

ФАКТОРЫ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ ПОЯВЛЕНИЮ ОЧАГОВ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СОЮЗНОГО КОРОЕДА *IPS AMITINUS* (EICHHOFF) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

© 2024 Демидко Д.А.^{1,2,3 *}, Керчев И.А.^{4 **}, Бисирова Э.М.^{4,5 ***}, Кулаков С.С.^{1 ****},
Смирнов Н.А.^{4 *****}, Чернова Н.А.^{4 *****}

¹ ФГБОУ ВО Сибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева,
Красноярск 660037, Россия

² Институт леса им. В.Н. Сукачева КНЦ СО РАН, Красноярск 660036, Россия

³ ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск 634050, Россия

⁴ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск 634055, Россия

⁵ Томский филиал Всероссийского центра карантина растений, Томск 634021, Россия

e-mail: *sawer_beetle@mail.ru, **ikea86@mail.ru, ***bissirovaem@mail.ru, ****muscul-kul@yandex.ru,
*****niknov918@gmail.com, *****naitina79@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2024. После доработки 01.01.2025. Принята к публикации 30.01.2025

Исследовано влияние условий местообитания на популяции инвазивного союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) в припоселковых кедровниках Томской области и на жизненное состояние деревьев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour в очагах его массового размножения. На 11 пробных площадях были оценены плотность поселения (семей дм⁻²) союзного короеда и доля повреждённых им деревьев, жизненное состояние кедра, таксационные характеристики древостоев, определена поражённость кедра гнилевыми и раковыми заболеваниями, методами геоботаники дана оценка богатству и увлажнённости почвы, дендрохронологическими методами оценено влияние на кедр погодных условий. С помощью анализа главных компонент для смешанных данных установлена структура связей между признаками лесных сообществ, а с использованием линейного регрессионного анализа и анализа моделей со смешанными эффектами эти связи были описаны количественно. В результате показано, что в очагах массового размножения союзного короеда параллельно развивается несколько процессов, влияющих на состояние популяций *I. amitinus* и его кормовой породы. Долговременное снижение устойчивости древостоев, связанное с их старением и усугублённое бедностью почвы, приводит к возрастанию как доли деревьев с поселениями союзного короеда, так и их плотности его поселения. Возрастает плотность поселения также в результате кратковременных стрессов, связанных с малым количеством осадков в начале вегетационного периода, и в древостоях с высокой дисперсией высот кедра, что создаёт большое количество благоприятных для светлюбивого союзного короеда хорошо освещённых микростадий. Доля деревьев с поселениями *I. amitinus* положительно связана с объёмом его кормовой базы, выраженной через биомассу (м³ га⁻¹) кедра. Анализ особенностей таёжных кедровников, выполненный по литературным данным, позволяет предполагать, что масштабные массовые размножения в них союзного короеда маловероятны. Они значительно отличаются по таксационным и почвенным характеристикам от антропогенно-изменённых припоселковых кедровников в неблагоприятную для *I. amitinus* сторону. Наиболее подходящие условия для формирования очагов его массового размножения в естественных условиях сформированы в редко встречающихся разновозрастных перестойных кедровых древостоях южной и средней тайги на умеренно или недостаточно увлажнённых почвах, длительное время не подвергавшихся сильным нарушениям. Исключения представляют древостои, подвергшиеся сильным стрессам, таким как дефолиация сибирским шелкопрядом или устойчивый низовой пожар, рядом с которыми могут образовываться миграционные очаги союзного короеда.

Ключевые слова: союзный короед, кедр сибирский, экологические условия, массовые размножения, жизненное состояние, популяционные характеристики, припоселковые кедровники, тайга.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-036-059

Введение

Из чужеродных лесных фитофагов наибольшая вероятность нанесения ущерба во вторичном ареале отмечена для ксилофагов [Aukema et al., 2011]. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) хорошо иллюстрирует эту закономерность. Этот вид, изначально распространённый в центрально-европейских горных хвойных лесах, к настоящему времени широко распространился за его пределы [Jeger et al., 2017]. В Европе как в первичном ареале, так и вне его союзный короед практически не наносил заметного ущерба лесам. Единственный известный нам по литературным данным очаг его массового размножения в насаждениях кедра европейского *Pinus cembra* L. имел площадь лишь 25 га [Jurc, Vojovic, 2006]. На северо-западе Европейской части России *I. amitinus* распространился во второй половине XX – начале XXI в. естественным путём и заметного влияния на местные экосистемы не оказал [Mandelstam, Selikhovkin, 2020; Økland et al., 2019].

Восточнее Урала союзный короед впервые был найден в 2019 г. на юго-востоке Западной Сибири. В отличие от Европы здесь он вызвал массовую гибель близко родственному *P. cembra* кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) [Kerchev et al., 2019]. Значительное (почти 4 тыс. км) расстояние места этой находки от западной части ареала делает наиболее вероятным его завоз в Сибирь с изделиями из древесины [Musolin et al., 2022]. Уточнение распространённости здесь *I. amitinus* показало наличие его очагов массового размножения в северной части Кемеровской области, прилегающей к Транссибирской магистрали – предположительному коридору для проникновения сюда этого инвайдера – и смежных с ней районах юга Томской области [Kerchev et al., 2021]. Общая площадь его очагов на момент проведения нашего исследования превышала 3 тыс. га (данные Томского центра защиты леса).

Отдельный повод для беспокойства представляет хорошо известная особенность динамики ущерба, наносимого инвайдерами. В первые годы инвазии, т.е. в период адаптации к новым условиям, чужеродные виды, особенно

скрытноживущие, не оказывают ощутимого воздействия на аборигенные экосистемы. Однако в случае успешного прохождения адаптации и благоприятствующих условий среды весьма вероятен подъём численности выше порога вредоносности [Zhan et al., 2023]. Вероятность подобного сценария ещё более высока при воздействии на экосистемы других негативных факторов, снижающих их устойчивость. В итоге значительность ущерба, причиняемого видом-вселенцем, увеличивается ещё больше, и, как правило, происходит быстрое расширение его вторичного ареала в целом и площади, на которой он может считаться опасным для местных сообществ [Bergman, 1986].

Ощутимый вред от союзного короеда в Сибири на данный момент отмечается только в припоселковых кедровниках [Kerchev et al., 2021]. Эти насаждения отличаются от естественных таёжных лесов с преобладанием кедра сибирского как историей своего развития (они сформированы при участии человека), так и таксационными характеристиками. Для припоселковых кедровников характерны, в частности, относительно низкие полноты и повышенные характеристики производительности: более высокие запасы древесины, диаметр ствола и объём кроны и т.д. [Данченко, Бех, 2010]. В то же время они в значительной степени затронуты процессами деградации [Дюкарев и др., 2009].

Успех лесозащитных мероприятий во многом определяется эффективным прогнозированием роста численности вредителей и своевременным обнаружением очагов их массового размножения [Исаев и др., 1984]. С этой точки зрения важно заранее оценить способность *I. amitinus* наносить ущерб при дальнейшем расширении его ареала на территорию с преобладанием кедровых лесов таёжного типа. Однако значительные различия между припоселковыми кедровниками, где союзный короед ведёт себя как агрессивный ксилофаг, и естественными кедровыми лесами затрудняют прогноз ущерба, который этот инвайдер способен причинить при дальнейшем расширении его вторичного ареала в Сибири. В данной работе мы попытались ответить на два вопроса: 1) какие характеристики лесного сообщества благоприятствуют

появлению очагов массового размножения союзного короеда в припоселковых кедровниках Западной Сибири и 2) насколько в таёжных кедровых древостоях распространены насаждения с аналогичными припоселковым кедровникам характеристиками, уязвимые перед повреждением *I. amitinus*?

Материалы и методы

Регион исследования, пробные площади и их описание. Исследованные древостои находятся в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины в пределах подтаёжной зоны. Два из них расположены в междуречье рек Обь и Томь, остальные – в междуречье рек Томь и Яя. Рельеф равнинный, с абсолютными высотами 100–250 м над уровнем моря. [Евсеева, 2001]. Климат континентальный [Алпатьев и др., 1976], холодный, без сухого сезона и с холодным летом (Dfc) [Peel et al., 2007]. Административно регион исследования относится к Томскому району Томской области (рис. 1).

Полевые исследования были проведены в 2021 году. Перед началом работ в припоселковых кедровниках было проведено предварительное обследование. По его результатам были намечены участки площадью 0.2–1 га (табл. 1) со сформировавшимися популяциями *I. amitinus* и максимально контрастными условиями среды. Таксационные характеристики некоторых из этих участков были описаны ранее [Кривец и др., 2008], другие древостои были изучены впервые.

В основном исследованные кедровники относятся к разнотравному типу леса, характерному для зон южной тайги и мелколиственных лесов. Основным отличием таких лесных экосистем является высокое флористическое разнообразие сообществ (видовая насыщенность составляет в среднем 63 вида высших растений на 400 м²). Значительно реже здесь встречаются мелкотравные кедровники, также отличающиеся повышенным видовым разнообразием травяного покрова и подлеска. На месте насаждений с

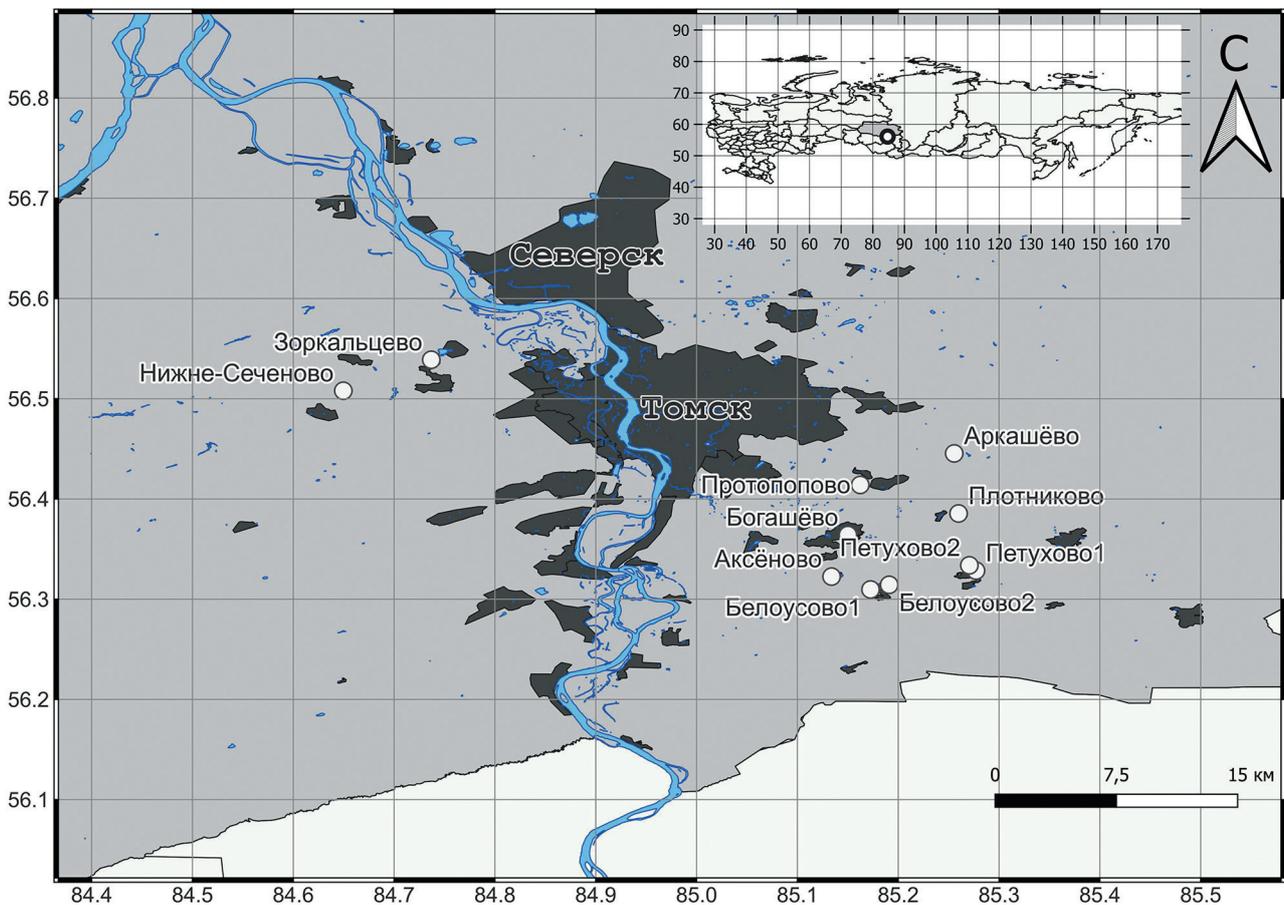


Рис. 1. Регион исследования (круглый маркер на врезке) и положение пробных площадей: светло-серым цветом залита территория Томской области; тёмно-серым – населённые пункты. Карта подготовлена в программе QGIS.

