

УДК 582.475+595.768.24(571.16)

ФАКТОРЫ УСТОЙЧИВОСТИ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ К ВОЗДЕЙСТВИЮ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА¹

© 2020 г. Н. М. Дебков^{а, *}, Э. М. Бисирова^{а, б}^аИнститут мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
просп. Академический, 10/3, Томск, 634055 Россия^бТомский филиал Всероссийского центра карантина растений, просп. Фрунзе, 109А, Томск, 634069 Россия

*E-mail: nikitadebkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.04.2018 г.

После доработки 13.11.2018 г.

Принята к публикации 10.12.2019 г.

Начало XXI в. сопровождается ростом числа инвазий по всему миру. Наибольшую угрозу представляет ксилофильная энтомофауна, приводящая к деградации лесных экосистем и их биологического разнообразия. На фоне этих глобальных процессов на территории Сибири, активно развивается инвазия уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandf.) в леса с участием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) Цель исследования заключалась в оценке факторов устойчивости пихты сибирской к воздействию уссурийского полиграфа в Западно-Сибирском регионе инвазии. В качестве основных факторов были выбраны возраст дерева, диаметр ствола, пораженность сердцевинной гнилью, толщина коры и напряженность роста. Основная причина выбора именно этих факторов заключается в их пригодности для экспресс-оценки устойчивости пихтовых лесов к воздействию инвайдера. В результате проведенных исследований выявлено достоверное различие диаметров ствола поврежденных и неповрежденных полиграфом деревьев (критерий Манна-Уитни, $p = 0.0068 < 0.05$), также достоверны различия в толщине коры ($p = 0.0002 < 0.05$) и напряженности роста ($p = 0.0087 < 0.05$). Живые деревья в очагах массового размножения инвайдера чаще всего имеют более толстый ствол (от 30 см) и кору (от 8–10 мм), а также характеризуются невысокой напряженностью роста (1.20). Не выявлено различий возраста деревьев по степени их поврежденности ($p = 0.9799 > 0.05$). Пораженность стволовой гнилью также достоверно не отличалась ($p = 0.1995 > 0.05$), однако в более нарушенных насаждениях чаще всего уссурийским полиграфом атакуются деревья с сердцевинной гнилью. Устойчивые сообщества характеризуются слабой пораженностью стволовыми гнилями, большей разновозрастностью и растянутостью распределения стволов по диаметру и толщине коры.

Ключевые слова: Пихта сибирская (*Abies sibirica*), полиграф уссурийский (*Polygraphus proximus*), инвазии ксилофагов, устойчивость лесов, Западная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0024114820020059

Инвазии чужеродных организмов имеют тенденцию постоянно набирать темпы, особенно в развитых странах (Hulme et al., 2009). Наиболее часто инвазионные процессы происходят за счет насекомых (Roques et al., 2010), которые являются мобильной и трудноконтролируемой группой организмов. Вероятно, нарастание случаев инвазий связано с изменениями климатической системы планеты, однако главной причиной и в определенной степени катализатором происходящих процессов является антропогенная деятельность, как правило, транспортировка древесины без учета карантинных мер (Vason et al., 2012). Перспективные прогнозы развития ситуации с инвайдерами не внушают оптимизма. Например, долгосрочное моделирование инвазионных про-

цессов на североамериканском континенте до конца XXI в. (Dukes et al., 2009) предполагает исключительно негативные сценарии, которые различаются только в оценках скорости появления чужеродных организмов (Koch et al., 2011). Исходя из этого приходится констатировать, что инвазионные процессы в будущем будут продолжаться, и поэтому возникает необходимость изучения устойчивости коренной биоты.

В ряде сибирских регионов (включая Томскую область) на фоне этих глобальных процессов наблюдается уникальное для сибирской тайги явление — широкомасштабное усыхание пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в результате инвазии и массового размножения исконно дальневосточного кородея — уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) (Krivets et al., 2015). В первое время после начала массового размножения дальнево-

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (16-44-700782 р-а).

