги массового размножения полиграфа и повреждённые им древостои пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. обнаружены в подзонах южной тайги и подтайги Западно-Сибирской равнины (Томская область), в Присалаирье (Новосибирская область), в южнотаёжных, подтаёжных и горнотаёжных лесах Красноярского края, на значительной части Кемеровской области, в отдельных районах Алтайского края, Республик Алтай и Хакасия.

Очаги массового размножения полиграфа формируются как в эксплуатационных лесах, так и в защитных лесах разного назначения (водоохранных, вблизи населённых пунктов, на особо охраняемых природных объектах). Повреждение пихты полиграфом обнаружено в заповеднике «Столбы» в Красноярском крае, в нескольких заказниках в Томской области (Ларинском ландшафтном, Калтайском зоологическом, Южно-таёжном ботаническом), в Залесовском заказнике в Алтайском крае [Баранчиков и др., 2011a]. Пока нет сведений о его распространении на других ООПТ, значительную площадь которых занимают пихтовые леса (заповедник «Кузнецкий Алатау» и Шорский национальный парк в Кемеровской области, Тигирекский заповедник в Алтайском крае, Алтайский биосферный заповедник и др.), но, очевидно, это вопрос времени.

Первые острые впечатления о беспрецедентных масштабах деградации сибирских темнохвойных экосистем вследствие массового размножения *P. proximus* даже выразились в высказываниях «об угрозе существования пихтовых лесов страны, а, возможно, и существования пихты

сибирской как вида» [Гниненко, 2012]. По предварительной оценке, ежегодный экономический ущерб от потери древесины в повреждённых полиграфом лесах составит 150 млн рублей [Гниненко, Клюкин, 2011]. Утрата же их средообразующих, защитных и социальных функций, возможностей комплексного использования в настоящее время совершенно не поддаётся количественной оценке из-за отсутствия соответствующих методик и достоверных данных.

Инвазия полиграфа уссурийского – уникальное явление для сибирской тайги – будет иметь не только экономические, но и экологические последствия. Описанные в литературе экологические эффекты, вызванные различными агрессивными чужеродными видами насекомых в лесных экосистемах, многообразны. Они проявляются в снижении естественного биологического разнообразия, продуктивности лесов, изменении состава и структуры древесного и подчинённых ярусов, микроклимата, светового и гидрологического режимов в повреждённых лесах, консортивных связей, пищевых цепей и сетей, биогеохимических циклов, переносе патогенов растений, влиянии на сукцессии и локальные смены растительных сообществ [Элтон, 1960; Biological invasions..., 2002; Lovett et al., 2002, 2006; Kenis, Péré, 2006; Kenis et al., 2008; Moser et al., 2009; Økland et al., 2011; Баранчиков, 2012; Baranchikov et al., 2012]. Все эти эффекты, несомненно, свойственны и инвазии полиграфа уссурийского как типичного представителя группы видов-трансформеров, которые активно внедряются в естественные и полуестественные сообщества, изменяют облик экосистем, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя очаги массового размножения, вытесняют аборигенные виды и занимают их экологические ниши [Richardson et al., 2000].

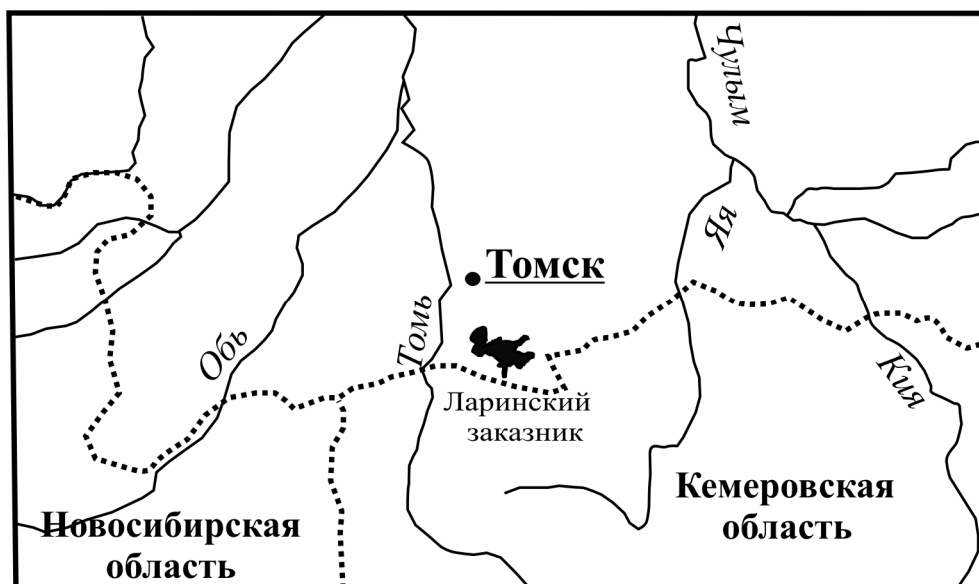


Рис. 1. Местонахождение Ларинского ландшафтного заказника.

В 2011 г. нами начаты комплексные исследования воздействия полиграфа уссурийского на экосистемы темнохвойных лесов в западносибирских очагах инвазии. Цель исследований – выявить изменения в составе и структуре различных компонентов биотических сообществ, а также параметров микроклимата, имеющих наибольшее значение в среде их обитания, происходящие в нарушенных аборигенных экосистемах, и оценить роль *P. proximus* в современных сукцессионных процессах в сибирской тайге. В настоящей работе приведены первые данные, полученные в этом направлении.

Район исследований, методика и материал

В качестве основного модельного полигона для изучения инвазии полиграфа уссурийского и её воздействия на пихтовые леса Западной Сибири выбран Ларинский ландшафтный заказник (56°12' N, 85°02' E), расположенный на юге Томской области, на Томь-Яйском междуречье, на расстоянии в 30 км от города Томска (рис. 1).

Заказник был создан в 1993 г. с целью сохранения уникального природного ландшафта переходной

зоны от равнинной южной тайги Западной Сибири к горной тайге Кузнецкого Алатау. Общая его площадь составляет 1500 га, более половины занято лесами с участием пихты сибирской. Ларинский заказник как особо охраняемая природная территория, на которой появление чужеродного вида-дендрофага создаёт угрозу исчезновения не только пихты сибирской, но и ландшафта в целом, является ключевым объектом мониторинга уссурийского полиграфа в Томской области.

В течение длительного времени (с 1950-х гг.) до организации заказника и за весь период существования его территория не подвергалась антропогенному воздействию. Сохранению фрагментов коренных южнотаёжных лесов способствовало преобладание склоновых поверхностей, слабо пригодных для хозяйственной деятельности. Не были отмечены и какие-либо стрессовые воздействия на леса, вроде вспышек размножения хвоегрызущих вредителей и массовых ветровалов и буреломов. Тем не менее, в последнее десятилетие в заказнике возникли очаги усыхания пихты, которые к настоящему времени охватили более половины площади пихтовых лесов. В старовозрастном

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев пихты сибирской на пробных площадях в Ларинском заказнике

| № пробной площади | Состав древостоя | Древостой элементов леса | Средний диаметр, см | Средняя высота, м | Средний возраст, лет | Полнота | Класс бонитета |
|-------------------|------------------|--------------------------|---------------------|-------------------|----------------------|---------|----------------|
| ПП 1 | 8П1К1Е+С | | 28.6±0.9 | 24.1±0.9 | 93.9±4.6 | 1.1 | II |
| ПП 2 | 6ПЗК1Е | | 18.6±0.8 | 17.6±0.7 | 56.9±5.1 | 0.9 | I |
| ПП 3 | 5ЕЗП1П1К+С | I поколение | 30.5±1.3 | 22.7±0.7 | 94.8±4.9 | 1.2 | III |
| | | II поколение | 13.3±0.5 | 13.6±0.4 | 55.0±0.4 | | |
| ПП 4 | 6П1П2К1Е+Ос | I поколение | 30.2±1.1 | 26.5±0.6 | 96.5±5.5 | 1.0 | II |
| | | II поколение | 12.7±0.5 | 13.3±0.6 | 47.0±7.0 | | |

Примечание. П – пихта сибирская, Е – ель сибирская, К – кедр сибирский, С – сосна обыкновенная, Ос – осина.

Приведены среднеарифметические значения показателей ± стандартная ошибка среднеарифметической.

ядре лесного покрова к 2010 г. пихта в возрасте старше 70 лет почти полностью усохла, остались лишь небольшие куртины. Наблюдаемые изменения объясняли естественными процессами в наиболее сукцессионно зрелых древостоях, приводящими к их распаду, а роль финального стресс-фактора была отведена усачу чёрному пихтовому *Monochamus urussovi* (Fisch.) [Лойко и др., 2010], как выяснилось впоследствии, ошибочно.