Таблица 1. Координаты исследованных пробных площадей

Пробная площадь	Широта	Долгота
Протопопово	56.414	85.162
Белоусово1	56.310	85.173
Зоркальцево	56.539	84.737
Плотниково	56.386	85.260
Аксёново	56.322	85.134
Богашёво	56.364	85.150
Лучаново	56.333	85.046
Белоусово2	56.314	85.191
Нижне-Сеченово	56.508	84.650
Аркашёво	56.445	85.256
Петухово1	56.328	85.277
Петухово2	56.334	85.271

абсолютным преобладанием сухостоя сформировались крапивные фитоценозы. К небольшим автономным болотным массивам приурочены травяно-моховые кедровники.

Популяционные характеристики союзного короёда. На каждой пробной площади проводили пересчёт деревьев *P. sibirica*, заселённых и незаселённых *I. amitinus*, и отбирали отрезки его ветвей с поселениями короёда, поднимаясь в крону. На основе полученных данных рассчитывали следующие популяционные характеристики: доля деревьев (%) со следами поселения этого вида, плотность поселения – отдельно количество семей и жуков родительского поколения на дм^2 боковой поверхности луба, средняя длина маточных ходов (см).

Таксационные характеристики и жизненное состояние изученных древостоев. Для всех деревьев отмечали породу и диаметр ствола на высоте 1.3 м. Для всех деревьев кедров сибирского оценивали категорию состояния (от I – здоровые деревья до VI – старый сухостой) [Алексеев, 1989; Демидко, 2003]. Высоту на каждой пробной площади измеряли у 40–50% деревьев кедров. На основе измерений рассчитывали запас стволовой древесины всех пород на 1 га и долю в нём кедров сибирского, средний возраст, диаметр и высоту *P. sibirica*, а также их стандартные отклонения. Кроме того, вычисляли полноту древостоя.

Фитопатологические характеристики изученных древостоев. Количественное измерение влияния отдельных видов возбудителей болезней деревьев на состояние дре-

востоя крайне трудоёмко. Поэтому их связь с ослаблением древостоя оценивали по присутствию их плодовых тел. При обследовании пробных площадей были обнаружены плодовые тела следующих видов фитопатогенов кедров сибирского: трутовики Швейница (*Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.), розовый (*Fomitopsis rosea* (Alb. et Schwein.) P. Karst), серно-жёлтый (*Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill), заборный (*Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst.), сосновая (*Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst.), корневая (*Heterobasidion annosum* s. str.), еловая (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk) губки, опёнок (*Armillaria* spp.) и нектрия (*Nectria* sp.), а также некрозы неясной этиологии.

В качестве одного из факторов ослабления припоселковых кедровников рассматривают комлевую гниль [Дюкарев и др., 2009], которая может быть вызвана рядом перечисленных выше патогенов. Развитие комлевой гнили оценивали как занимаемую ей долю площади поперечного сечения ствола:

$$rot = \pi r_{tree}^2 / \pi r_{rot}^2,$$

где rot – занимаемая гнилью доля, r_{tree} – радиус ствола, r_{rot} – радиус гнили, определённый как разность между протяжённостью части керна без признаков гнили и r_{tree} .

Геоботанические оценки местопрорастания. Для оценки растительного покрова исследуемых кедровых лесов, выявления флористического состава, количественных и качественных соотношений видов, определяемых их ценотической значимостью и варьированием обилия, на каждой пробной площади были

сделаны полные геоботанические описания (до 8 описаний на пробную площадь). Описания выполняли по общепринятой методике [Полевая геоботаника, 1976; Ипатов, Мирин, 2008] на пробных площадях 20×20 м.

Для описания лесорастительных условий и комплексной характеристики экотопов, отражающей результат сочетания различных экологических факторов в виде экологического режима местообитания, была проведена фитоиндикационная оценка условий местообитаний на основе амплитудных экологических шкал Л.Г. Раменского с соавт. [Раменский и др., 1956] и И.А. Цаценкина с соавт. [Цаценкин и др., 1978] по наиболее значимым для лесных сообществ экологическим факторам – увлажнению и богатству-засолению почв [Королюк, 2007; Нешатаев и др., 2002; Прокопьев, 2012]. Статусы местообитаний по этим экологическим факторам, выраженные в относительных единицах меры напряженности экологических факторов «ступенях», определялись по полному флористическому составу фитоценозов, отражающему среднесуточные экологические условия и потому являющимся достаточно надежным показателем экологических параметров среды [Королюк и др., 2005].

Радиальный прирост изученных древостоев. На каждой пробной площади было взято по одному керну с 15–20 живых деревьев кедра, в Протопоповском припоселковом кедровнике также было добавлено 42 керна, собранных в 2006 году. Керны были высушены, наклеены на деревянные подложки и отшлифованы наждачной шкуркой с размером зерна, постепенно уменьшающимся до 1000. Отшлифованные керны сканировали с разрешением 1200 или 2400 dpi. На отсканированных изображениях в программе Coorecorder [Cybis, 2024] была измерена ширина годовых колец. Перекрёстное датирование проводили в программе CDendro [Cybis, 2024]. Для дальнейшей обработки оставляли только те ряды, коэффициент корреляции которых с мастер-хронологией, построенной по методу исключения отдельных объектов (leave-one-out), был не менее 0.4. Древесно-кольцевые статистики вычисляли с помощью пакета dplR [Bunn, 2008].

Наличие тенденции к спаду или увеличению радиального прироста до и после инвазии союзного короеда исследовали на рядах с трендом, удалённым сначала негэксспоненциальной функцией, а затем сглаженными сплайнами. Параметры негэксспоненты и сплайнов подбирали так, чтобы сохранить колебания с периодом ~10 лет. Обобщённые хронологии древостоев строили в dplR, усредняя годовые значения радиального прироста с помощью робастной средней. Тренд радиального прироста до и после инвазии союзного короеда оценивали как коэффициент линейного уравнения, полученный для обобщённой хронологии.

Связь радиального прироста и погодных условий. Для исследования влияния погодных условий на радиальный прирост древесно-кольцевые ряды последовательно подвергали процедуре удаления тренда в dplR с использованием негэксспоненциальной функции и сглаженных сплайнов, а затем из них удаляли авторегрессионную компоненту [Carter, 2011]. При моделировании рядов сплайнами использовали 50% порог отсечения и 67% длину фильтра, так как предварительный анализ показал, что при этих значениях результаты анализа интерпретируются наилучшим образом. Обобщённую хронологию строили так же, как при исследовании тренда.

Для исследования зависимости радиального прироста от погодных условий рассчитывали коэффициент корреляции между ними в пакете bootRes [Biondi, 1997; Zang, Biondi, 2013]. В качестве характеристик погоды использовали среднемесячные температуры воздуха и месячные суммы осадков для интервала от января года, предшествующего формированию кольца, до октября в год его формирования. Данные о погоде были взяты по метеостанции Томск (максимальное расстояние до древостоя 43 км) с 1840 г. для температур и с 1936 г. для осадков [ВНИИГ-МИ-МЦД, 2024]. После расчётов в дальнейшей работе использовали только те месяцы, для которых было показано существование различий между древостоями по реакции радиального прироста на погоду.

Статистическая обработка. Всего было рассмотрено 67 признаков, характеризующих

каждый древостой (табл. 2). Такое большое их количество затрудняет анализ связей между ними [Husson et al., 2011], и для установления их структуры было принято решение использовать метод главных компонент для смешанных данных (функция PCA из пакета FactoMineR 2.9 [Lê et al., 2008]). Нами принято допущение, что вклад количественного признака в n -ую главную компоненту (ГК) достаточно велик, если величина нагрузки (contribution) превышала медианную. Для качественных признаков вклад не рассчитывается, поэтому мы руководствовались величиной коэффициента η^2 , сравнивая её с коэффициентами корреляции ранее выбранных количественных признаков с осью главной компоненты. Качественный признак включали в дальнейшее рассмотрение, если его η^2 превышала минимальное по модулю значение коэффициента корреляции.

Для выделенных ГК исследовали структуру связи признаков, вклад которых на пре-

дыдущем этапе был расценен как достаточно значительный. Поскольку мы исследовали как количественные, так и качественные признаки, возможности оценить силу их связи в сравнимых показателях не было. Мы лишь констатировали наличие статистически значимых на уровне 0.05 коэффициента корреляции Спирмена (если оба признака количественные), χ^2 (оба признака качественные) или различий по критерию Краскала – Уоллиса (качественный и количественный признаки). Для графической интерпретации полученной структуры связи мы использовали пакет igraph 1.6.0 [Csardi, Nepusz, 2006].

Связь популяционных характеристик союзного короёда и поражённости им древостоя с одной стороны и прочих исследованных нами признаков с другой мы моделировали линейными уравнениями без (функция lm пакета base) или со смешанными эффектами (функция lmer пакета lme4 1.1-35.1 [Bates и др., 2015]). Наилучшую модель

Таблица 2. Признаки, использованные для описания компонентов лесных сообществ

Группа признаков	Признаки	Шкала измерений
Популяционные характеристики короёда	Плотность поселения союзного короёда, семей и жуков родительского поколения, длина маточных ходов, доля деревьев со следами поселения союзного короёда	Количественные
Таксационные характеристики кедра	Доля стволовой древесины в её запасе для насаждения в целом, средние возраст, диаметр и высота, стандартные отклонения возраста, диаметра и высоты, запас стволовой древесины на 1 га	Количественные
Прочие характеристики древостоя	Общий запас стволовой древесины на 1 га, полнота древостоя	Количественные
Распределение по категориям состояния	Доли деревьев категорий состояния: здоровых (категория состояния I), ослабленных (II), сильно ослабленных (III), усыхающих (IV), свежего (V) и старого (VI) сухостоя	Количественные
Фитопатологические характеристики	Развитие комлевой гнили, поражение древостоя трутовиками Швейница, розовым, серно-жёлтым, заборным; сосновой, корневой, еловой губками; опёнком; нектрией; некрозами	Развитие комлевой гнили – количественный, прочие – качественные
Геоботанические характеристики	Тип леса, баллы увлажнённости и богатства-засоления по шкалам Раменского и Цаценкина	Тип леса – качественный, прочие – количественные
Древесно-кольцевые характеристики	Средняя ширина годовичного кольца до и после начала инвазии, тренд радиального прироста до и после неё же	Количественные
Связь радиального прироста и погоды	Наличие статистически значимой реакции радиального прироста на температуру и осадки с мая по ноябрь предыдущего и текущего года	Качественные
Географические координаты	Широта и долгота	Количественные

выбирали, минимизируя значение критерия Акаике (функция `steAIC` пакета MASS 7.3-60 [Venables, Ripley, 2002]) и максимизируя коэффициент детерминации R^2 . Для расчёта R^2 линейных моделей со смешанными эффектами использовали функцию `r.squaredGLMM` пакета MuMIn 1.47.5 [Bartoń, 2023].

Для выявления закономерностей в распределении деревьев по категориям состояния в изученных древостоях мы разбили их на однородные группы, рассчитав евклидово расстояние между их виталитетными спектрами и применив к полученной матрице алгоритм Варда (функции `dist` и `hclust` пакета `base`).

Статистический анализ данных был выполнен в R 4.3.2 [R Core Team, 2021].

Результаты

Характеристики изученных сообществ.

Типичный изученный нами древостой имеет большие запасы стволовой древесины, высокую полноту и содержит в составе не менее 50% кедра сибирского. Большинство древостоев приспевающие, меньшее количество относится к средневозрастным. Значения стандартных отклонений для возрастов, высот и диаметров (табл. 3) соответствуют одновозрастным или условно-разновозрастным древостоям [Семечкин, 2002].