сточного инвайдера в лесах Сибири нередко звучали прогнозы о возможности полной утраты не только лесообразующей роли пихты сибирской, но и биологического вида в целом (Гниненко, Клюкин, 2011). Необходимо отметить, что зачастую воздействие чужеродных организмов на аборигенную биоту приводит к исключительно негативным последствиям, которые имеют очевидные, прямые и измеримые экологические, экономические и социальные последствия. В тех случаях, когда последствия являются серьезными и приводят к сокращению популяций древесных видов в той мере, в которой происходит опережающее изменение состава лесных сообществ, происходит деградация их лесообразующей роли. Среди недавних подобных примеров показательна инвазия ржавчинного гриба (*Cronartium ribicola* J.C. Fisch.), в результате которой в значительной степени потеряла лесообразующую значимость сосна Веймутова (*Pinus strobus* L.) (Ostry et al., 2010), или ситуация с разными видами североамериканских ясеней (*Fraxinus* spp.) и их массовым уничтожением ясеневого узкотелой изумрудной златкой (*Agilus planipennis* Fairmaire) (Poland, McCullough, 2006). В России широкую известность ввиду катастрофичности последствий получила инвазия самшитовой огневки (*Cydalima perspectalis* Walker) на Черноморском побережье и Северном Кавказе (Гниненко и др., 2014) и ясеневого узкотелой изумрудной златки в Европейской части страны (Straw et al., 2013).

В свою очередь, имеющиеся численные показатели, характеризующие деградацию пихтовых лесов от уссурийского полиграфа, показывают, что гибель деревьев составляет в различных насаждениях от 30 до 95% (Кривец и др., 2014). В связи с этим можно сделать важный вывод: в природных условиях не наблюдается гибель всего древостоя, т.е. остаются экземпляры, которые в силу неких причин проявили устойчивость к инвайдерам. Целью работы являлась оценка устойчивости пихты сибирской к уссурийскому полиграфу в естественных насаждениях — очагах инвазии на территории Томской области.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в Томской области на 21 пробной площади (пр. пл.), заложенных в 2012–2016 гг. в рамках формирования сети пунктов постоянного регионального экологического мониторинга (табл. 1). Обследованные насаждения относились к приспевающей или спелой группам возраста и характеризовались на момент исследования разной степенью нарушения — от ослабленных (средневзвешенная категория состояния древостоя (СКС) составляла 1.6–2.0 балла) и средне-ослабленных (СКС колебалась в диапазоне 2.1–2.5 балла) до сильно ослабленных

(СКС варьирует в пределах 2.6–3.5 балла) и деградированных (СКС составляет 3.6 балла и выше).

В подавляющем большинстве обследованных насаждений доминирует пихта сибирская, но также имеются объекты, где роль основного эдификатора древесного яруса выполняют ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) (пр. пл. 3 и 33), сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) (пр. пл. 2) и береза повислая (*Betula pendula* Roth.) (пр. пл. 38). В составе пихтовых древостоев участие пихты колеблется в широком диапазоне — от 3 до 10 единиц, но зависимости жизненного состояния насаждений от ее доли в составе не установлено (коэффициент корреляции Спирмена 0.05). Большая часть древостоев условно одновозрастная (76%), остальные (24%) — условно разновозрастные. В основном изученные древостои среднеполнотны (67%), но существенна доля и высокополнотных сообществ (33%). Преобладают высокобонитетные насаждения (67%), остальные — среднебонитетные (33%). Основная группа типов леса — разнотравная. В результате деятельности уссурийского полиграфа происходит гибель части древостоя, что вызывает изменение микроклиматических условий, в частности светового режима под пологом леса (Krivets et al., 2015). Это выражается в смене эдификаторов живого напочвенного покрова (Чернова, 2014). Поэтому исходный (доинвазионный) тип леса претерпевает изменения тем сильнее, чем выше трансформация горизонтальной структуры древесного яруса. Например, на территории ООПТ “Ларинский ландшафтный заказник” на пр. пр. 1 и 4 как более поврежденных, произошла полная смена мелкотравного типа леса на крапивный, а в менее нарушенных сообществах, представленных пр. пл. 2 и 3, — лишь частичная смена на разнотравный тип.

В таксационных выделах с различной степенью интенсивности массового размножения уссурийского полиграфа заложены пробные площади размером 0.25 га, включающие не менее 100 деревьев основного полога, с определением таксационных показателей древостоя по стандартным методикам. На всех пробных площадях глазомерно осуществляли оценку каждого дерева пихты с использованием шестибальной шкалы категорий жизненного состояния, разработанной с учетом взаимоотношения уссурийского полиграфа и кормовой породы (Кривец и др., 2015).