Главным виновником катастрофической гибели пихты оказался чужеродный короед – полиграф уссурийский. Первые находки инвайдера в Томской области относятся к 2008 г., когда он случайно был обнаружен в феромонных ловушках, испытываемых с целью мониторинга шестизубчатого короеда *Ips sexdentatus* Воетп. [Кривец, Керчев, 2011]. При дальнейших исследованиях с использованием дендрохронологических методов было установлено, что наиболее ранний случай гибели дерева пихты, на котором обнаружены ходы *P. proximus*, в лесах Томской области датируется 2000 г., в Ларинском заказнике – 2005 г., и высказано предположение, что проникновение полиграфа на территорию области, по-видимому, произошло в середине 1990-х гг. [Демидко, 2014].

В 2011 г. при первичном обследовании заказника во всех фитоценозах с участием пихты сибирской нами была выявлена высокая численность полиграфа уссурийского, что обусловило необходимость детального комплексного изучения реакций основных компонентов аборигенной биоты лесных экосистем на воздействие инвайдера. На первом этапе исследований были рассмотрены реакции древостоя, подроста (естественного возобновления), живого напочвенного покрова и стволового энтомокомплекса. С этой целью в 2012 г. на участках лесного массива Ларинского заказника с разной степенью деградации в качестве тест-объектов заложены 4 пробные площади (ПП) размером 0.15–0.25 га. Каждая пробная площадь включала не менее 100 деревьев с диаметром более 8 см. Таксационные показатели тестируемых древостоев, определённые по стандартным методикам [Анучин, 1982; Чмыр и др., 2001], приведены в таблице 1.

Доля пихты в составе насаждений на пробных площадях варьирует от 40 до 80%, возраст от 50 до 100 лет. Наряду с условно одновозрастными (ПП 1 и ПП 2), присутствуют также разновозрастные древостой (ПП 3 и ПП 4). Производительность лесорастительных

условий соответствует в основном II классу бонитета, что указывает на довольно высокую степень богатства местообитаний. Все исследованные древостои высокополнотные (полнота от 0.9 и выше).

В связи широким кругом поставленных задач и объектов изучения использовались разнообразные методы исследований.

Оценка состояния древостоев.

Изучение процессов трансформации в нарушенных полиграфом уссурийских лесах подразумевает в первую очередь оценку жизненного состояния повреждённых древостоев для определения степени их деградации на момент обследования, выявления динамики и экологических последствий инвазии. С этой целью все деревья на пробных площадях пронумерованы, что позволяет отслеживать их индивидуальную судьбу в течение длительного периода времени в ходе ежегодных мониторинговых обследований древостоев. Каждое дерево подвергалось детальному осмотру и оценке с использованием шкалы категорий жизненного состояния (таблица 2), разработанной с учётом взаимоотношения инвайдера и кормовой породы [Кривец, Бисирова, 2012].

При использовании данной шкалы для оценки состояния дерева признаки в кроне, на стволе и внутренние признаки принимались равнозначными. Итоговая оценка состояния дерева давалась по худшей категории, зафиксированной хотя бы в одной из групп признаков.

Дополнительно отмечались признаки поражения деревьев ксилотрофными дереворазрушающими грибами и заселения деревьев сопутствующими инвайдеру местными видами стволовых насекомых.

Интегральная оценка состояния древостоев на пробных площадях осуществлялась по процентному соотношению деревьев разных категорий состояния, рассчитанному по сумме квадратов площадей поперечного

сечения стволов на высоте 1.3 м для каждой категории.

Оценка состояния подроста пихты. Естественное возобновление (подрост) пихты в древостоях Ларинского заказника, повреждённых полиграфом уссурийским, оценивалось по численности, морфометрическим показателям и жизненному состоянию молодых особей при сплошном их перечёте на линейных трансектах размером 0.005–0.02 га внутри каждой пробной площади. Жизненное состояние определялось по 4-балльной шкале категорий подроста, с учётом признаков кроны, наличия механических повреждений, поражения вредителями и болезнями: I категория – здоровый подрост (без повреждений); II категория – ослабленные молодые особи подроста с повреждениями хвои и стволика в начальной стадии, с попытками поселения полиграфа (единичные и умеренные смоляные потёки); III категория – угнетённые особи, с многими перевершиниваниями, с обильными смоляными потёками в местах атак полиграфа; IV категория – погибшие растения.

Изучение трансформации живого напочвенного покрова. Для выявления изменений в растительных сообществах в очагах полиграфа уссурийского на всех пробных площадях были сделаны полные геоботанические описания фитоценозов по стандартной методике [Корчагин, 1976]. При анализе данных внимание обращалось на изменение обилия видов разных эколого-ценотических групп, степень дифференциации подкroновых и прогалинных парцелл, появление сорных видов, проникновение гелиофитов в подкroновые парцеллы, изменение структуры и состава подлеска.

Для оценки экологической приуроченности поражённых полиграфом насаждений по растительному покрову на основе стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского [Раменский и др., 1956] были определены увлажнение

Таблица 2. Шкала категорий состояния деревьев пихты сибирской в очагах *P. proximus*

| Категория дерева | Признаки в кроне | Признаки на стволе | Внутренние признаки |
|--|---|--|---|
| I. Здоровое, без признаков ослабления. Не атаковано полиграфом. | Крона густая, протяжённая, хвоя зелёная, блестящая. | Механические повреждения и смоляные потёки отсутствуют. | Луб не повреждён. |
| II. Ослабленное. Атаковано полиграфом, но не заселено (отбитые попытки поселения). | Крона может быть, как у здорового дерева, без признаков ослабления, или может быть изреженной, флагообразной, несколько ветвей несут на концах хвою ярко-рыжего цвета. Могут быть признаки ржавчинного рака пихты (ведьмины мётлы). | На стволе умеренное количество свежих и (или) старых смоляных потёков. Входные отверстия полиграфа засмолены (отбитые попытки поселения). Могут быть признаки ржавчинного рака пихты (раковые язвы на стволе в количестве 1–3, наросты на ветвях). | Луб свежий, белого цвета, в местах попыток поселения полиграфа некротические пятна разной величины. |
| III. Сильно ослабленное. Атаковано полиграфом, но не заселено. | Крона, в зависимости от времени и интенсивности заселения, может быть, как у здорового дерева, но чаще изреженная, хвоя бледно-зелёная либо более половины ветвей несут усыхающую хвою. Обычны ведьмины мётлы. | Интенсивное свежее и (или) старое смолотечение. Местами в нижней части ствола видны незасмоленные входные отверстия полиграфа. Обычны признаки ржавчинного рака пихты (многочисленные раковые язвы, наросты на ветвях). Трещины ствола. | Луб такой же, как у деревьев категории II. Входной канал и брачная камера засмолены, удавшихся поселений полиграфа нет. |
| IV. Усыхающее. Заселено полиграфом. | Хвоя в верхней части кроны ещё зелёная, ниже – ярко-рыжего цвета. | Могут оставаться старые смоляные потёки. На поверхности коры многочисленные незасмоленные входные отверстия. | Под корой поселения полиграфа. Луб большей частью свежий, с пятнами некрозов у короедных гнёзд. |
| V. Дерево, погибшее в текущем году (свежий сухостой). | Хвоя в кроне полностью мёртвая, красная, сохраняется. | На коре могут быть свежие лётные отверстия полиграфа. | Под корой разные стадии развития полиграфа. Луб влажный, бурейший. |
| VI. Дерево, погибшее в прошлые годы (старый сухостой). | Крона мёртвая, серая. Хвоя осыпается до полного отсутствия. В зависимости от года усыхания осыпаются ветки разного порядка. | На коре многочисленные лётные отверстия полиграфа. Кора сухая, при значительном повреждении насекомыми легко отстает и осыпается. | Луб бурый, сухой. На заболони отпечатки ходов полиграфа, куколочные камеры. |

и трофность местообитаний. Количественно они оценивались в относительных единицах меры напряжённости экологических факторов – «ступенях». Статусы увлажнения и трофности местообитаний определялись по флористическому составу фитоценозов на основании полных геоботанических описаний по формуле [Королук и др., 2005]:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N mid(i)}{N}$$

где *Stat* – статус описания по экологическому фактору, *mid(i)* – середина интервальной оценки *i*-го вида при данном обилии, *N* – количество видов в описании.

На основе полученных статусов местообитаний была проведена ординация всех исследованных пихтовых и смешанных темнохвойных лесов с участием пихты в системе экологических координат «увлажнение» – «трофность».

Исследование ксилофильных энтомокомплексов. Видовой состав насекомых-дендрофагов, обитающих на пихте сибирской в насаждениях, повреждённых *P. proximus*, выявлялся в ходе полевых наблюдений, при вскрытии коры заселённых и отработанных полиграфом деревьев, выведении имаго из отрезков стволов пихты в лабораторных условиях. На пробных площадях были осмотрены все деревья основного полога в нижней части (до 2 м высоты). Количественный учёт стволовых насекомых на заселённых и отработанных деревьях проводился на круговых палетках шириной 30 см тремя способами. На стоячих деревьях закладывалась одна палетка на высоте дерева 1.3 м, на поваленных и специально спиленных деревьях – в середине каждой трети района поселения полиграфа на стволе (метод 3-х палеток) и в середине каждого 2-метрового отрезка

заселённой части дерева (метод условно сплошного учёта) [Катаев, Поповичев, 2001]. Учитывались как живые насекомые на разных стадиях развития, так и следы их деятельности (насечки усачей на коре, буровая мука, вылетные отверстия имаго, повреждённый луб, ходы под корой, уходы в древесину).