Тип леса большинства древостоев разнотравный; мелкотравный, крапивный и травяно-моховой, типы представлены одной пробной площадью каждый. Исследован-

ные лесные сообщества сформировались в мезотрофных влажных автоморфных местообитаниях, кроме сырого травяно-мохового кедровника небольшого болота. Так, увлажнённость местообитаний, рассчитанная по шкале Л.Г. Раменского с соавт. [Раменский и др., 1956] изменяется от 70.5 до 77.2 ступени, но обычно не превышает 72.0, а богатство-засоление почв изменяется от 7.8 до 9.0 ступени. Оценка тех же экологических факторов, полученная по шкалам И.А. Цаценкина с соавт. [Цаценкин и др., 1978], в целом повторяет эти результаты (коэффициент корреляции Пирсона для увлажнения местообитаний 0.907, для богатства-засоленности почв 0.692).

Наблюдаемая нами плотность поселения *I. amitinus* несколько ниже, а длина маточных ходов больше по сравнению с ранее опубликованными значениями [Керчев и др., 2020]. Доля деревьев с его поселениями или их следами в большинстве случаев на момент проведения исследования была невысока, но в некоторых древостоях превышала 50% (рис. 2).

Изученные древостои значительно различаются по степени нарушенности (рис. 3). В сочетании с высокой изменчивостью встречаемости союзного короеда это указывает на разную степень развития его очагов.

Отдельно следует описать результаты для Лучаново-Ипатовского кедровника, который был исследован, но полученные результаты не вошли в анализ из-за того, что

Таблица 3. Таксационные характеристики изученных древостоев (Min – минимум, Q_{75} и Q_{25} – соответственно верхний и нижний квартили, Med – медиана, Max – максимум.)

Статистические характеристики	Доля стволовой древесины кедра в общем запасе	Средний возраст кедра	Стандартное отклонение среднего возраста кедра	Средний диаметр кедра	Стандартное отклонение среднего диаметра кедра	Средняя высота кедра	Стандартное отклонение средней высоты кедра	Запас стволовой древесины кедра на 1 га	Общий запас стволовой древесины на 1 га	Полнога древостоя
Max	100	190.4	40.6	65.8	21.6	29.1	4.1	654	654	1.09
Q_{75}	100	163.2	21.3	54.8	15.6	27.1	3.7	504	569	0.91
Med	91	137.5	12.5	49.4	12.3	25.0	2.9	351	462	0.83
Q_{25}	52	125.2	8.4	47.8	10.5	24.2	2.6	232	380	0.72
Min	50	109.1	5.0	31.9	9.8	22.7	2.4	146	292	0.56

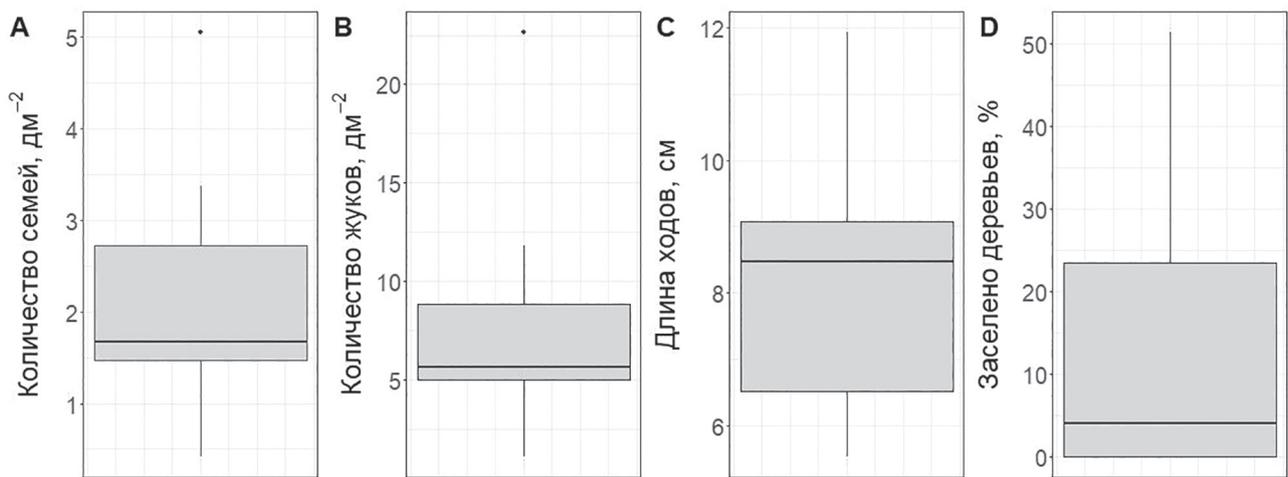


Рис. 2. Популяционные характеристики союзного короеда в изученных древостоях: горизонтальная линия – медиана; прямоугольник с серой заливкой – область между верхним и нижним квартилями; вертикальные линии – расстояние до минимального и максимального значений.

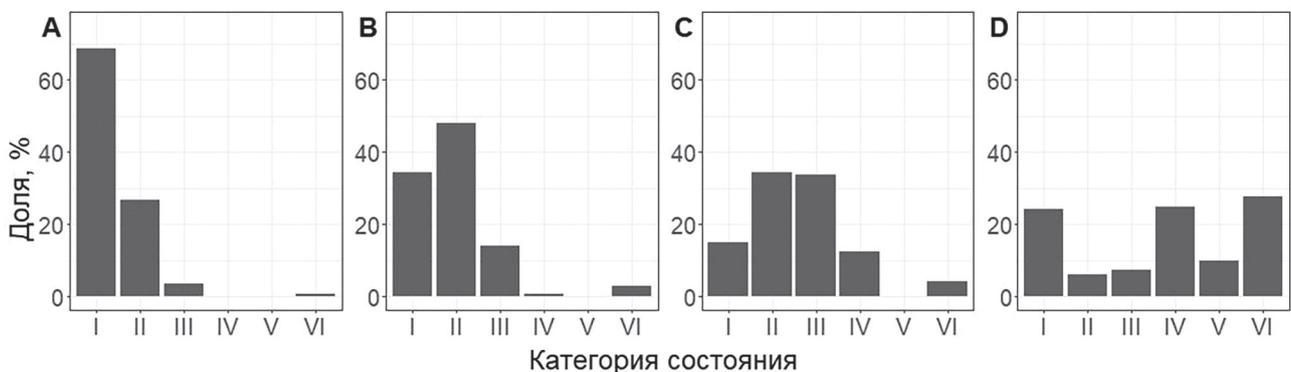


Рис. 3. Усреднённые по кластерам распределения деревьев по категориям состояния.

он резко отличается от остальных объектов. Эти различия связаны с тем, что очаг массового размножения *I. amitinus* в нём развился после дефолиации сибирским шелкопрядом *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. Как следствие, на момент обследования встречаемость союзного короеда в нём достигла 95%, около 85% деревьев погибло, а почти все оставшиеся были усыхающими. Единичные живые деревья в нём были сильно ослаблены.

Достаточно сильно кедр повреждён стволовыми гнилями. Квартильный размах степени развития гнили составляет 31.3–41.9%, максимум равен 67.1%. Из возбудителей болезней чаще всего встречаются нектрия, трутовик Швейница, опёнок, сосновая и еловая губки (63.6%) и корневая губка (36.3%).

Кедр сибирский в изученных древостоях характеризуется высокими значениями радиального прироста. Минимальная ширина годичного кольца до начала инвазии

I. amitinus была равна 0.555 мм, после – 0.795 мм. Тренд радиального прироста в разных древостоях изначально был разнонаправленным (линейный коэффициент от –0.075 до 0.057), но после формирования очагов союзного короеда почти везде у живых деревьев он сменился на восходящий. Радиальный прирост наиболее чувствителен к осадкам февраля (в семи древостоях), мая (в пяти) и июня (в трёх) текущего года. Во всех случаях связь между ним и количеством осадков была положительной.

Анализ главных компонент. Исследование результатов анализа главных компонент показало, что хорошо интерпретируются только первые четыре из них (табл. 4), суммарно объясняющие 69.8% общей дисперсии (доля объяснённой дисперсии для отдельных компонент составляет от 22.4 до 11.7%).

Тесная связь с этими компонентами, согласно принятым нами критериям, была пока-

Таблица 4. Признаки древостоев, наиболее тесно связанные с главными компонентами (ГК) 1–4 (Для количественных признаков приведены значения коэффициентов корреляции, для качественных – η^2 .)

ГК	Признаки и меры их связи с главными компонентами
1	Доля деревьев категории состояния III (0.789); развитие комлевой гнили (0.707); богатство-засоление по шкалам Раменского (0.689) и Цаценкина (0.678); длина маточных ходов (0.659); средний возраст кедр (0.400); тренд радиального прироста до начала инвазии (–0.444); полнота древостоя (–0.478); средняя ширина годичного кольца после (–0.486) и до (–0.491) начала инвазии; плотность поселения союзного короёда, жуков (–0.540) и семей (–0.551) родительского поколения; увлажнённость по шкалам Цаценкина (–0.734) и Раменского (–0.787); доля деревьев категории состояния I (–0.845)
2	Запас стволовой древесины кедр на 1 га (0.907) и её доля в запасе для насаждения в целом (0.866); доля деревьев со следами поселений союзного короёда (0.778); общий запас стволовой древесины на 1 га (0.687); доля деревьев IV (0.683) и V (0.585) категорий состояния; стандартное отклонение возраста кедр (0.510); средний диаметр кедр (0.438); доля деревьев VI категории состояния (0.402); тренд радиального прироста после начала инвазии (0.402); увлажнённость по шкале Раменского (–0.418); доля деревьев II категории состояния (–0.435); средняя ширина годичного кольца после начала инвазии (–0.513); увлажнённость по шкале Цаценкина (–0.621); средняя ширина годичного кольца до начала инвазии (–0.633)
3	Широта (0.701); доля деревьев II категории состояния (0.680), средняя высота кедр (0.626); стандартные отклонения возраста (0.458), диаметра (0.413) и высоты (0.404) кедр; средняя ширина годичного кольца до начала инвазии (0.379); поражение древостоя заборным трутовиком (0.377); средняя ширина годичного кольца после начала инвазии (0.373); общий запас стволовой древесины на 1 га (0.369); богатство-засоление по шкале Цаценкина (–0.331); доля деревьев со следами поселений союзного короёда (–0.483); доли деревьев категорий состояния V (–0.488) и VI (–0.602); долготы (–0.610)
4	Стандартное отклонение высоты (0.663) кедр; полнота (0.594); плотность поселения союзного короёда, семей (0.579) и жуков (0.524) родительского поколения; стандартное отклонение возраста кедр (0.480); доля деревьев III категории состояния (0.457); увлажнённость по шкале Раменского (0.403); стандартное отклонение диаметра кедр (0.339); наличие статистически значимой реакции радиального прироста на температуру ноября предыдущего сезона (0.325); поражение древостоя заборным трутовиком (0.275); наличие статистически значимой реакции радиального прироста на осадки мая (0.249) и июля (0.238) текущего сезона; тип леса (0.229); богатство-засоление по шкале Цаценкина (–0.196); доли деревьев II категории состояния (–0.222); доля стволовой древесины кедр в её запасе для насаждения в целом (–0.243); доля деревьев VI категории состояния (–0.392); богатство-засоление по шкале Раменского (–0.464); средняя высота (–0.563) и диаметр (–0.646) кедр

зана для 37 характеристик (см. табл. 4). Среди них хорошо представлены признаки, описывающие состояние популяции союзного короёда, характеризующие благоприятность местообитания геоботанические индексы, древесно-кольцевые и таксационные характеристики, доли деревьев разных категорий состояния. Также на результаты оказывают влияние географические координаты. Почти не связаны с этими компонентами фитопатологические характеристики и переменные, описывающие зависимость роста кедр от погодных условий. Результаты анализа попарных связей между признаками представлены в Приложении.

Регрессионный анализ. Большое количество проанализированных признаков затрудняет выбор потенциальных предикторов с помощью анализа полной матрицы связей. Поэтому предикторы были выбраны по результатам такого анализа внутри при-

знаков, связанных с первыми четырьмя ГК (см. табл. 4).

Лучшая модель доли деревьев, заселённых союзным короёдом, построенная на основе анализа структуры признаков ГК2, включала долю кедр в запасе насаждения в качестве единственного предиктора (табл. 5; рис. 4). Тесно связан с этой характеристикой (коэффициент корреляции Спирмена 0.813, уровень значимости 0.002) запас стволовой древесины кедр на 1 га, но основанная на нём модель показывает несколько худшие результаты.