Для оценки устойчивости деревьев пихты приростным буровым отбирались керны с целью установления наличия сердцевинной гнили и определения возраста. Также производились измерения диаметра ствола мерной вилкой и толщины коры штангенциркулем. Все измерения и отбор кернов выполнены на высоте 1.3 м. На каждой пробной площади взято по 10 образцов как от живых (как правило, I категория состояния, за отсутствием

Таблица 1. Характеристика насаждений, поврежденных уссурийским полиграфом

№ пр. пл.	Состав древостоя, ед.	Поколения	СКС, балл	Диаметр*, см	Высота*, м	Возраст*, лет	Полнота, ед.	Бонитет, кл.	Тип леса
ООПТ “Ларинский ландшафтный заказник”									
1	8П1К1Е+С	I	6.0	28.6 ± 0.9	24.1 ± 0.9	94 ± 4.6	1.1	II	крап
2	3К6П1Е	I	3.8	18.6 ± 0.8	17.6 ± 0.7	57 ± 5.1	0.9	II	рт
3	5Е3П1П1К+С	I	4.7	30.5 ± 1.3	22.7 ± 0.7	95 ± 4.9	1.2	II	рт
4	10П	II	5.0	13.3 ± 0.5	13.6 ± 0.4	55 ± 0.4	1.0	II	крап
	6П1П2К1Е+Ос 10П	I II	5.4 5.0	30.2 ± 1.1 12.7 ± 0.5	26.5 ± 0.6 13.3 ± 0.6	97 ± 5.5 47 ± 7.0			
Томское лесничество									
5	10П+Е ед. К, Ос, Б	I	3.1	27.9 ± 0.8	24.7 ± 0.7	58 ± 3.2	1.0	I	в-рт
30	10П+Е, Б, Ос	I	2.0	26.6 ± 1.1	19.8 ± 1.1	64 ± 3.5	1.2	I	в-рт
Корниловское лесничество									
32	6П3Е1К+Б	I	3.0	21.3 ± 1.1	19.1 ± 0.6	110 ± 14.4	0.5	II	мт
33	4Е3П3Б+К	I	2.9	22.0 ± 0.8	21.2 ± 0.9	85 ± 4.7	0.7	II	рт
34	9П1Е+Б ед. К, С	I	1.8	29.2 ± 0.6	24.5 ± 0.4	73 ± 2.7	0.9	I	рт
Асиновское лесничество									
35	6П2Е1К1Б+Ос	I	2.2	28.7 ± 1.1	22.0 ± 1.5	127 ± 24.1	0.5	III	куст-крап-кп
36	4П2Е2К1Б1Ос	I	2.0	31.2 ± 1.3	22.2 ± 1.1	66 ± 4.5	0.5	I	куст-крап-кп
37	4П2Е2Б2Ос+К	I	2.0	31.0 ± 1.4	18.9 ± 1.3	82 ± 5.2	0.5	II	куст-рт
Первомайское лесничество									
38	7Б1П1Е1Ос	I	4.1	29.0 ± 1.4	24.9 ± 1.3	82 ± 6.8	0.6	III	рт
	9П1Б+К, Е	II	3.1	12.7 ± 0.8	13.0 ± 0.7	54 ± 5.5			
39	4П4Е1К1Б+Ос	I	1.8	26.1 ± 1.1	23.7 ± 1.2	86 ± 5.3	0.6	II	рт
	9П1Е+К	II	3.1	13.6 ± 0.4	13.6 ± 0.9	73 ± 14.4			
40	3П2Е1К4Ос+Б	I	1.7	20.7 ± 0.5	20.2 ± 1.0	84 ± 5.6	0.7	II	рт
41	5П1Е3Ос1Б	I	2.8	18.7 ± 0.9	20.5 ± 1.1	82 ± 4.1	0.6	II	ос-рт
Тегульдетское лесничество									
43	6П3Б1К+Е ед. Ос	I	5.8	21.3 ± 0.9	20.1 ± 1.2	71 ± 1.8	0.6	III	мт-ос
42	5П3Ос1Е1Б+К	I	3.8	26.4 ± 0.3	23.3 ± 0.6	106 ± 5.9	0.7	III	мт-ос
	10П+Е+К	II	5.9	13.0 ± 0.4	13.6 ± 0.6	80 ± 6.4			
46	5П1Е1К3Б+Ос	I	1.6	20.1 ± 0.7	17.7 ± 0.8	124 ± 12.9	0.6	IV	ос
47	4П1Е5Б+К+Ос	I	4.6	19.8 ± 0.7	20.3 ± 1.6	108 ± 11.3	0.5	III	в-ос
48	6П2Е2Б+К	I	4.0	21.7 ± 0.9	20.1 ± 1.1	87 ± 5.3	0.7	III	в-ос