Изучение микроклимата в насаждениях, повреждённых полиграфом. На примере хвое- и листогрызущих насекомых показано [Иерусалимов, 2004], что лесные фитофаги в случае их массового размножения существенно трансформируют микроклимат повреждённого участка, который меняется весьма небезразлично для всего лесного сообщества, в том числе отражаясь на протекании сукцессионного процесса. В первую очередь эти изменения воспринимаются как увеличение освещённости под пологом леса вследствие дефолиации. Измерения позволяют также уловить изменения различных параметров температуры и влажности.

Нам интересно было проследить, что происходит с микроклиматом в древостоях, в разной степени повреждённых таким стволовым насекомым, как полиграф уссурийский. Освещённость в подкروновых парцеллах пихт разных категорий жизненного состояния была измерена на пробных площадях 24–25 августа 2013 г. с помощью люксметра Testo 540, в строго определённых одинаковых условиях (при практически безоблачном небе, в околополуденные часы – с 11 до 13 часов местного времени). Количество солнечной радиации, пропускаемой верхним пологом леса после его трансформации в ходе инвазии *P. proximus*, высчитывалось как средневзвешенное от четырёх значений на каждое дерево, для каждой пробной площади минимально в трёх повторностях по категориям жизненного состояния дерева.

Измерение температуры надземного яруса в насаждениях с разной степенью

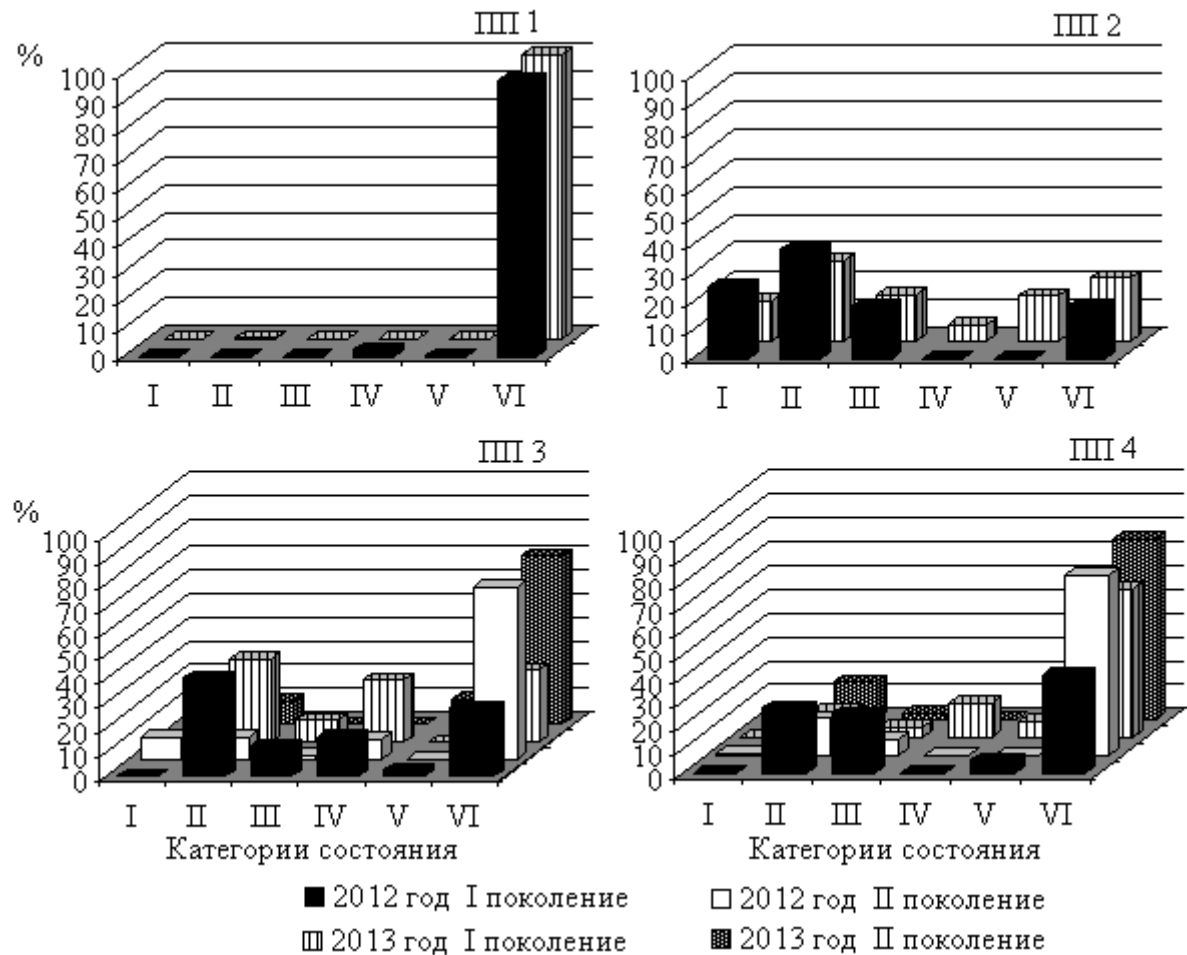


Рис. 2. Распределение деревьев пихты сибирской по категориям состояния на пробных площадях в Ларинском ландшафтном заказнике, рассчитанное по сумме квадратов поперечного сечения стволов. Категории состояния деревьев: I – здоровые; II – ослабленные; III – сильно ослабленные; IV – отмирающие; V – свежий сухостой, VI – старый сухостой.

повреждения полиграфом проводилось в 2013 г. в период с начала июня до конца августа с помощью датчиков Thermochron DS1922L#F50, позволяющих автоматически вести запись суточной температуры с интервалом 3 часа. Датчики устанавливались по одному на пробную площадку на северной стороне ствола сухостойного дерева в однородном участке насаждения, на высоте 1.3 м от поверхности почвы.

Для измерения температуры поверхности почвы использовался контактный поверхностный портативный минитермометр (Mini-Oberflächen Thermometer, Testo). Наблюдения были проведены в те же дни и часы, что и измерения освещенности. На каждой пробной

площади измеряли температуру поверхности почвы во многих точках (от 40 до 80 точечных измерений) как в приствольных кругах деревьев разных категорий состояния, так и в окнах, образующихся в результате усыхания и вывала деревьев.

Обработка полученных данных проводилась с помощью программы Excel и пакета Statistica.

Результаты исследования и обсуждение

1. Состояние пихтовых древостоев

Оценка состояния исследованных древостоев пихты в Ларинском заказнике выявила сильную, хотя и разную степень их нарушенности в результате инвазии *P. proximus* (рис. 2).

Так, по результатам обследования 2012 г., древостой пихты на ПП 1 характеризовался как полностью деградированный, общий отпад (суммарно деревья IV–VI категорий состояния) здесь составил 99.8%, а немногочисленные жизнеспособные деревья были ослаблены и подвергались атакам уссурийского полиграфа. Заселённые и отработанные полиграфом деревья составили 88.7% от общего количества деревьев пихты на пробной площади. Повторное обследование насаждения в 2013 г. показало, что жизнеспособные особи пихты новым атакам полиграфа не подвергались и не изменили своей категории состояния, а деревья IV и V категорий перешли в VI категорию.

Значительный уровень деградации отмечен в древостое пихты на ПП 4, где выделяется два возрастных поколения. В 2012 г. общий отпад среди деревьев старшего возраста в этом насаждении составил 47.6%, живые деревья были ослаблены в той или иной степени (рис. 2). Подавляющая часть деревьев I поколения (98%) – со следами деятельности стволовых насекомых, в том числе 94.1% – *P. proximus*. Из них свежезаселённые деревья составили 17.6%, отработанные – 60.8%, 15.7% – с неудавшимися попытками поселения полиграфа, свидетельством чего являлись смоляные потёки в местах атак. Остальные 3.9% деревьев были отработаны усачом *Monochamus urusovi* и древесинником полосатым *Trypodendron lineatum* (Oliv.).

В следующем году в этом насаждении почти в два раза увеличилась доля общего отпада (84.3%); деревья, погибшие в этом году, составили 7%, в виталитетном спектре появились отмирающие деревья, значительно снизилась доля жизнеспособных особей пихты (рис. 2). Столь стремительные темпы деградации древостоя обусловлены продолжающимся процессом заселения полиграфом ослабленных в

предыдущие годы деревьев. Таким образом, в 2013 г. лишь 11.8% жизнеспособных деревьев первого поколения остались с неизменившейся категорией состояния, остальные либо ухудшили состояние, либо погибли.