Довольно хорошие результаты показала модель доли деревьев со следами поселения союзного короёда, основанная на связанной с ГК1 ширине годичного кольца до начала инвазии (см. табл. 5; рис. 4). В значительной мере этот признак отражает возрастные изменения (коэффициент его корреляции с возрастом кедр

Таблица 5. Результаты линейного моделирования популяционных характеристик *I. amitinus*: доли деревьев со следами его поселения и плотности его поселения (семей дм^{-2})

Зависимые переменные	Предикторы	Коэффициенты	AIC	R^2
Доля деревьев со следами поселения <i>I. amitinus</i>	Свободный член	124.739	92.27	0.413
	Ширина годичного кольца до начала инвазии	-51.198		
Доля деревьев со следами поселения <i>I. amitinus</i>	Свободный член	-19.610	92.13	0.305
	Доля кедра в запасе насаждения	0.399		
Плотность поселения <i>I. amitinus</i> без учёта вклада погоды	Свободный член	-2.267	35.39	0.434
	Стандартное отклонение высоты кедра	1.417		
Плотность поселения <i>I. amitinus</i> с учётом влияния осадков мая текущего года (+) и его отсутствия (0)	Свободный член (0)	-1.061	40.00	0.592
	Стандартное отклонение высоты кедра (0)	0.817		
	Свободный член (+)	-1.573		
	Стандартное отклонение высоты кедра (+)	1.297		

-0.545, уровень значимости 0.087), но эта связь недостаточно тесна, чтобы связывать радиальный прирост с возрастом непосредственно.

Плотность поселения союзного короеда для жуков родительского поколения и семей

тесно связаны друг с другом (коэффициент корреляции Пирсона 0.982, уровень значимости 6.29×10^{-7}), поэтому модель была построена только для второй популяционной характеристики. Анализ её связей с други-

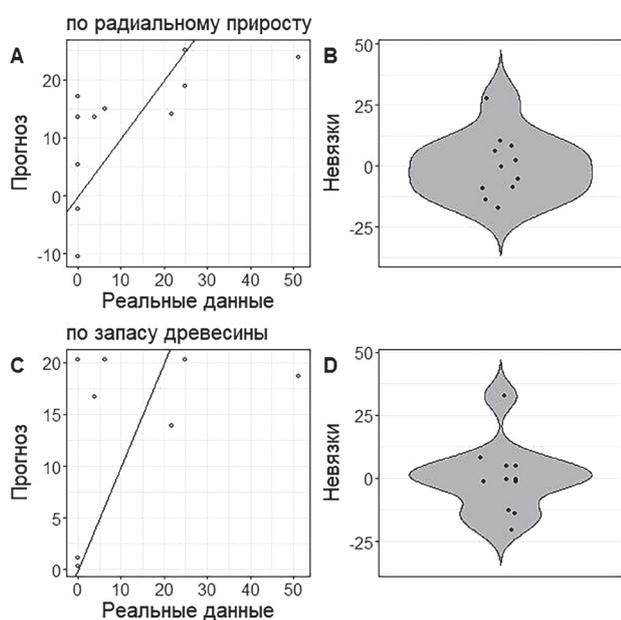


Рис. 4. Точность моделей доли деревьев со следами поселения *I. amitinus* (%) с шириной годичного кольца до начала инвазии (А, В) и долей кедра в запасе насаждения (С, D) в качестве предикторов: А, С – графики совпадения реальных и прогнозных значений; прямой обозначено местонахождение точек при абсолютно точном прогнозе; В, D – графики, иллюстрирующие дисперсию отклонений предсказанных значений от реальных (невязок); точками обозначены значения невязок; областью с серой заливкой – плотность вероятности их распределения.

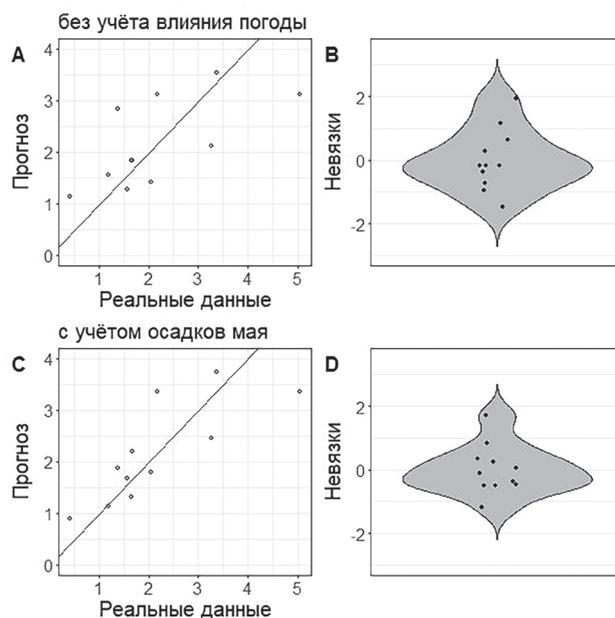


Рис. 5. Точность моделей плотности поселения *I. amitinus* (семей дм^{-2}) с дисперсией высоты деревьев кедр в качестве предиктора, не учитывающих (А, В) и учитывающих (С, D) влияние недостатка влаги в мае: А, С – графики совпадения реальных и прогнозных значений; прямой обозначено местонахождение точек при абсолютно точном прогнозе; В, D – графики, иллюстрирующие дисперсию невязок; точками обозначены значения невязок; областью с серой заливкой – плотность вероятности их распределения.

ми признаками сообществ показал наличие связи со стандартным отклонением деревьев кедра по высоте и с чувствительностью его прироста к осадкам мая и июля текущего года. Поскольку два из трёх признаков качественные, помимо обычной линейной модели тестировали также модели со смешанными эффектами.

По критерию минимизации АИС наилучший результат был показан моделью, где единственным предиктором выступала дисперсия высоты кедра. Однако точность прогноза для модели, в которую в качестве предиктора была включена чувствительность к осадкам мая текущего года, была значительно выше (см. табл. 5; рис. 5). Эта модель учитывает, что зависимость плотности поселения союзного короеда от разброса высот деревьев различается в древостоях, реагирующих на колебания майских осадков и индифферентных к ним.

Обсуждение

Интерпретация главных компонент. Из 15 признаков, связанных с ГК1 (см. табл. 3), есть как популяционные характеристики союзного короеда (плотность поселения для семей и для жуков родительского поколения), так и признаки, описывающие состояние древостоя (доля деревьев I и III категорий состояния). Некоторые другие характеристики так или иначе связаны с возрастными изменениями и долговечностью деревьев. С возрастом происходит развитие комлевой гнили [Стороженко, 2004; Стороженко, 2008; Liepiņš et al., 2023], снижается ширина годичных колец, направление тренда радиального прироста меняется с восходящего на нисходящий [Speer, 2011]. Негативно влияет на долговечность деревьев увеличение плодородия почвы из-за перераспределения ресурсов от защитных механизмов в пользу ростовых [Piovesan, Biondi, 2021].

Связь доли деревьев I и III категорий состояния с ГК1 имеет противоположный знак. С долей ослабленных деревьев по знаку совпадают такие характеристики пробных площадей, как плотность поселения *I. amitinus*, развитие комлевой гнили, показатели богатства-заселения и средний возраст кедра. От-

личаются по знаку от доли деревьев этой категории состояния ширина годичных колец и увлажнённость почвы (см. табл. 4). Учитывая это, ГК1 можно интерпретировать как ухудшение жизненного состояния кедра, которое обусловлено комплексом процессов, связанных с возрастными изменениями, и ведёт к снижению устойчивости отдельных деревьев к атакам ксилофагов [Lexner, 1997; Peltonen et al., 1997].

Парадоксальной выглядит отрицательная связь плотности поселения короеда с ГК1 (см. табл. 4): ослабление кедра, таким образом, ведёт к менее эффективному освоению кормовой базы, если оценивать её через площадь боковой поверхности луба на семью. Это может быть интерпретировано как снижение конкуренции между особями *I. amitinus* при ослаблении древостоев из-за возрастания количества доступных для заселения деревьев [Мозолевская, 1982]. На справедливость последнего предположения косвенно указывает [Маслов, 2010] положительная связь длины маточных ходов и ГК1 (см. табл. 4).

Положительная связь с ГК2 показана для доли деревьев со следами поселения союзного короеда и для доли отмирающих и погибших деревьев в древостое. Отрицательно с ГК2 связана доля ослабленных деревьев. Однако наибольшее значение при интерпретации этой компоненты мы придаём характеристикам, так или иначе описывающим биомассу *P. sibirica* (объём его стволовой древесины и диаметр). Обе эти таксационные характеристики в условиях южной тайги Западной Сибири имеют прямую линейную связь с биомассой ветвей [Усольцев, 2010], которые союзный короед заселяет в первую очередь [Керчев и др., 2019]. Противоположный знак с объёмом стволовой древесины кедра на 1 га и его диаметром имеют ширина годичного кольца и увлажнённость (см. табл. 4). Ширина годичного кольца снижается из-за усиления конкуренции между деревьями [Von Oheimb et al., 2011; Zhang et al., 2009] при росте биомассы на единицу площади древостоя. Значения индексов увлажнённости местообитания в условиях региона исследований растут параллельно снижению биомассы древесного яруса [Пологова и др., 2013].

Согласно нашей интерпретации, отмирание деревьев кедров сибирского в очагах *I. amitinus* усиливается при увеличении его кормовой базы, выраженной через запас стволовой древесины кедров на 1 га, что в целом типично для агрессивных видов ксилофагов [Исаев и др., 1988; Маслов, 2010; Lexer, 1997; Negrón et al., 2009; Reed, Hood, 2021]. С отмиранием части деревьев связан положительный тренд радиального прироста живых деревьев после начала инвазии (см. табл. 4). Увеличение ширины годичного кольца типично для деревьев, часть окружения которых пострадала или погибла из-за атак короедов [Eisenhart, Veblen, 2000; Svoboda et al., 2012]. Таким образом, ГК2 может быть рассмотрена как величина кормовой базы союзного короеда, увеличение которой способствует развитию его очагов.

Интерпретация ГК3 и ГК4 по сравнению с первыми двумя главными компонентами менее очевидна. Наиболее тесная положительная связь с ГК3 найдена для значений высоты и диаметра кедров сибирского, величины стандартных отклонений его возраста, отрицательная – для доли сухостойных деревьев (V и VI категории) и доли деревьев со следами поселения союзного короеда (см. табл. 4). Связь ГК3 с разновозрастностью древостоев (см. табл. 3) подтверждает то, что устойчивые к *I. amitinus* древостои схожи с таёжными [Дюкарев и др., 2009]. В последних типично присутствие нескольких поколений кедров, что обеспечивает значительную изменчивость возраста, диаметра и высоты [Семечкин, 2002]. ГК3 мы рассматриваем как меру сходства припоселковых кедровников с таёжными. Последние имеют менее однородные таксационные характеристики, что, видимо, увеличивает их устойчивость к атакам союзного короеда.

Тесная связь ГК3 с широтой и долготой (см. табл. 4) обусловлена выбором объектов: древостои, обладающие низкой нагрузкой на эту компоненту, тяготеют к водоразделу рек Томь и Яя, имеющие высокую нагрузку находятся на водоразделе рек Томь и Обь. Различия по этой компоненте между исследованными древостоями объясняются либо разным уровнем антропогенного изменения [Данчен-

ко, Бех, 2010], либо влиянием почв, на которых они сформированы [Дюкарев, Пологова, 2013].

Список признаков, связанных с ГК4, в значительной степени пересекается с таковым для ГК3 (см. табл. 4). Значителен вклад в ГК4 полноты древостоя, доли стволовой древесины кедров сибирского в общем запасе, стандартного отклонения его возраста, диаметра и, особенно, высоты (см. табл. 4). Как было указано выше, мы рассматриваем признаки, описывающие изменчивость таксационных характеристик, как меру сходства исследованных насаждений с древостоями кедров таёжного типа [Данченко, Бех, 2010; Дюкарев и др., 2009; Семечкин, 2002]. Положительная связь с ГК4 также отмечена для увлажнённости, а отрицательная – для богатства-засоления почв, средних высоты и диаметра кедров (см. табл. 4). Ранее было указано, что припоселковые кедровники отличаются лучшими почвенными условиями [Данченко, Бех, 2010; Пологова и др., 2013], а деревья в них имеют больший диаметр по сравнению с таёжными [Данченко, Бех, 2010]. Эти факты также подчёркивают значимость ГК4 как меры сходства с таёжными древостоями. Также следует упомянуть связь четвёртой главной компоненты с чувствительностью радиального прироста к количеству осадков (см. табл. 4), что у хвойных говорит о недостатке увлажнения древостоев [Babushkina et al., 2018; Pichler, Oberhuber, 2007].