Состояние деревьев второго поколения на ПП 4 более стабильно, видимо, по причине изначально большей доли в нем сухостойных особей. При сплошном перече́те в 2012 г. в этом элементе древостоя было выявлено 15.4% деревьев пихты с неудавшимися попытками поселения полиграфа разной интенсивности (от единичных до многочисленных), ещё 11.5% было им заселено. Отработанных деревьев с участием *P. proximus* насчитывалось 61.6%. В 2013 г. при повторной оценке живые деревья также, хоть и незначительно, снизили свою категорию состояния, 4.2% деревьев погибло вследствие заселения полиграфа (рис. 2).

Сильная степень деградации пихтового элемента леса наблюдается и на ПП 3, где в 2012 г. среди деревьев I поколения в виталитетном спектре преобладали ослабленные в различной степени особи (II и III категории), а здоровые вовсе отсутствовали. Формирование обильного сухостоя происходило из-за деятельности *P. proximus*, в результате которой общий отпад составил 47% (рис. 2). Лишь 3.3% деревьев старшего поколения не имели признаков повреждения стволовыми насекомыми, на 33.3% обнаружены отбитые атаки инвайдера, на 10% отмечено свежее заселение стволовых вредителей, в том числе на 6.7% деревьев – полиграфа уссурийского.

Деревья II поколения в этом насаждении деградированы в большей степени, общий отпад в 2012 г. был почти вдвое больше, чем у I поколения (79.8%). Живые пихты были угнетены или ослаблены, лишь 9.2% не имели видимых признаков ослабления (рис. 2). Полная деградация данного элемента древостоя обусловлена высокой долей

отработанных стволовыми вредителями деревьев – 75% от общего количества, из них 70% с участием полиграфа, ещё на 7.5% обнаружено его заселение. На 15% деревьев зафиксированы следы атак полиграфа.

В 2013 г. на данном участке леса наблюдалось развитие процессов усыхания деревьев как I, так и II поколения, причём для деревьев старшего возраста темпы деградации были выше почти в 9 раз. Так, общий отпад среди деревьев I поколения увеличился на 8.8%, а II – лишь на 1%. Отмечено отмирание 9.1% заселённых полиграфом в прошлые годы деревьев I поколения (рис. 2).

В древостое со средней степенью деградации (ПП 2) характер распределения деревьев по категориям состояния был иным – преобладали жизнеспособные особи (I–III категории), причём в 2012 г. 25.1% деревьев были отнесены к I категории состояния (рис. 2). Общий отпад был представлен исключительно сухостоем прошлых лет, а текущий отпад включал всего 2 тонкомерных дерева V категории состояния, отработанных полиграфом. Всего на пробной площади отработано стволовыми насекомыми 38.4% деревьев, из них 34.2% – с участием *P. proximus*. Свежезаселённые полиграфом деревья составили 5.7%; 6.9% сухостойных деревьев были без признаков поселения стволовых насекомых. Следы атак полиграфа были отмечены на 40.3% деревьев.

В следующем году на этом участке выявлено уменьшение количества здоровых, увеличение отмирающих и сухостойных деревьев (рис. 2) по причине продолжающегося размножения инвайдера. Так, 3.8% здоровых деревьев, имевших в 2012 г. I категорию состояния, подверглись попыткам заселения с различной степенью интенсивности в 2013 г., однако заселены не были. Столько же ослабленных деревьев II категории перешли в категорию «сильно ослабленные», на них отмечались

незаселённые отверстия полиграфа, насечки усача *M. urusovi*, но без удавшихся поселений. Текущий отпад составил 20.8% – деревья, заселённые и отработанные полиграфом в 2013 г. в комплексе с усачом. По характеру виталитетного спектра (рис. 2) состояние древостоя оценено как пограничное между средней и сильной степенью деградации.

Таким образом, все исследованные нами пихтовые древостои можно считать утратившими устойчивость, патологический отпад в них в несколько раз превысил величину естественного отпада, а поражённость стволовыми вредителями, среди которых доминировал *P. proximus*, была массовой. Наблюдаемая динамика усыхания древостоев пихты сибирской позволяет прогнозировать дальнейшую их деградацию вплоть до полного усыхания деревьев и гибели древостоя.

2. Микроклимат в очагах массового размножения полиграфа уссурийского

Массовое усыхание пихты, разрушение кроны из-за опадения сухой хвои с повреждённых взрослых деревьев и обламывания отмерших ветвей, переход сухостоя в валежник не могли не сказаться на микроклимате насаждений, прежде всего на освещённости и термических параметрах экотопов. Проведённые наблюдения позволили оценить способность деревьев разных категорий состояния задерживать солнечную радиацию и изменение освещённости в древостоях с различным уровнем деградации (табл. 3).

Независимо от степени деградации насаждения освещённость под здоровыми деревьями с хорошо развитой кроной составляла всего до 1% от освещённости на открытом месте. Сохранившиеся кроны ослабленных деревьев также задерживают достаточно большое количество солнечной радиации. Освещённость под кронами отмирающих деревьев составляла

Таблица 3. Освещённость в насаждениях Ларинского заказника разной степени деградации

| Категории состояния деревьев | Показатели освещённости, лк | | |
|------------------------------|--|---|---|
| | при полной деградации древостоя (ПП 1) | при сильной деградации древостоя (ПП 3) | при средней деградации древостоя (ПП 2) |
| Здоровые | – | 638 ± 46 | 746 ± 178 |
| Сильно ослабленные | – | 782 ± 50 | 4545 ± 2503 |
| Отмирающие | – | 1679 ± 444 | 1429 ± 306 |
| Свежий сухостой | – | 1862 ± 515 | 3070 ± 1133 |
| Старый сухостой | 23453 ± 4766 | 6423 ± 2835 | 3322 ± 791 |
| Открытое место | 57355 | 61700 | 72330 |

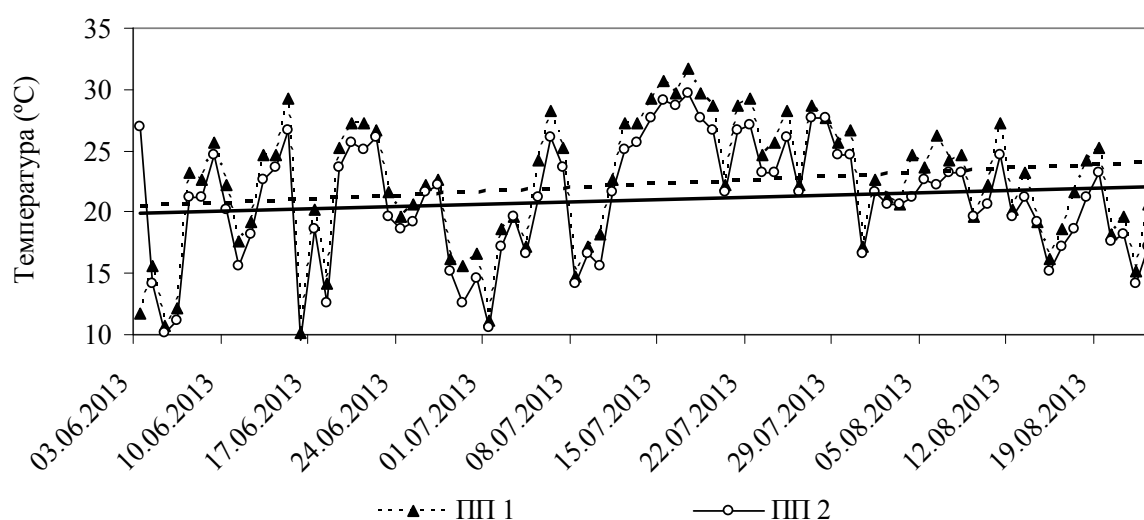


Рис. 3. Температура воздуха на высоте 1.3 м в полностью разрушенном древостое (ПП 1) и древостое со средним уровнем деградации (ПП 2).

Примечание. Использованы показания дневных температур (в 15 часов). Среднее значение температуры (°C) на ПП 1 составило 22.4 ± 5.4 , на ПП 2 – 20.9 ± 4.8 .

в разных насаждениях 2–2.8% освещённости открытого места. Свежий сухостой, на котором почти полностью сохраняется усохшая хвоя, пропускает от 3.0 до 4.2% солнечной радиации. Под старым сухостоем освещённость возрастает: в древостое со средним уровнем деградации (ПП 2) не столь существенно (4.6%), из-за влияния рядом стоящих охвоенных деревьев, в полностью деградированном насаждении (ПП 1) – очень сильно (табл. 3).

В целом в древостоях со средним уровнем деградации до нижних ярусов растительности проникает до 24% солнечной радиации, в древостоях с сильной деградацией – до 32%, а при

полной деградации древостоя – до 41% от освещённости на открытом месте.

Анализ результатов измерений температуры воздуха и температуры поверхности почвы на пробных площадях, резко отличающихся по степени усыхания деревьев, также показал увеличение обоих параметров в полностью деградированном древостое по сравнению с менее нарушенным (рис. 3, 4). Особенно показательно это в отношении температуры поверхности почвы, где при сравнении распределения температур на пробных площадях выявлены достоверные различия с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни ($p < 0,0001$).

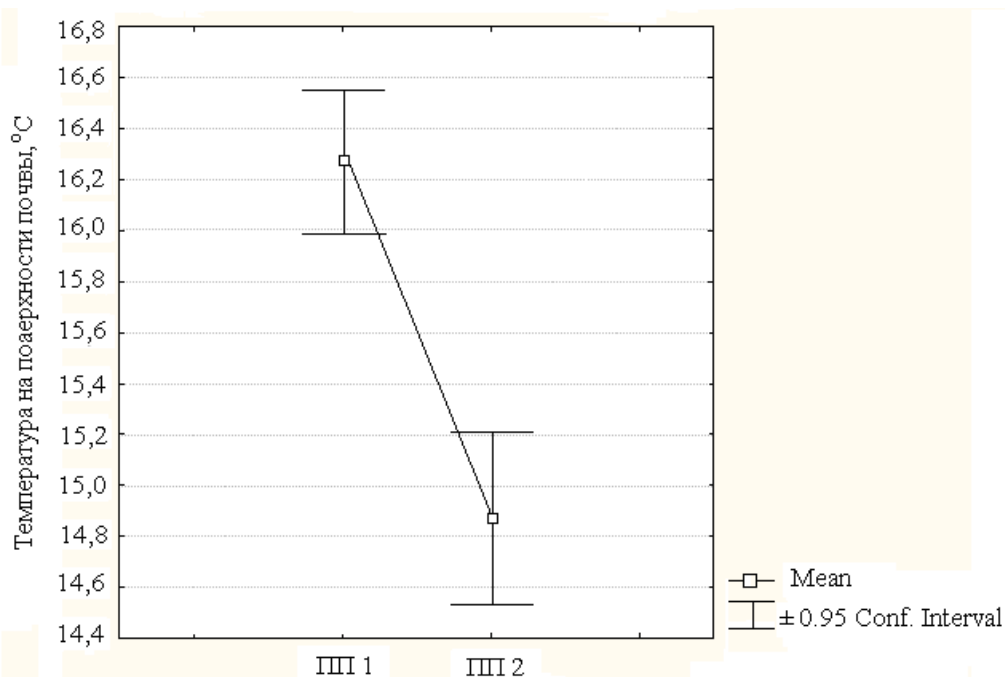


Рис. 4. Различия в температуре поверхности почвы в полностью разрушенном древостое (ПП 1) и древостое со средним уровнем деградации (ПП 2).

3. Состояние естественного возобновления

Трансформация пихтовых лесов из-за вспышки размножения *P. proximus* привела не только к деградации древостоев, но затронула и естественное возобновление, которое на всех пробных площадях в Ларинском лесном массиве представлено почти исключительно пихтой, единично присутствует ель и кедр. Подрост разновозрастный, возраст его варьирует от 1 года до 30 лет, средняя высота – от 0.2 до 3 м. Количество подроста на всех пробных площадях (от 4.7 до 16 тыс. шт./га) в несколько раз больше требуемого минимума для восстановления исходного древостоя (1.5 тыс. шт./га) [Побединский, 1966], даже в полностью деградированном пихтарнике. Однако оценка жизненного состояния молодых растений пихты в повреждённых древостоях приводит к менее оптимистичным выводам.

На состояние подроста в очагах размножения полиграфа уссурийского оказывают влияние многочисленные факторы, действующие в комплексе, как прямо, так и косвенно. С одной стороны, ухудшение жизненного

состояния молодых растений пихты происходит в результате повреждения хвои, перевершинивания, поражения кроны и ствола ржавчинным раком пихты *Melampsorella caryophyllacearum* (DC). J. Schröt., гибели верхушечной почки, а также в результате нападения инвайдера, при котором одновременно под кору вносятся фитопатогенные офиостомовые грибы. Нами неоднократно отмечались погибшие растения подроста со следами поселения *P. proximus*. С другой стороны, состояние подроста определяется уровнем деградации взрослого элемента древостоя, поскольку резкое осветление местообитания из-за распада верхнего яруса неблагоприятно для молодых растений пихты, теневыносливых и адаптированных к развитию под пологом материнского древостоя.

В насаждении с наименее нарушенным древостоем (ПП 2, рис. 5, А) в 2012 г. 60% молодых особей были оценены как здоровые. В виталитетном спектре при наличии подроста всех категорий жизненного состояния погибшие растения составляли 20%. Ослабляющими факторами здесь стали

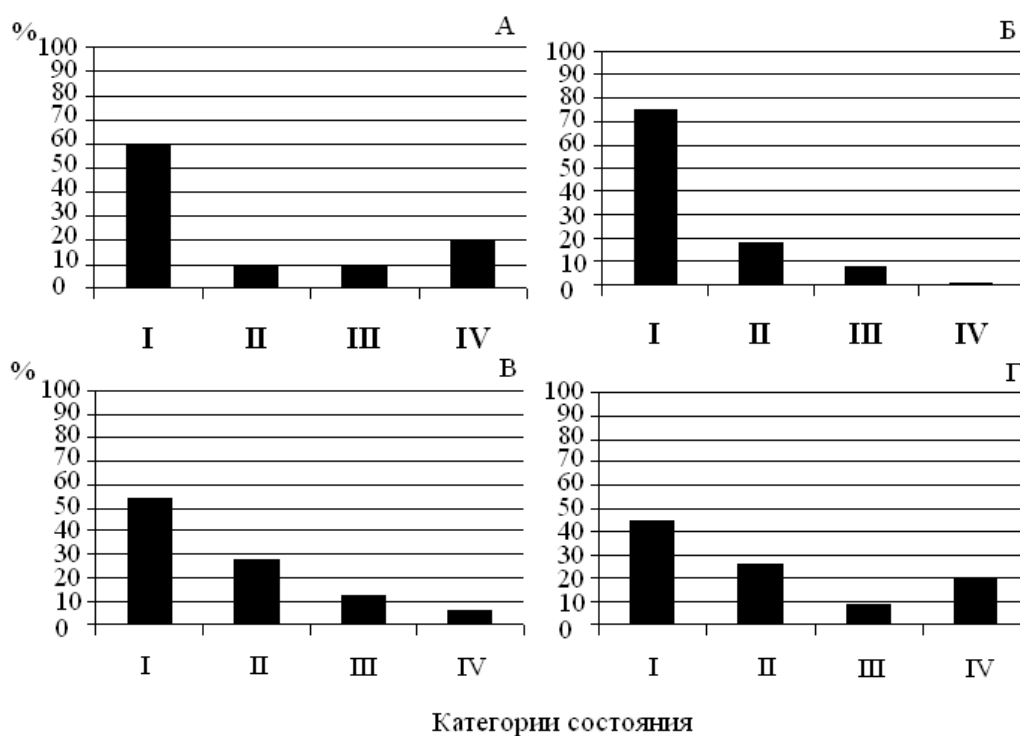


Рис. 5. Виталитетные спектры подростa в пихтовых лесах Ларинского заказника в 2012 г.: А – в древостое со средней степенью дeградации (ПП 2); Б (ПП 3), В (ПП 4) – в древостоях с сильной степенью дeградации; Г – в полностью дeградированном древостое (ПП 1).

усыхание хвои, перевершинивание, ржавчинный рак пихты (ведьмины мётлы, опухоли на стволе и ветвях), гибель верхушечной почки. Ослабления и гибели подростa от полиграфа не наблюдалось.

В насаждениях на ПП 3 и ПП 4 (рис. 5, Б, В), сильнее повреждённых полиграфом, при довольно высокой сомкнутости подростa от 50 до 78% молодых растений пихты в 2012 г. относились к здоровым особям. К I и II категории жизненного состояния были отнесены также ювенильные особи и всходы пихты, присутствие же III и IV категории объясняется сильным угнетением подростa в сообществах, находящихся на стадии развития или количественной спелости. Ослабление жизненного состояния подростa в этих насаждениях произошло в результате гибели верхушечных почек, поражения хвои бурым елово-пихтовым хермесом *Aphrastasia pectinatae* Chol., заражения растений ржавчинным раком пихты с образованием ведьминых мётел.

Влияния полиграфа уссурийского на подрост в этот год не отмечалось.

В полностью дeградированном насаждении (ПП 1) отсутствуют всходы пихты, увеличивается гибель подростa, даже не атакованного полиграфом. В виталитетном спектре (рис. 5, Г) наблюдается значительное смещение в сторону увеличения нежизнеспособных особей (до 20%). Особенностью этого насаждения в 2012 г. был высокий процент атак *P. proximus* на пихтовый подрост (64% растений), что, по-видимому, связано с отсутствием подходящих для заселения взрослых растений пихты в почти полностью освоенном инвайдером древостое. Также здесь наблюдается максимальное количество ослабленных молодых растений с перевершиниванием (59%) и раковыми опухолями стволиков и ветвей (18%).