Однако интерпретировать ГК4 только как степень сходства с таёжными кедровыми древостоями не позволяют высокие нагрузки на неё со стороны плотности поселения союзного короеда (см. табл. 4). Положительная связь этого признака с изменчивостью кедров по высоте мы связываем с экологическими предпочтениями союзного короеда. Наблюдения в припоселковых кедровниках показали, что этот вид заселяет в первую очередь хорошо освещённые станции (И.А. Керчев, личное сообщение), что типично для ряда других светлюбивых видов короедов [Aukema et al., 2010; Müller et al., 2022; Peltonen et al., 1997]. В качестве таких станций можно рассматривать и кроны деревьев, значительно превышающие среднюю высоту верхнего яруса древостоя.

Сильнее на таких деревьях сказывается и недостаток осадков [Leuschner, 2020], что ведёт к снижению их устойчивости к короедам [Lexner, 1997; Reed, Hood, 2021]. Возрастание значений ГК4 для древостоя указывает, таким образом, на появление в нём значительного количества деревьев, благоприятных с точки зрения поселения на них *I. amitinus*. Сама же ГК4 может быть рассмотрена как мера влияния влагообеспеченности на устойчивость к союзному короеду.

Вероятный сценарий развития вспышек союзного короеда в таёжных кедровниках. Старение древостоев кедровника приводит к появлению в них деревьев, неспособных противостоять поселению на них союзного короеда (ГК1). Непосредственно возраст в наших исследованиях не показал наличия связи с долей заселённых союзным короедом деревьев (коэффициент корреляции Пирсона 0.051). Но при этом её тесная связь отмечена с шириной годичных колец (см. табл. 5), которую можно рассматривать как интегральный показатель состояния деревьев [Jevsenak, Levanic, 2015; Wargo et al., 2002], обусловленный в том числе их возрастом [Methods of Dendrochronology, 1990]. В целом снижение устойчивости стареющих деревьев [Reed, Hood, 2021] и древостоев к короедам вполне типично [Маслов, 2010; Bleiker et al., 2003; Fettig et al., 2007]. Учитывая, что древостой современных припоселковых кедровников деградируют раньше наступления возраста спелости [Данченко, Бех, 2010; Дюкарев и др., 2009], можно предполагать, что благоприятные условия для формирования очагов *I. amitinus* из-за накопления ослабленных деревьев в таёжных кедровниках будут складываться при достижении ими этого возраста (~160 лет). Однако влияние возрастных изменений на устойчивость к короедам следует рассмотреть в связи с другими характеристиками биогеоценозов [Маслов, 2010; Fettig et al., 2007].

Из характеристик исследованных нами сообществ влияние на устойчивость древостоев к союзному короеду было показано для биомассы кедровника (ГК2), выраженной с помощью доли кедровника в древостое (см. табл. 5). Хотя эта зависимость не очень тесна (см. рис.

4), влияние объёма кормовой базы на степень повреждения древостоя короедами представляется бесспорным [Fettig et al., 2007; Hilszczanski et al., 2006; Klutsch et al., 2009; Negrón et al., 2009; Reed, Hood, 2021]. Как и возраст, доля кормовой породы как предиктор угрозы формирования очагов союзного короеда должна быть рассмотрена в совокупности с другими факторами [Маслов, 2010; Fettig et al., 2007; Hilszczanski et al., 2006].

Кроме старения, снижение устойчивости деревьев кедровника к атакам союзного короеда в исследованных древостоях активизируется при сочетании двух факторов. Первый из них – повышенная освещённость кроны вследствие неоднородности распределения высот деревьев. Второй – это недостаток влаги в конце весны и в середине лета, на роль которого указывает повышенная чувствительность радиального прироста к количеству осадков (ГК4) (см. табл. 5). То, что сильное влияние условий увлажнения на ширину годичного кольца указывает на пониженную способность противостоять атакам короедов, указывали и ранее [Reed, Hood, 2021].

Влияние недостатка влаги на массовые размножения короедов – хорошо известный факт [Маслов, 2010; Aukema et al., 2010; Hansen et al., 2023; Kolb et al., 2016; Solberg, 2004]. Степень повреждения лесов короедами или вероятность появления их очагов в ряде случаев возрастает на дренированных участках или на почвах с низкой водоудерживающей способностью [Маслов, 2010; Lexner, 1997; Müller et al., 2022]. Деревья, высота которых значительно превышает среднюю для верхнего яруса, во-первых, дополнительно страдают от недостатка влаги весной [Leuschner, 2020], во-вторых, температурный режим в верхней части их крон будет наиболее благоприятен для развития теплолюбивого союзного короеда [Смирнов, Керчев, 2023; Burdina et al., 2022]. Такие деревья, расположенные на дренированных участках и имеющие крону, хорошо освещённую в верхней части, являются наиболее привлекательными для *I. amitinus*, и плотность поселения на них достигает ранее установленных [Керчев и др., 2020] значений среднего уровня или превышает его (см. рис. 2).

Наибольшая вероятность появления очагов массового размножения союзного короеда за пределами припоселковых кедровников ожидается, таким образом, при сочетании двух условий. Первое из них – это потеря биологической устойчивости древостоев с преобладанием кедров в связи с их старением и сопровождающимися его процессами. Второе условие – значительная биомасса кедров на единицу площади. Также возможно, что на развитие вспышки *I. amitinus* положительно влияет наличие в древостое достаточного количества деревьев, подвергающихся стрессу в годы с недостаточным весенним увлажнением. Этим условиям лучше всего соответствуют высокопродуктивные разновозрастные древостои в возрасте 160 лет и более, растущие на недостаточно или умеренно увлажнённых почвах.

Под угрозой формирования очагов массового размножения союзного короеда находятся и древостои, ранее пострадавшие от другого сильного стресса. В случае если интенсивность стрессового воздействия оказалась достаточной для истощения пула запасов углеводов, деревья в массе теряют устойчивость [Niinemets, 2010] и нередко оказываются неспособными противостоять атакам союзного короеда. Наиболее вероятным в условиях Томской области является массовое размножение в результате повреждения кедровых лесов сибирским шелкопрядом [Кондаков, 1974; Kharuk et al., 2017] и пожарами [Зубарева, Перминов, 2014; Gorbatenko et al., 2015].

Ранее проведённое исследование климатического преферендума *I. amitinus* показало [Økland и др., 2019], что наилучшим образом его требованиям соответствует территория, согласно [Исаченко, Шляпников, 1989] находящаяся в пределах средней тайги и южнее. Более половины площади кедровых лесов на этой территории относятся к спелым и перестойным [Данченко, Бех, 2010; Семечкин и др., 1985], что увеличивает риск формирования очагов союзного короеда из-за ухудшения их состояния с возрастом. Способствует формированию очагов и то, что большая их часть растёт на подзолистых и дерново-подзолистых почвах [Данченко, Бех, 2010; Семечкин и др., 1985]. Условиям увлажнения, в которых находятся изученные нами припоселко-

вые кедровники, соответствуют, в частности, наименее влажные варианты темнохвойных таёжных лесов широко распространённой [Данченко, Бех, 2010; Семечкин и др., 1985] зеленомошной группы [Пологова и др., 2013]. Леса в таких условиях, видимо, подвергаются периодически возникающему дефициту влаги в начале вегетационного периода, поскольку для этих почв характерен хороший дренаж [Гаджиев, 1976].

Какова среди южно- и среднетаёжных кедровников Западно-Сибирской равнины доля разновозрастных, сказать сложно. С одной стороны, формирование разновозрастных древостоев характерно для кедровых лесов исследованной территории [Седых, 1979]. С другой – этому препятствуют пожары [Семечкин и др., 1985], которые с конца XIX века, а возможно и ранее, проходили значительную часть лесов [Зубарева, Перминов, 2014; Лактионов, 1979; Gorbatenko et al., 2015]. Тем не менее значительная часть кедровников Западно-Сибирской равнины имеет условно-разновозрастный, меньше – абсолютно-разновозрастный тип возрастной структуры. Изменчивость деревьев по высоте в таких древостоях [Семечкин и др., 1985] сопоставима с теми значениями, которые мы наблюдали в изученных нами (см. табл. 3) или превышает её.

Ключевым препятствием для формирования очагов массового размножения *I. amitinus* в средней и южной тайге Западно-Сибирской равнины являются недостаточные запасы кормового субстрата в них. В среднем запасы древесины кедров для этого региона составляют 130–150 м³ га⁻¹ [Семечкин и др., 1985], причём для кедровников характерно значительное участие в древостое других видов [Данченко, Бех, 2010; Рысин, 2011; Семечкин и др., 1985]. Может в таёжных лесах накапливаться и сопоставимый с припоселковыми кедровниками (см. табл. 3) запас древесины (общий до 490, кедров до 300 м³ га⁻¹) [Пологова и др., 2013], но возраст и породный состав таких насаждений указывает на длительное их развитие без влияния пожаров [Седых, 1979], что для территории Томской области нетипично [Зубарева, Перминов, 2014; Лактионов, 1979; Gorbatenko et al., 2015]. К на-

стоящему же моменту леса большей частью или сформированы на горях, возникших не позднее конца XIX века, или пройдены пожарами, или с высокой вероятностью будут пройдены ими в средне- и долгосрочной перспективе [Зубарева, Перминов, 2014; Лактионов, 1979; Gorbatenko et al., 2015].

До некоторой степени потенциал угрозы таёжным кедровникам со стороны союзного короеда может быть рассмотрен с помощью аналогии со вспышками массового размножения рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* Geoffr. Томская область относится к числу регионов, в которых велики как площадь его очагов, так и их встречаемость по годам [Лямцев, 2012]. В отличие от большей части ареала, в Томской области этот вид дефолирует не сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.), а кедр сибирский [Коломиец и др., 1972]. Но при этом, согласно архивным данным Томского центра защиты леса и Томского управления лесами, наносимый им ущерб сосредоточен практически исключительно в припоселковых кедровниках. По этим же данным, единственным исключением является вспышка его массового размножения начала 1990х гг. в таёжных кедровниках бассейнов рек Парбиг и Кёнга. По-видимому, из-за особенностей припоселковых кедровников, сильно отличающих их от естественных древостоев [Данченко, Бех, 2010], в них складываются особенно благоприятные условия для формирования очагов массового размножения *N. sertifer*. Аналогичную ситуацию мы предполагаем и для *I. amitinus*.

Заключение

Степень угрозы массовых размножений союзного короеда для таёжных древостоев на основе анализа данных, полученных в его очагах, которые сформированы в припоселковых кедровниках, невозможно оценить напрямую из-за резких отличий между ними. Поэтому для решения этой задачи мы прибегли к выделению тех условий, в которых развивается массовое размножение этого вида. Сочетание многомерных статистических методов с корреляционным анализом и

проверкой статистических гипотез показало, что массовому размножению союзного короеда способствует периодический недостаток влаги весной и комплекс таксационных характеристик, развивающийся на поздних стадиях сукцессии кедровых лесов. В качестве последних выступают большие запасы древесины кедра, высокая дисперсия его деревьев по высоте, связанное со старением снижение их биологической устойчивости.

Ранее проведённое исследование климатического преферендума союзного короеда показало, что для него благоприятны условия средней и южной тайги. Экстраполяция полученных нами результатов на кедровники таёжного типа в средне- и южнотаёжной частях Западно-Сибирской равнины показала, что единственным обстоятельством, которое препятствует масштабному их повреждению союзным короедом, является недостаточный запас древесины кедра в расчёте на 1 га. Древостои, кормовая база в которых достаточна для формирования очагов *I. amitinus*, развились в результате длительного развития без воздействия пожаров, что в настоящее время является исключением. В силу этого обстоятельства условия для массового размножения союзного короеда в таёжных кедровниках в обозримом будущем будут оставаться неблагоприятными. Исключение представляют древостои, подвергшиеся сильным стрессам, таким как дефолиация сибирским шелкопрядом или устойчивый низовой пожар. После миграции оттуда короедов очаги могут образовываться в участках, не затронутых этими и другими неблагоприятными воздействиями.

Финансирование работы

Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (проект «Методологические основы оценки лесопатологических рисков в насаждениях юга Средней Сибири» FEFE-2024-0016, проект «Потоки и баланс углерода в лесных и болотных экосистемах юга таежной зоны Западной Сибири: комплексный мониторинг, анализ и прогноз» FWRG-2025-0002).

Приложение

В приложении представлены графы, построенные с помощью функции `igraph` пакета `igraph 1.6.0`¹. Каждый граф описывает структуру парных связей между признаками, имеющими наиболее высокую нагрузку на данную главную компоненту (РС; от первой до четвертой). Каждая вершина графа – определённый признак, цвет и толщина ребра (линии, связывающей вершины) описывает характер и силу связи между признаками.

Для удобства чтения и интерпретации графов показаны только рёбра, соединяющие наиболее тесно связанные между собой признаки, то есть уровень значимости статистики, описывающей связь между ними, должен быть $\leq 0,05$.

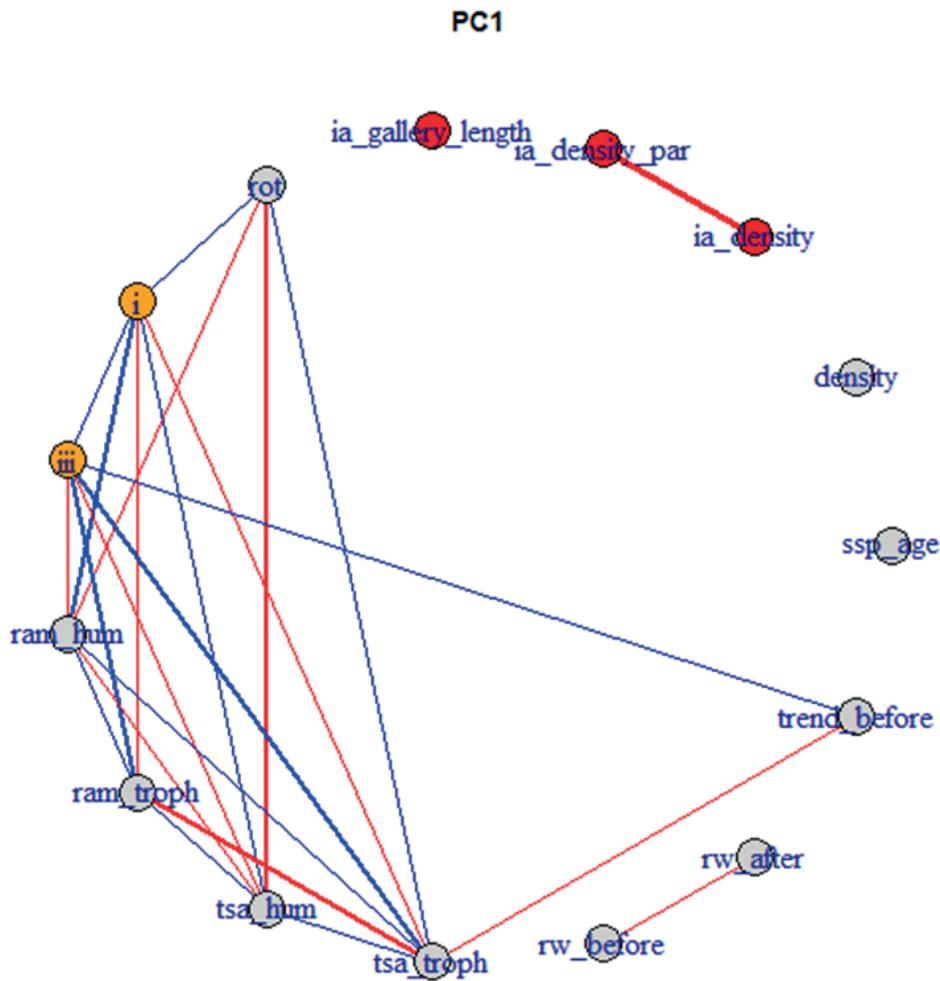
¹ Csardi G., Nepusz T. The Igraph Software Package for Complex Network Research // *Complex Systems*. 2006. Iss. 1695. P. 1695. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7682609>

В зависимости от шкалы измерения признаков, связь описана следующими статистиками:

- для двух количественных признаков – коэффициент корреляции Спирмена,
- для количественного и качественного признака – критерий Краскала – Уоллиса,
- для двух качественных признаков – критерий хи-квадрат.

Вершины, обозначающие характеристики популяций короеда, выделены красным цветом, категории состояния – оранжевым, прочие характеристики древостоев – серым.

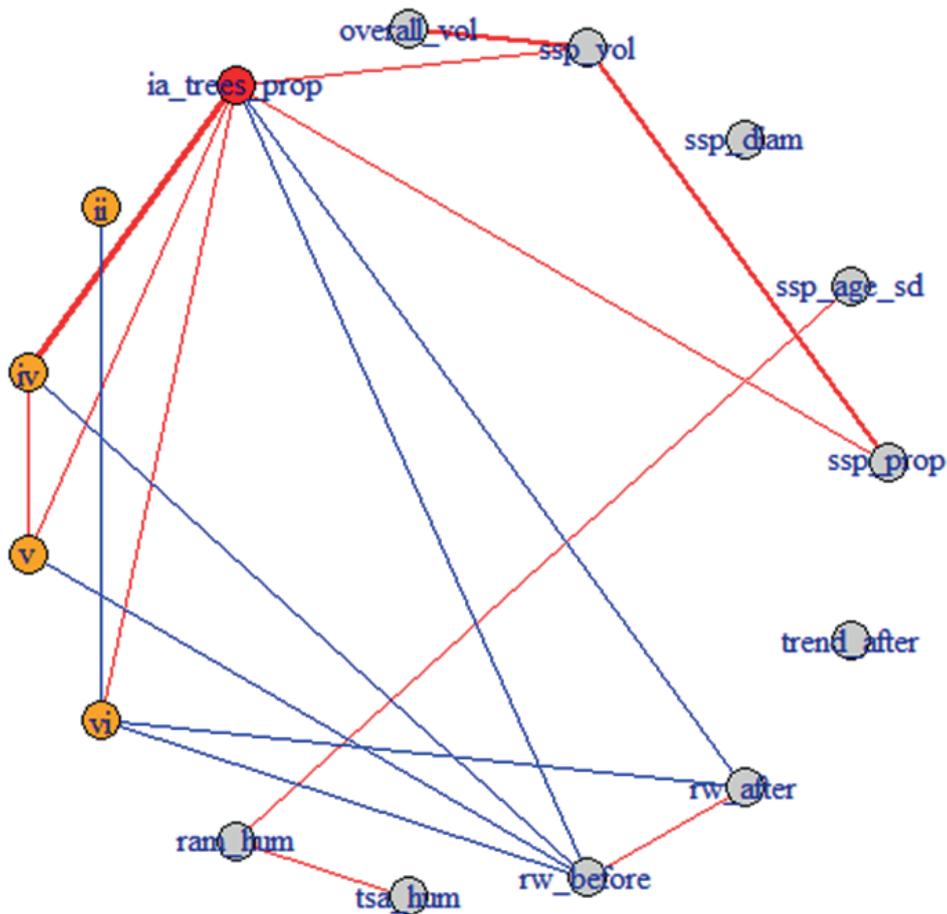
Толщина рёбер графа соответствует силе связи между признаками (чем толще, тем сильнее). Синий цвет означает отрицательную корреляцию, красный – положительную корреляцию, зелёный – статистически значимую на уровне $\leq 0,05$ связь качественного признака с количественным или с другим качественным.



Расшифровка признаков:

- ia_gallery_length: средняя длина маточных ходов, см;
- ia_density_par: плотность поселения союзного короеда, жуков родительского поколения дм^{-2} ;
- ia_density: плотность поселения союзного короеда, семей дм^{-2} ;
- density: полнота древостоя;
- ssp_age: средний возраст кедра, лет;
- trend_before: линейный коэффициент тренда радиального прироста до начала инвазии союзного короеда;
- rw_after: средняя ширина годичных колец (мм) после начала инвазии союзного короеда;
- rw_before: средняя ширина годичных колец (мм) до начала инвазии союзного короеда;
- tsa_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Цаценкина с соавт.;
- tsa_hum: уровень влажности почвы по шкале Цаценкина с соавт.;
- ram_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Раменского с соавт.;
- ram_hum: уровень влажности почвы по шкале Раменского с соавт.;
- iii: доля сильно ослабленных деревьев кедра;
- i: доля здоровых деревьев кедра;
- rot: средняя степень поражённости деревьев гнилью, % от площади поперечного сечения ствола.

PC2



Расшифровка признаков:

overall_vol: общий запас древостоя, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$;

ssp_vol: запас древостоя кедра, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$;

ssp_diam: средний диаметр кедра, см;

ssp_age_sd: стандартное отклонение возраста кедра;

ssp_prop: доля кедра в древостое по запасу древесины;

trend_after: линейный коэффициент тренда радиального прироста после начала инвазии союзного короеда;

rw_after: средняя ширина годичных колец (мм) после начала инвазии союзного короеда;

rw_before: средняя ширина годичных колец (мм) до начала инвазии союзного короеда;

tsa_hum: уровень влажности почвы по шкале Цаценкина с соавт.;

ram_hum: уровень влажности почвы по шкале Раменского с соавт.;

vi: доля старого сухостоя кедра;

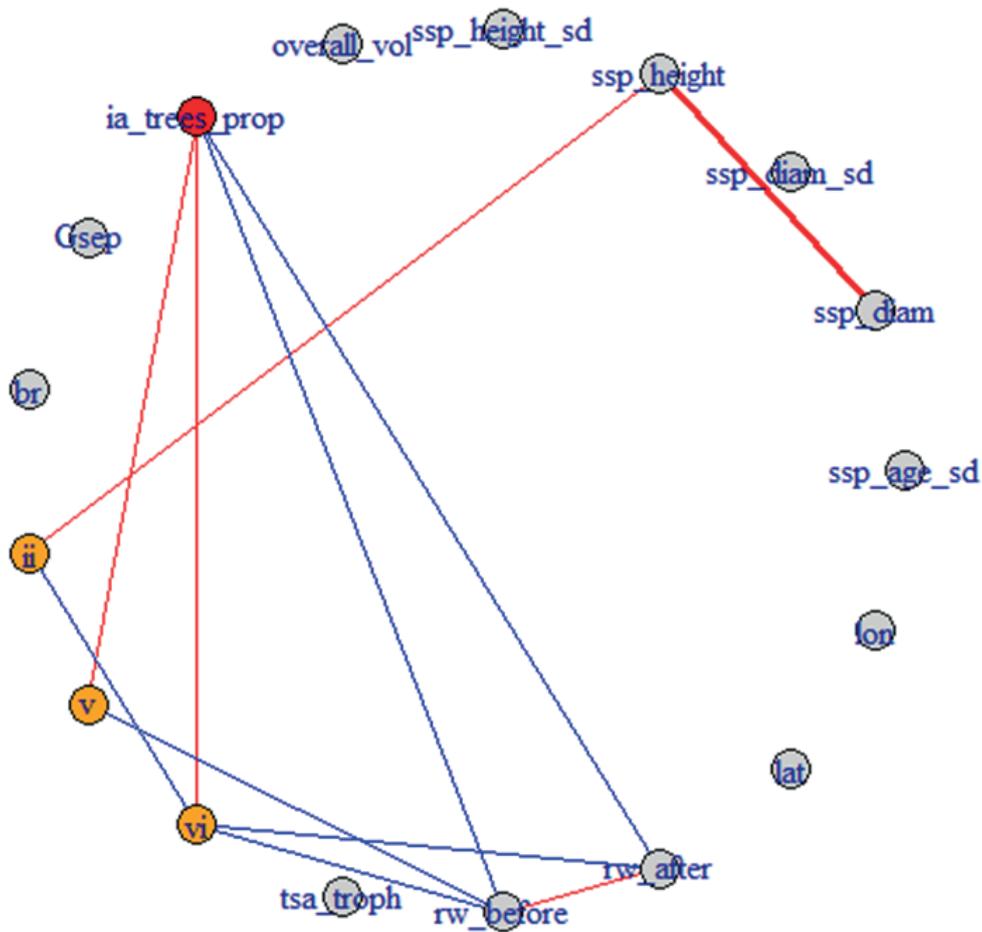
v: доля свежего сухостоя кедра;

iv: доля отмирающих деревьев кедра;

ii: доля ослабленных деревьев кедра;

ia_trees_prop: доля деревьев кедра с признаками поселения союзного короеда.