Повторные наблюдения в Ларинском заказнике в 2013 г. показали высокие темпы изменения жизненного состояния подростa за год в результате

нападения полиграфа – инвайдером было активно атаковано уже более 62% растений пихтового подроста от их общего количества на всех трансектах. При этом в насаждении с полностью деградированным древостоем полиграфом было атаковано 80% особей с высотой от 1.0 м. Усохшие от разных причин растения составили 20%. В сильно нарушенных насаждениях (ПП 3 и ПП 4) атаки полиграфа отмечались в 2013 г. на 62 и 73% молодых растений, соответственно. Гибель подроста составила здесь от 1 до 6%, атакованные экземпляры имели высоту от 0.2 м и выше. В насаждении со средним уровнем деградации (ПП 2) следы попыток поселения короеда были отмечены у 78% особей с высотой от 0.9 м, погибло 22% растений. Несомненно, что после массовой гибели взрослых деревьев пихты инвайдер будет осваивать подходящий для его развития крупный подрост, ещё более усугубляя ситуацию в оккупированных лесах.

В целом, нарушенные пихтовые леса в исследованном нами районе при отсутствии антропогенных воздействий и затухании очага размножения вредителя в дальнейшем могли бы восстановиться. Однако, несмотря на достаточную численность подроста, резкое осветление насаждений приведёт к увеличению периода их восстановления. На выживание самосева и подроста отрицательно влияет уменьшение сомкнутости крон и, соответственно, увеличение густоты травяного покрова, увеличение количества механически повреждённого подроста при массовом разрушении древостоя, снижение иммунитета атакованных короедом и заражённых офиостомовыми грибами молодых особей пихты. С увеличением степени деградации древостоя нападение жуков и вносимые им под кору фитопатогенные грибы становятся основными факторами ослабления подроста пихты.

4. Трансформация напочвенного покрова

Изменение живого напочвенного покрова в Ларинском заказнике изучалось в разнообразных местообитаниях в пихтовых и смешанных темнохвойных лесах с разной долей участия пихты в древостое (от 4 до 10 единиц породного состава). Все исследованные нами насаждения имели высокую полноту (0.9–1.2) и высокую сомкнутость крон (до 0.9), что обуславливает господство в таких фитоценозах сциофильных (тенелюбивых) видов. До начала инвазии полиграфа уссурийского в чистых пихтарниках района исследований, по-видимому, был развит в основном мелкотравный и мелкотравно-зеленомошный напочвенный покров. Такие леса нередко встречаются в подзоне южной тайги на склоновых участках [Горожанкина, Константинов, 1978] – в преобладающем ландшафте района исследований. В настоящее время на территории заказника нет темнохвойных насаждений, в которых бы отсутствовало влияние инвайдера, но в то же время сохранились небольшие участки леса с практически нетрансформированным напочвенным покровом. Эти участки, расположенные за пределами пробных площадей, были исследованы в качестве условно ненарушенных.

Анализ видового состава и структуры растительности на таких участках показал, что, несмотря на воздействие инвайдера, приводящее к частичному усыханию деревьев верхнего яруса и изреживанию материнского полога, наличие в местообитаниях густого (до 65% площади фитоценозов) и относительно высокого подроста пихты обеспечивает сохранение мелкотравно-зеленомошного напочвенного покрова. Такие пихтовые редины (сомкнутостью крон 0.3–0.4) приурочены к склонам 7–15°, а в их напочвенном покрове абсолютно преобладает тенелюбивая кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) и до

половины площади фитоценоза занято зелёными мхами. Влияние полиграфа уссурийского в таких растительных сообществах проявляется только в увеличении густоты травяного яруса (проективное покрытие около 65%), в котором виды крупнотравья и крупные папоротники представлены единично.

Близкими по напочвенному покрову к нетрансформированным пихтарникам оказались и смешанные пихтово-еловые мелкотравно-зеленомошные леса с кедром и сосной, также приуроченные к склоновым поверхностям. Хотя пихта здесь из-за атак *P. proximus* находится в ослабленном состоянии, сохранению состава и структуры подчинённых ярусов способствует высокое затенение от елового компонента древостоя, не повреждаемого полиграфом. Здесь, как и в описанных выше растительных сообществах, абсолютным доминантом травяного покрова является кислица обыкновенная, но моховой покров более густой (до 85%).

Характерными чертами описанных выше темнохвойных лесов являются невысокое обилие ассектаторов травяного яруса (в основном сциофилов), суммарное проективное покрытие которых обычно не превышает 15% от площади фитоценоза, а также формирование более или менее сомкнутого мохового покрова из гилокомиума блестящего (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.), сциурогипнума вздутоножкового (*Sciurohypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov et Huttunen), ритидиладельфуса трёхгранного (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) и плагиомниума эллиптического (*Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.Kop.).

Появление полиграфа уссурийского и вспышка его массового размножения вызвали существенную перестройку подчинённых ярусов лесных сообществ в результате прогрессирующего усыхания деревьев и, соответственно, более или менее резкого изменения уровня освещённости местообитаний. В пихтарниках освещённость является

одним из наиболее важных факторов, обуславливающих формирование и территориальное размещение различных синузий напочвенного покрова (мелкотравной, мелкотравно-гилокомиевой, разнотравной и др.) [Горожанкина, Константинов, 1978]. Снижение сомкнутости крон и увеличение площади окон в древесном пологе, связанное с повышением прозрачности крон пихт и постепенным переходом их в сухостой и валеж, приводит к изменению состава и структуры растительных сообществ в очагах массового размножения *P. proximus*.

Вместе с тем, несмотря на трансформацию растительного покрова Ларинского заказника в ходе инвазии полиграфа уссурийского, в нём до настоящего времени сохраняются черты, характерные для мелкотравных и мелкотравно-зеленомошных пихтовых лесов южной тайги. Кислица обыкновенная занимает доминирующее положение не только в мало нарушенных фитоценозах, но и в насаждениях с погибшим древостоем. В подлеске константными видами, присутствующими во всех геоботанических описаниях растительных сообществ с участием пихты, оказались волчье лыко (*Daphne mezereum* L.) и бузина сибирская (*Sambucus sibirica* Nakai), устойчиво связанные на равнине с пихтовой формацией [Горожанкина, Константинов, 1978], а также рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.). В напочвенном покрове на всех стадиях зоогенной деградации насаждений сохраняется сциофильное таёжное мелкотравье – майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) Schmidt), цирцея альпийская (*Circaea alpina* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), голокучник трёхраздельный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.) и другие, а среди напочвенных моховидных – ритидиладельфус трёхгранный и сциурогипнум вздутоножковый.

Степень трансформации живого напочвенного покрова и подлеска под влиянием инвазии *P. proximus* в пихтарниках зависит от степени деградации древесного полога. В древостоях со средней степенью деградации (ПП 2) мелкотравный напочвенный покров меняется на низкотравный. Здесь увеличилась густота травяного яруса (проективное покрытие возросло до 75–80%), в котором, наряду с господством видов таёжного мелкотравья (в основном кислицы обыкновенной), до четверти площади фитоценоза занимают осочка большехвостая (*Carex macroura* Meish.) и виды разнотравья, такие как костяника (*Rubus saxatilis* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), круциата Крылова (*Cruciata krylovii* (Иjin) Pobed.), подмаренник северный (*Galium boreale* L.), фиалка одноцветковая (*Viola uniflora* L.) и другие. Постоянно, хоть и в совсем небольшом обилии, по небольшим окнам встречаются крупные папоротники, в основном виды из рода *Dryopteris* Adans. и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth), а также элементы крупнотравья – борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle), василистник малый (*Thalictrum minus* L.) и другие. Моховой покров из-за увеличения густоты травостоя изреживается, его проективное покрытие не превышает 15–20%.

Дальнейшая деградация древостоя (ПП 4) приводит к формированию разнотравных пихтарников, в которых доминирующая роль переходит к сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) и звездчатке Бунге (*Stellaria bungeana* Fenzl). Характерной чертой этих фитоценозов является формирование густого многовидового травяного покрова (проективное покрытие 75–95%) и, соответственно, резкое снижение обилия мхов (не более 15%). В то же время наблюдается слабо выраженная мозаичность напочвенного покрова, когда в подкромовых парцеллах здоровых и ослабленных пихт увеличивается обилие

Sciurohypnum oedipodium, изреживается травостой, в котором становится больше таёжного мелкотравья и меньше разнотравья, а по небольшим окнам появляются пятна крупных папоротников (в основном *Dryopteris expansa* (Presl) Fraser-Jenkins & Jermy).