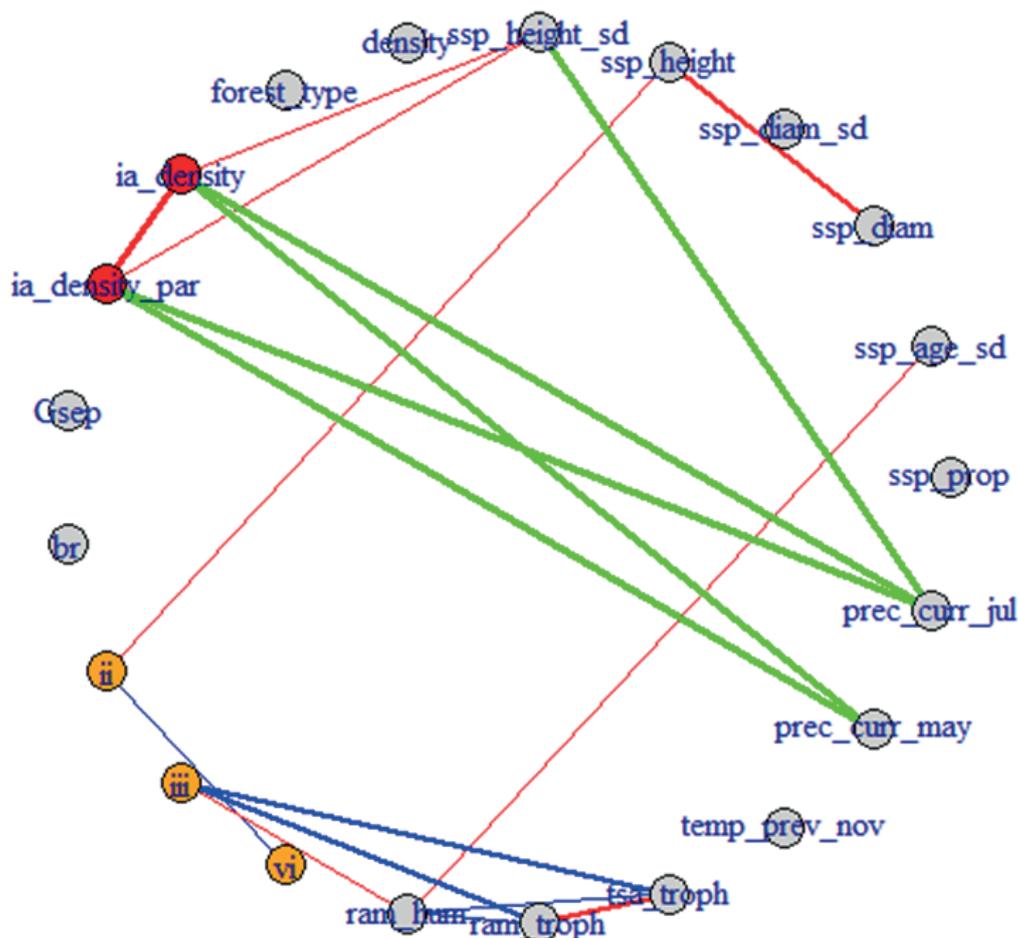
PC3



Расшифровка признаков:

- ssp_height_sd: стандартное отклонение высоты кедра;
- ssp_height: средняя высота кедра, м;
- ssp_diam_sd: стандартное отклонение диаметра кедра;
- ssp_diam: средний диаметр кедра, см;
- ssp_age_sd: стандартное отклонение возраста кедра;
- lon: долгота пробной площади;
- lat: широта пробной площади;
- rw_after: средняя ширина годичных колец (мм) после начала инвазии союзного короеда;
- rw_before: средняя ширина годичных колец (мм) до начала инвазии союзного короеда;
- tsa_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Цаценкина с соавт.;
- vi: доля старого сухостоя кедра;
- v: доля свежего сухостоя кедра;
- ii: доля ослабленных деревьев кедра;
- br: доля деревьев с ведьмиными метлами;
- Gsep: наличие на пробной площади заборного трутовика;
- ia_trees_prop: доля деревьев кедра с признаками поселения союзного короеда;
- overall_vol: общий запас древостоя, м³ га⁻¹.

PC4



Расшифровка признаков

ssp_height_sd: стандартное отклонение высоты кедр;

ssp_height: средняя высота кедр, м;

ssp_diam_sd: стандартное отклонение диаметра кедр;

ssp_diam: средний диаметр кедр, см;

ssp_age_sd: стандартное отклонение возраста кедр;

ssp_prop: доля кедр в древостое по запасу древесины;

prec_curr_jul: коэффициент корреляции ширины годичного кольца кедр с количеством осадков июля текущего года;

prec_curr_may: коэффициент корреляции ширины годичного кольца кедр с количеством осадков мая текущего года;

temp_prev_nov: коэффициент корреляции ширины годичного кольца кедр с температурой ноября предыдущего года;

tsa_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Цаценкина с соавт.;

ram_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Раменского с соавт.;

ram_hum: уровень влажности почвы по шкале Раменского с соавт.;

vi: доля старого сухостоя кедр;

iii: доля сильно ослабленных деревьев кедр;

ii: доля ослабленных деревьев кедр;

br: доля деревьев с ведьмиными метлами;

Gsep: наличие на пробной площади заборного трутовика;

ia_density_par: плотность поселения союзного короеда, жуков родительского поколения дм^{-2} ;

ia_density: плотность поселения союзного короеда, семей дм^{-2} ;

forest_type: тип леса;

density: полнота древостоя.

Литература

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Алпатьев А.М., Архангельский А.М., Подоплелов Н.Я., Степанов А.Я. Физическая география СССР (Азиатская часть). М.: Высшая школа, 1976. 360 с.
- ВНИИГМИ-МЦД: база данных. URL: <http://aisori-meteo.ru/waisori/index0.xhtml> (дата обращения: 01.07.2024).
- Гаджиев И.М. Почвы бассейна реки Васюган. Новосибирск: Наука, 1976. 152 с.
- Данченко А.М., Бех И.А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Томский государственный университет, 2010. 424 с.
- Демидко Д.А. Шкала оценки состояния деревьев кедрового в ненарушенных древостоях Горного Алтая // Проблемы кедрового. 2003. № 7. С. 56–61.
- Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Кривец С.А., Бисирова Э.М. Припоселковые кедровники как объект охраны и реконструкции // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2 (6). С. 75–83.
- Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Почвы припоселковых кедровников // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 7–22.
- Евсеева Н.С. География Томской области (природные условия и ресурсы). Томск: Изд-во Томского университета, 2001. 223 с.
- Зубарева А.Е., Перминов В.А. Анализ статистических данных по лесным пожарам в Томской области // Вестник науки Сибири. 2014. № 1 (11). С. 25–33.
- Ипатов В.С., Мишин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб, 2008. 71 с.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.Н. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
- Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. Черный пихтовый усач *Monochamus urussovi* (Fisch.). Новосибирск: Наука, 1988. 263 с.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.
- Керчев И.А., Кривец С.А., Смирнов Н.А. Анализ популяционных характеристик союзного короеда *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в районах инвазии в Западной Сибири // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева) / под ред. Д.Л. Мусолина, Н.И. Кириченко и А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 170–171.
- Керчев И.А., Мандельштам М.Ю., Кривец С.А., Илинский Ю.Ю. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) – новый чужеродный вид в Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98, № 3. С. 592–599.
- Коломиец Н.Г., Стадницкий Г.В., Воронцов А.И. Рыжий сосновый пилильщик: Распространение, биология, вред, естеств. враги, меры борьбы. Новосибирск: Наука, 1972. 148 с.
- Кондаков Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206–265.
- Королук А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., Захарова В.И., Гоголева П.А., Миронова С.И. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 107 с.
- Королук А.Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 176–197.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Виталитетная структура древостоев кедрового сибирского *Pinus sibirica* Du Tour на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 225–231.
- Лактионов А.Н. Исторический обзор лесных пожаров в Томской области, их причин и последствий // Вопросы географии Сибири. Вып. 12. Томск: Изд-во Томского университета, 1979. С. 127–130.
- Лямцев Н.И. Очаги массового размножения и вредоносность хвоегрызущих насекомых в сосновых лесах России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической Академии. 2012. № 200. С. 51–60.
- Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
- Мозолевская Е.Г. Влияние состояния насаждений на динамику численности короедов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Доклады на 34-м ежегодном чтении 3 апреля 1981 г. Л.: Наука, 1982. С. 3–24.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А., Добрыш А.А., Чернядьева И.Ф., Потемкин А.Д. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб.: ИПО СПбЛТА, 2002. 153 с.
- Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с.
- Пологова Н.Н., Чернова Н.А., Климова Н.В., Дюкарев А.Г. Разнообразие кедровых лесов в связи с условиями местообитания // Лесоведение. 2013. № 4. С. 32–42.
- Прокопьев Е.П. Растительный покров поймы Иртыша. Томск: Изд-во Томского университета, 2012. 560 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.
- Рысин Л.П. Кедровые леса России. М.: КМК, 2011. 240 с.
- Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья / ред. В.Н. Габеев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 110 с.
- Семечкин И.В. и др. Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 258 с.
- Семечкин И.В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
- Смирнов Н.А., Керчев И.А. Зависимость сезонного развития союзного короеда *Ips amitinus* Eichh. от температурных условий окружающей среды // XV Сибирское совещание и школа молодых учёных по климато-экологическому мониторингу. Томск, 2023. С. 262–264.

- Стороженко В.Г. Сравнительная оценка структур и гнилевого поражения коренных ельников таёжной зоны // Лесоведение. 2004. № 1. С. 23–30.
- Стороженко В.Г. Роль биотрофных грибов в формировании структуры коренных лесов Русской равнины // Лесоведение. 2008. № 5. С. 61–75.
- Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.
- Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1978. 301 с.
- Aukema B.H., Zhu J., Møller J., Rasmussen J.G., Raffa K.F. Predisposition to bark beetle attack by root herbivores and associated pathogens: Roles in forest decline, gap formation, and persistence of endemic bark beetle populations // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259, Iss. 3. P. 374–382. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.032>
- Aukema J.E., Leung B., Kovacs K., Chivers C., Britton K.O., Englin J., Frankel S.J., Haight R.G., Holmes T.P., Liebhold A.M. Economic Impacts of Non-Native Forest Insects in the Continental United States // *PLoS ONE*. 2011. V. 6, Iss. 9. P. e24587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587>
- Babushkina E.A., Belokopytova L.V., Kostyakova T.V., Kokova V.I. Earlywood and Latewood Features of *Pinus sylvestris* in Semiarid Natural Zones of South Siberia // *Russian Journal of Ecology*. 2018. T. 49, № 3. С. 209–217. <https://doi.org/10.1134/S1067413618030013>
- Bartoń K. MuMIn: Multi-Model Inference: программа / 2023. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 // *Journal of Statistical Software*. 2015. V. 67. P. 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Berryman A.A. *Forest Insects: Principles and Practice of Population Management*. Boston, MA: Springer US, 1986. 294 p.
- Biondi F. Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology // *Dendrochronologia*. 1997. V. 15. P. 139–150.
- Bleiker K.P., Lindgren B.S., Maclauchlan L.E. Characteristics of subalpine fir susceptible to attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) // *Can. J. For. Res.* 2003. V. 33, Iss. 8. P. 1538–1543. <https://doi.org/10.1139/x03-071>
- Bunn A.A dendrochronology program library in R (dplR) // *Dendrochronologia*. 2008. V. 26. P. 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
- Burdina E. V., Kerchev I.A., Smirnov N.A., Gruntenko N.E. Effect of heat stress on alkaline phosphatase activity in bark beetles *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) and *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // *Euroasian Entomological Journal*. 2022. V. 21, Iss. 5. P. 258–264.
- Carrer M. Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity // *PLoS ONE*. 2011. V. 6, Iss. 7. P. e22813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022813>
- Csardi G., Nepusz T. The Igraph Software Package for Complex Network Research // *Complex Systems*. 2006. Iss. 1695. P. 1695. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7682609>
- Cybis.se: Technical writing, software development, dendrochronology: программа / Cybis Elektronik & Data AB. Stockholm, Sweden. URL: <https://cybis.se/> (дата обращения: 01.07.2024).
- Eisenhart K.S., Veblen T.T. Dendroecological detection of spruce bark beetle outbreaks in northwestern Colorado // *Can. J. For. Res.* 2000. V. 30, Iss. 11. P. 1788–1798. <https://doi.org/10.1139/x00-104>
- Fettig C.J., Klepzig K.D., Billings R.F., Munson A.S., Nebeker T.E., Negrón J.F., Nowak J.T. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 238, Iss. 1. P. 24–53. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.10.011>
- Gorbatenko V.P., Gromnitskaya A.A., Konstantinova D.A., Ershova T.V., Nechepurenko O.Ye. Assessing the role of climatic factors in the formation and spread of forest fires in Tomsk Oblast // *Tomsk State University Journal*. 2015. Iss. 395. P. 233–243. DOI:10.17223/15617793/395/38
- Hansen M.E., Bentz B.J., Vandygriff J.C., Garza C. Factors associated with bark beetle infestations of Colorado Plateau ponderosa pine using repeatedly-measured field plots // *Forest Ecology and Management*. 2023. V. 545. P. 121307. DOI:10.1016/j.foreco.2023.121307
- Hilszczanski J., Janiszewski W., Negron J., Munson A.S. Stand characteristics and *Ips typographus* (L.) (Col., Curculionidae, Scolytinae) infestation during outbreak in northeastern Poland // *Folia Forestalia Polonica. Series A – Forestry*. 2006. V. 48. P. 53–69.
- Husson F., Lê S., Pagès J. *Exploratory multivariate analysis by example using R*. Boca Raton, FL: CRC Press, 2011. 228 p.
- Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Jaques J., Macleod A., Navajas M., Nierne B., Parnell S., Potting R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., van Burg A., Van der Werf W., West J., Grégoire J.-C. Pest categorisation of *Ips amitinus* // *EFSA Journal*. 2017. V. 15. P. 1–26. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.5038>
- Jevsenak J., Levanic T. Dendrochronological and wood-anatomical features of differently vital pedunculate oak (*Quercus robur* L.) stands and their response to climate // *Topola*. 2015. V. 195/196. C. 85–96.
- Jurc M., Bojovic S. Bark beetle outbreaks during the last decade with special regard to the eight-toothed bark beetle (*Ips amitinus* Eichh.) outbreak in the Alpine region of Slovenia. // *Biotic damage in forests. Mátrafüred, Hungary: Hungarian Forest Research Institute*, 2006. P. 85–95.
- Kerchev I.A., Mandelshtam M.Y., Krivets S.A., Ilinsky Y.Y. Small Spruce Bark Beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a New Alien Species in West Siberia // *Entomological Review*. 2019. V. 99. P. 639–644. <https://doi.org/10.1134/S0013873819050075>

- Kerchev I.A., Krivets S.A., Bisirova E.M., Smirnov N.A. Distribution of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) in Western Siberia // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. V. 14, Iss. 4. P. 77–84. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-77-84>
- Kharuk V.I., Im S.T., Ranson K.J., Yagunov M.N. Climate-Induced Northerly Expansion of Siberian Silkmoth Range // Forests. 2017. V. 8, Iss. 8. C. 301. <https://doi.org/10.3390/f8080301>
- Klutsch J. G., Negrón J.F., Costello S.L., Rhoades C.C., West D.R., Popp J., Caissie R. Stand characteristics and downed woody debris accumulations associated with a mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) outbreak in Colorado // Forest Ecology and Management. 2009. V. 258, Iss. 5. P. 641–649. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.034>
- Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States // Forest Ecology and Management. 2016. V. 380. P. 321–334. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.051>
- Lê S., Josse J., Husson F. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis // Journal of Statistical Software. 2008. V. 25. P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leuschner C. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2020. V. 47. P. 125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>
- Lexer M.J. Risikoanalyse und Ableitung waldbaulicher Massnahmen zur Beeinflussung des Borkenkaferrisikos in Fichtenbeständen // FBVA Berichte. 1997. Iss. 95. P. 79–89.
- Liepiņš J., Liepiņš K., Lazdiņš A., Matisons R., Jansons Ā. A Comparative Study of Stem Rot Severity in Mature Deciduous Trees in Latvia // Sustainability. 2023. V. 16, Iss. 1. P. 144. <https://doi.org/10.3390/su16010144>
- Mandelstam M., Selikhovkin A. Bark and Ambrosia Beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) of Northwest Russia: History of the Study, Composition and Genesis of the Fauna // Entomological Review. 2020. V. 100. P. 800–826. <https://doi.org/10.1134/S0013873820060093>
- Methods of Dendrochronology / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dordrecht: Springer Netherlands, 1990. 394 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0>
- Müller M., Olsson P.-O., Eklundh L., Jamali S., Ardö J. Features predisposing forest to bark beetle outbreaks and their dynamics during drought // Forest Ecology and Management. 2022. V. 523. P. 120480. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120480>
- Musolin D., Kirichenko N., Karpun N., Aksenenko E., Golub V., Kerchev I., Mandelstam M., Vasaitis R., Volkovitch M., Zhuravleva E., Selikhovkin A. Invasive Insect Pests of Forests and Urban Trees in Russia: Origin, Pathways, Damage, and Management // Forests. 2022. V. 13. P. 521. <https://doi.org/10.3390/f13040521>
- Negrón J.F., McMillin J.D., Anhold J.A., Coulson D. Bark beetle-caused mortality in a drought-affected ponderosa pine landscape in Arizona, USA // Forest Ecology and Management. 2009. V. 257, Iss. 4. P. 1353–1362. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.002>
- Niinemets Ü. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation // Forest Ecology and Management. 2010. V. 260, Iss. 10. P. 1623–1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Økland B., Flø D., Schroeder M., Zach P., Cocos D., Martikainen P., Siitonen J., Mandelshtam M.Y., Musolin D.L., Neuvonen S., Vakula J., Nikolov C., Lindelöw Å., Voolma K. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe // Agricultural and Forest Entomology. 2019. V. 21, Iss. 3. P. 286–298. <https://doi.org/10.1111/afe.12331>
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // Hydrol. Earth Syst. Sci. 2007. V. 11, Iss. 5. P. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peltonen M., Heliovaara K., Vaisanen R. Forest insects and environmental variation in stand edges // Silva Fennica. 1997. V. 31, Iss. 2. P. 129–141. <https://doi.org/10.14214/sf.a8514>
- Pichler P., Oberhuber W. Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003 // Forest Ecology and Management. 2007. V. 242, Iss. 2–3. P. 688–699. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.007>
- Piovesan G., Biondi F. On tree longevity // New Phytologist. 2021. T. 231, № 4. C. 1318–1337.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing: программа / R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2021. URL: <https://www.R-project.org/>
- Reed C.C., Hood S.M. Few generalizable patterns of tree-level mortality during extreme drought and concurrent bark beetle outbreaks // Science of The Total Environment. 2021. V. 750. P. 141306. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141306>
- Solberg S. Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway // Forest Pathology. 2004. V. 34, Iss. 2. P. 93–104. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x>
- Speer J. H. Fundamentals of tree-ring research. Tucson: University of Arizona Press, 2011. 333 p.
- Svoboda M., Janda P., Nagel T.A., Fraver S., Rejzek J., Bače R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic // Journal of Vegetation Science. 2012. V. 23, Iss. 1. P. 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- Venables W.N., Ripley B.D. Modern applied statistics with S. 4th ed. New York: Springer, 2002. 495 c.
- Von Oheimb G., Lang A.C., Bruelheide H., Forrester D.I., Wäsche I., Yu M., Härdtle W. Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: The role of local neighbourhood competition // Forest Ecology and Management. 2011. V. 261, Iss. 3. P. 499–507. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.035>
- Wargo P.M., Minocha R., Wong B.L., Long R.P., Horsley S.B., Hall T.J. Measuring changes in stress and vitality

indicators in limed sugar maple on the Allegheny Plateau in north-central Pennsylvania // Canadian Journal of Forest Research. 2002. V. 32, Iss. 4. P. 629–641. <https://doi.org/10.1139/x02-008>

Zang C., Biondi F. Dendroclimatic calibration in R: The bootRes package for response and correlation function analysis // Dendrochronologia. 2013. V. 31, Iss. 1. P. 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.001>

Zhan Z., Yu L., Ren L., Gao B., Li H., Wang L., Luo Y. The association between stand and landscape level

factors and red turpentine beetle damage in different infestation stages // Forest Ecology and Management. 2023. V. 531. P. 120790. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120790>

Zhang C., Zhao X., Gao L., Gadow K.V. Gender, neighboring competition and habitat effects on the stem growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees in a northern temperate forest // Annals of Forest Science. 2009. V. 66, Iss. 8. P. 812–812. <https://doi.org/10.1051/forest/2009068>

FACTORS CONTRIBUTED TO THE OUTBREAKS OF SMALL SPRUCE BARK BEETLE *IPS AMITINUS* (EICHHOFF) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) IN SIBERIAN STONE PINE FORESTS OF WEST SIBERIAN PLANE

Demidko D.A.^{1,2,3 *}, Kerchev I.A.^{4 **}, Bisirova E.M.^{4 ***}, Kulakov S.S.^{1 ****}, Smirnov N.A.^{4 *****}, Chernova N.A.^{4 *****}

¹ M.F. Reshetnev Siberian State University of Science and Technologies, Krasnoyarsk 660037, Russia

² V.N. Sukachev Forest Institute of KSC of SB of the RAS, Krasnoyarsk 660036, Russia

³ National Research Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia

⁴ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB of the RAS, Tomsk 634055, Russia

e-mail: *sawer_beetle@mail.ru, **ikea86@mail.ru, ***bisirovaem@mail.ru, ****muscul-kul@yandex.ru, *****niknov918@gmail.com, *****naitina79@mail.ru

The influence of the local conditions on invasive small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) populations and on Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees vitality have been investigated. The field works were carried out in the Siberian stone pine forests near settlements (semi-artificial high-productive stands) of Tomsk oblast damaged by *I. amitinus* outbreak. On eleven plots the population characteristics and reproductive success of the bark beetle, Siberian stone pine vitality, stand attributes (e.g. age, height and diameter), presence of rot and canker diseases, phytosociological characteristics (as a proxy of soil moisture and fertility), dendrochronological features (as a proxy of weather impact) were measured. By principal component analysis for mixed data and by linear regression with or without mixed effects, we have analyzed the relationships structure between measured features. It was obtained that *I. amitinus* populations and Siberian stone pine vitality during the bark beetle outbreak influenced by several parallel processes. The long-term decrease of Siberian stone pine stands resistance is provoked by aging and low soil fertility. This decrease leads both to more frequent small spruce bark beetles attacks and to higher population density (harems per dm⁻²). Another cause of population density increasing is high variance of Siberian stone pine height along with short-term stresses triggered by shortage of precipitation in early growing season. In such a situation the number of suitable microstations of *I. amitinus*, i.e., stressed trees with well-lit crone, increased. The frequency of the trees attacked by small spruce bark beetle (m³ ha⁻¹) positively related with Siberian stone pine total volume per hectare. The review of literature about natural Siberian stone pine forests in taiga zone allow us to propose low likelihood of *I. amitinus* outbreaks under these conditions. Such forests in taiga have a lot of differences from *P. sibirica* semi-artificial forests near settlements, and these differences are unfavorable for the small spruce bark beetle. In the native south- and middle-taiga forests the risk of the bark beetle outbreaks is high with the correspondence of several criteria. First, the Siberian stone pine stands must be old-grown with a high variance of age. It is only possible if the stand is undisturbed. Second, the soil must be moderately dry. The possible exception is forests under acute stress, like defoliation or fire. *I. amitinus* may impact the undisturbed Siberian stone pine stands as a consequence of migration from such stressed forests.

Keywords: small spruce bark beetle, Siberian stone pine, environmental conditions, outbreaks, vitality, population characteristics, Siberian stone pine forests near settlements, taiga.