Наибольшая степень трансформации пихтовых древостоев с почти полным отсутствием древесного полога из-за абсолютного преобладания сухостоя (ПП 1) сопровождается формированием разнотравных, крупнопоротниково-разнотравных и сорнотравных фитоценозов. Характерной особенностью таких растительных сообществ является резкое увеличение обилия крупных папоротников (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Fuchs, *D. expansa*, *Athyrium filix-femina*), разнотравья (*Aegopodium podagraria*, *Impatiens noli-tangere* L. и других), крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.), а также формирование 2–3-ярусного травостоя, в котором таёжное мелкотравье сохраняется в нижнем ярусе. При этом крупнопоротниково-ые, крупнопоротниково-разнотравные, разнотравные, сорнотравные (крапивные) мозаики занимают не только осветлённые участки, но и подкромовые. Нередко сильное осветление приводит к появлению довольно густых зарослей малины (*Rubus idaeus* L.) и формированию закустаренных вариантов этих фитоценозов.

Несколько особняком стоят фитоценозы со смешанным древостоем из ели, пихты, кедра, сосны с примесью берёзы (ПП 3) и низкотравным напочвенным покровом, в котором высока роль трав при сравнительно низком обилии мхов. Изменения в живом напочвенном покрове растительных сообществ пока незначительны, а влияние полиграфа уссурийского, связанное с сильным ослаблением пихты, проявляется в основном в формировании довольно крупных пятен малины и увеличении обилия видов разнотравья и крупнотравья под сильно ослабленными и усыхающими деревьями.

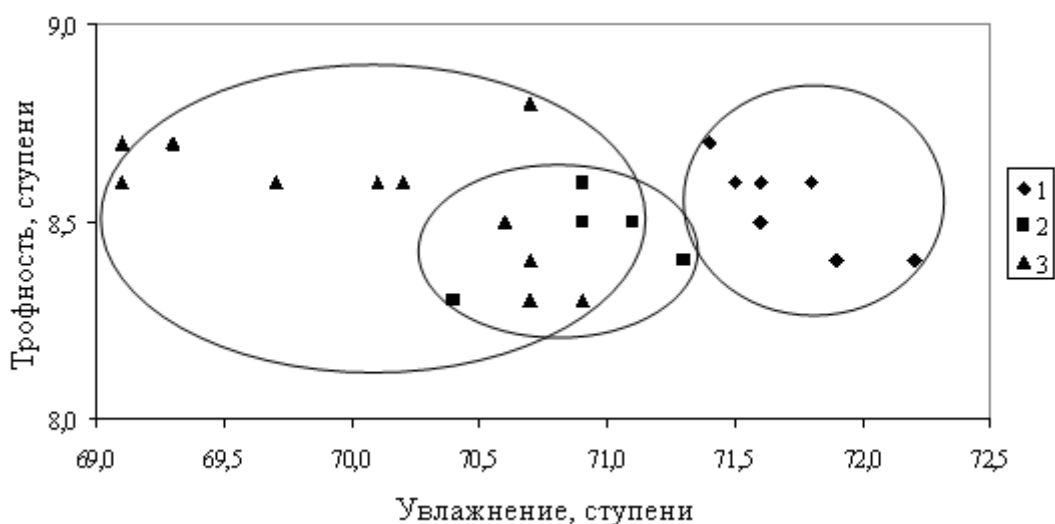


Рис. 6. Ординация пихтовых лесов в очагах массового размножения полиграфа уссурийского в системе экологических координат «увлажнение» – «трофность местообитаний» по Л.Г. Раменскому.

Условные обозначения: 1 – полная деградация древостоя (ПП 1); 2 – сильная деградация древостоя (ПП 4); 3 – средняя деградация древостоя (ПП 2).

Для выявления экологической приуроченности поражённых полиграфом пихтарников Ларинского заказника была проведена ординация исследованных насаждений в системе экологических координат «увлажнение» – «трофность» с использованием стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского. В целом, узкая экологическая амплитуда пихты, особенно резко ограниченная по трофности местообитаний, обуславливает сравнительно узкий эдафо-климатический ареал пихтовых лесов, поскольку из темнохвойных пород она предъявляет самые высокие требования к почвенному плодородию и доминирует лишь в небольшом диапазоне климатических условий [Горожанкина, Константинов, 1978; Коропачинский, Встовская, 2002]. Полученные нами данные (рис. 6) хорошо с этим согласуются. Все исследованные нами насаждения в зависимости от степени трансформации исходных лесных экосистем под влиянием вспышки размножения уссурийского полиграфа оказались в небольшом диапазоне местообитаний: по богатству почв – в пределах 1 степени, а по увлажнению – 3.5

степеней экофактора. Все эти экотопы в целом соответствуют экологическому оптимуму эдификатора растительных сообществ – пихты сибирской, при этом ординация в системе экологических координат позволила выявить тенденцию к усилению деградации повреждённых полиграфом фитоценозов в более влажных местообитаниях.

5. Влияние инвазии полиграфа уссурийского на ксилофильную энтомофауну

Существенным экологическим эффектом инвазии *P. proximus* в сибирские леса является снижение видового разнообразия аборигенной ксилофильной энтомофауны и изменение структуры доминирования в энтомокомплексах повреждённых древостоев [Керчев, Кривец, 2012].

В качестве типичных обитателей пихтовых лесов в Томской области ранее указывались 27 видов стволовых дендрофагов, в том числе 8 видов короедов (Scolytidae), 10 видов усачей (Cerambycidae), 3 вида златок (Buprestidae), 4 вида рогохвостов (Siricidae), по одному виду тенелюбов (Melandryidae) и сверлил

Таблица 4. Встречаемость основных видов стволовых дендрофагов в повреждённых пихтовых древостоях Ларинского заказника (ПП 1).

| Количество заселённых и отработанных стволовыми насекомыми деревьев пихты в насаждении, % | В том числе | | |
|---|------------------------|------------------------|-------------------------|
| | уссурийским полиграфом | чёрным пихтовым усачом | совместно обоими видами |
| 94.8 | 28.3 | 6.5 | 65.2 |

(Lymexylonidae) [Киселёва, 1952; Криволицкая, 1965; Строганова, 1968].

В очагах инвазии в Ларинском заказнике на пихте, помимо полиграфа уссурийского, ставшего основным её кормобионтом, было выявлено 17 местных видов стволовых дендрофагов. Из короедов это лубоед пальцеходный *Xylechinus pilosus* (Ratz.), древесинник полосатый *Trypodendron lineatum* (Oliv.), лубоед фиолетовый *Hylurgops palliatus* (Gyll.), гравер обыкновенный *Pityogenes chalcographus* (L.), короед шестизубчатый *Ips sexdentatus* (Boern.), короед-типограф *I. typographus* (L.), короед-крошка сосновый *Crypturgus cinereus* Hbst. Из усачей – усач чёрный пихтовый *Monochamus urussovi* (Fisch.), усач чёрный бархатнопятнистый *M. saltuarius* Gebl., дровосек блестящегрудый *Tetropium castaneum* (L.), рагий ребристый *Rhagium inquisitor* (L.). В очагах *P. proximus* встречаются 4 вида рогахвостов: синий *Sirex juvencus* L., фиолетовый *S. noctilio* F., чёрно-синий *S. ermak* Sem. и чёрный *Xeris spectrum* L., долгоносик *Hylobius excavatus* (Laich.) Довольно часто отмечался на коре отработанных полиграфом деревьев тенелюб *Serropalpus barbatus* (Schall.).

Анализ модельных деревьев показал, что *P. proximus* является абсолютным доминантом в исследованных пихтовых насаждениях. Численность заселившихся жуков этого вида достигает здесь 15 тыс. шт./дерево, при плотности поселения до 7 семей/дм². Большинство же местных видов стволовых насекомых имеют очень низкую встречаемость и численность. Постоянно встречающимися видами в очагах полиграфа являются лишь

Monochamus urussovi, *Tetropium castaneum*, *Trypodendron lineatum*, *Sirex noctilio* и *Xeris spectrum*. Последние три вида, развивающиеся исключительно в древесине, не являются конкурентами инвайдера и, по-видимому, находятся с ним в нейтральных взаимоотношениях, совместно заселяя разные части уже ослабленного по разным причинам дерева, либо осваивают его вслед за полиграфом.

Наибольший интерес в связи с инвазией уссурийского полиграфа представляют его взаимоотношения со стволовыми консументами пихты сибирской, способными заселять ослабленные деревья и питаться живым лубом, то есть занимающими сходную с инвайдером экологическую нишу, – усачом *M. urussovi* и лубоедом *X. pilosus*.

M. urussovi в Ларинском заказнике оказался вторым по встречаемости среди стволовых дендрофагов после полиграфа уссурийского (табл. 4), однако сильно уступающим ему по численности. Участие усача в отработке деревьев пихты в повреждённых уссурийским полиграфом исследованных насаждениях Ларинского заказника крайне мало, максимальная плотность поселения его личинок составляла всего 0.09 шт./дм².

Лубоед пальцеходный *X. pilosus*, отмечаемый раньше как один из наиболее массовых видов стволовых насекомых на пихте в темнохвойных лесах Западной Сибири [Криволицкая, 1965], обнаруживался в древостоях Ларинского заказника, повреждённых полиграфом уссурийским, крайне редко, главным образом, по следам на старом валеже.

Низкая численность потенциальных конкурентов свидетельствует об их вытеснении агрессивным инвайдером, способным атаковать здоровые деревья, переносить при этом фитопатогенные офиостомовые грибы, раньше других видов весной заселять пригодные микростации на дереве, быстрее завершать развитие и увеличивать численность за счёт частичного или полного формирования второго поколения в сезоне.

Заключение

Проведённые комплексные исследования биоты лесных экосистем в Ларинском очаге инвазии полиграфа уссурийского позволили убедительно продемонстрировать его влияние на состояние различных компонентов аборигенных сообществ и их сопряжённые трансформации.

В очагах массового размножения *P. proximus* наблюдается катастрофическое необратимое изменение породной и виталитетной структуры древостоев, связанное с ослаблением и гибелью деревьев; пихта сибирская выпадает из насаждений тем быстрее, чем более однороден исходный их состав.

Изреживание насаждений приводит к изменению их микроклимата, что трансформирует условия жизни для нижних ярусов растительности, а также их животных обитателей (последнее требует специальных исследований).

На пихтовый подрост полиграф оказывает как прямое воздействие при атаках на молодые растения и внос под кору фитопатогенных грибов, ослабляющих растение, так и косвенное – через изменение микроклиматических условий экотопов. Жизненное состояние подростка в очагах размножения *P. proximus* напрямую определяется уровнем деградации древостоя. В полностью деградированных насаждениях отсутствуют всходы пихты, гибель подростка достигает 40%, что создаёт предпосылки для смены в

будущем темнохвойных насаждений мелколиственными лесами.

Значительные изменения наблюдаются в живом напочвенном покрове. В пихтарниках со слабо нарушенным древостоем ещё сохраняются фитоценозы с господством видов таёжного мелкотравья. По мере усиления влияния инвайдера на древостой и снижения сомкнутости крон в растительных сообществах увеличивается доля участия разнотравья и крупнотравья. При наибольшей степени деградации пихтовых древостоев, когда в них абсолютно преобладает сухостой, формируются разнотравные и папоротниково-разнотравные фитоценозы с густыми кустарниковыми зарослями по осветлённым участкам и около погибших деревьев, что негативно влияет на естественное возобновление пихты.

В очагах массового размножения *P. proximus* в Томской области на треть снижено количество видов – типичных местных обитателей пихтовых лесов. Большинство аборигенных видов стволовых насекомых имеют очень низкую встречаемость и численность. Из насаждений вытесняется лубоед пальцеходный – один из самых массовых видов короедов, развивающихся на пихте. Способность конкурировать с агрессивным пришельцем в какой-то степени ещё сохраняет типичный доминант нарушенных сибирских пихтовых лесов – усач чёрный пихтовый, однако и он в чистых пихтовых насаждениях полностью уступает инвайдеру свою исключительную роль в освоении деревьев.

Таким образом, полиграф уссурийский, оказывая влияние на различные компоненты биогеоценоза, вызывает в нём существенные качественные и количественные перестройки, являясь в районах инвазии важным фактором современных зоогенных сукцессий сибирских таёжных экосистем.

Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-00801-а.

Литература

- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 352 с.
- Баранчиков Ю.Н. Козволюционные аспекты инвазивности лесных дендрофильных насекомых // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 30–39.
- Баранчиков Ю.Н. Инвазии дендрофильных насекомых – источник хозяйственных проблем и полигон для эколого-эволюционных исследований // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 6–11.
- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // В сб.: Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», 2010. Вып. 14. Т. 1. 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. // В сб.: Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», 2011а. Вып. 15. Т. 1. 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. Вып. 4. С. 78–81.
- Гниненко Ю.И. Новые инвазивные дендрофильные организмы – возрастающее значение для лесов страны // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 12–15.
- Гниненко Ю.И., Ключкин М.С. Уссурийский короед на территории России // Защита и карантин растений. 2011. № 11. С. 32–33.
- Горожанкина С. М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1978. 190 с.
- Демидко Д.А. Датировка инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на территорию Томской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 225–234.
- Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 263 с.
- Катаев О.А., Поповичев Б.Г. Лесопатологические обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях: Учебное пособие. СПб.: ЛТА, 2001. 72 с.
- Керчев И.А., Кривец С.А. Состав и численность обитающих совместно с уссурийским полиграфом ксилофильных консортов пихты сибирской в Томской области // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 57–59.
- Киселёва Е.Ф. Обзор вредных насекомых Томской области и меры борьбы с ними // Труды Томского университета. 1952. Т. 118. С. 47–60.
- Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., Захарова В.И., Гоголева П.А., Миронова С.И. Экологическая оценка флоры и растительности Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 108 с.

- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 708 с.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1976. Т. V. 320 с.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М. Оценка жизненного состояния пихты сибирской в очагах массового размножения уссурийского полиграфа // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 60–64.
- Кривец С.А., Керчев И.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области // В сб.: Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью. Мат. VII междунар. научн. конгресса «ГЕО-Сибирь». Новосибирск: СГГА, 2011. Т. 3. Ч. 2. С. 211–215.
- Криволицкая Г.О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири, повреждённых сибирским шелкопрядом. Л.: Наука, 1965. 125 с.
- Криволицкая Г.О. Сем. Scolytidae – короеды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. III. Жесткокрылые, или жуки / Под общ. ред. П.А. Лера. Владивосток, 1996. С. 312–373.
- Лойко С.В., Герасько Л.И., Куликова О.Р. Сукцессии растительности на дерново-подзолистых почвах подтайги Томь-Яйского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 4. С. 32–40.
- Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Строганова В.К. Рогохвосты Сибири. Новосибирск: Изд-во Наука Сиб. отделение, 1968. 147 с.
- Чмыр А.Ф., Маркова Н.А., Сенов С.Н. Методология лесоводственных исследований: Учебное пособие. СПб.: ЛТА, 2001. 96 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 230 с.
- Baranchikov Yu., Pashenova N., Petko V. United they stand: invasive association of four-eyed fir bark beetle and ophiostomal fungus destroy fir taiga forest in Siberia // 3rd meeting of IUFRO Working Unit 7.03.12 “Alien invasive species and international trade”. Tokyo, June 10–16, 2012. P. 04.
- Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species / Ed. D. Pimentel. CRC Press, Boca Raton, Fl., 2002. 384 p.
- Kenis M., Auger-Rosenberg M.-A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M.J.W., Setelle J., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Ecological effects of invasive alien insects // Biological Invasions. 2008. 11. N 1. P. 21–45.
- Kenis M., Péré C. Ecological impact of invasive forest insects // IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop. Gmunden, Austria. 2006. P. 158–162.
- Lovett G.M., Canham C.D., Arthur M.A., Weathers K.C., Fitzhugh R.D. Forest ecosystems responses to exotic pests and pathogens in eastern North America // Bioscience. 2006. 56. P. 395–405.
- Lovett G.M., Christenson L.M., Groffman P.M., Jones C.G., Hart J.E., Mitchell M.J. Insect defoliating and nitrogen cycling in forests // Bioscience. 2002. 52. P. 335–341.

Moser K.W., Barnard E.L., Billings R.F., Crocker S.J., Dix M.E., Gray A.N., Ice G.G., Kim M.-S., Reid R., Rodman S.U., McWilliams W.H. Impacts of nonnative species on US forests and recommendations for policy and management // *Journal of Forestry*. September 2009. P. 320–327.

Økland B., Erbilgin N., Scarpaas O., Christiansen E., Långström B. Inter-species interactions and ecosystems effects

of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles // *Biological Invasions*. 2011. 13. P. 1151–1164.

Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Dane Panetta F., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and distributions*. 2000. 6. N 2. P. 93–107.

**TRANSFORMATION OF TAIGA ECOSYSTEMS IN
WESTERN SIBERIA IN INVASION FOCUS OF FOUR-
EYED FIR BARK BEETLE *POLYGRAPHUS PROXIMUS*
BLANDFORD (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE,
SCOLYTINAE)**

**© 2015 Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A.,
Pats E.N., Chernova N.A.**

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Ac. Sc., Sib. Br.,
634021 Tomsk, Akademicheskoy Av., 10/3; krivec@inbox.ru

The role of *Polygraphus proximus* Blandf., an invasive beetle of the Far Eastern origin, in the transformation of taiga ecosystems of Western Siberia was evaluated. It is shown that at present time this species is one of the main factors of degradation of the Siberian fir forests and various changes in their ecosystems. The consequences of invader outbreaks in fir forests of the region are the massive mortality of forest stands, reduction in the number and deterioration in the vitality of fir saplings, significant changes in the species composition and structure of the living ground cover and xylophilous insect fauna.

Key words: *Polygraphus proximus*, invasive focus, transformation of ecosystems, Western Siberia.