Примечание. * С учетом среднеарифметической ошибки. П – пихта сибирская, К – сосна кедровая сибирская, Е – ель сибирская, С – сосна обыкновенная, Б – береза повислая, Ос – осина; СКС – средневзвешенная категория состояния; тип леса: крап – крапивный; рт – разнотравный, в-рт – ветвико-разнотравный, мт – мелкоотравный, куст-крап-кп – кустарниково-крапивно-крупнопоротниковый, куст-рт – кустарниково-разнотравный, ос-рт – осочково-разнотравный, мт-ос – мелкоотравно-осочковый, ос – осочковый, в-ос – ветвико-осочковый.

которой брали пихты II или III категории, со следами атак полиграфа – смоляными потеками на стволе), так и от погибших деревьев (V и VI категории состояния), обработанных полиграфом.

Обработка собранного материала производилась в программе STATISTICA 10. Помимо методов описательной статистики, использовались непараметрические критерии Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса с целью установления достоверности различий показателей.

Понятие “устойчивость” в работе понимается как способность лесных экосистем сохранять свои структуру и характер функционирования в пространстве и во времени при изменяющихся

условиях среды, в том числе биотических факторов в виде насекомых-ксилофагов. В работе оценивается влияние разных факторов на устойчивость пихты по отношению к воздействию уссурийского полиграфа: возраст дерева, диаметр ствола, толщина коры, напряженность роста (отношение высоты дерева к его диаметру на 1.3 м), пораженность сердцевинной гнилью. Именно эти показатели, на наш взгляд, являются ключевыми в формировании общего жизненного состояния пихты и пригодны для проведения экспресс-оценки устойчивости пихтовых лесов при инвентаризации лесного фонда, что является первоочередной задачей в решении последствий инвазии уссурийского полиграфа в Сибири.

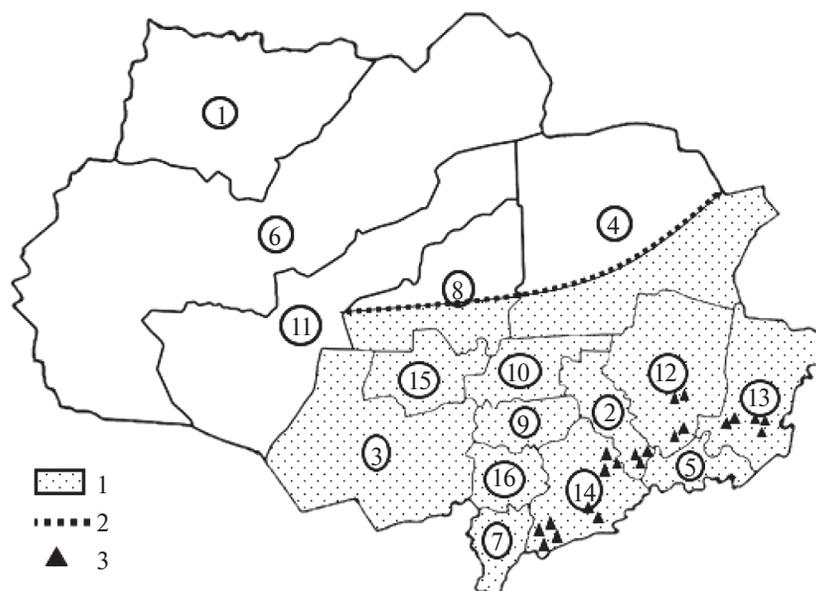


Рис. 1. Распространение уссурийского полиграфа в Томской области и местоположение объектов исследования. 1 – уссурийского полиграфа по состоянию на 2017 г.; 2 – северная граница распространения инвайдера; 3 – расположение пробных площадей; Административные районы: 1 – Александровский; 2 – Асиновский; 3 – Бакчарский; 4 – Верхнекетский, 5 – Зырянский, 6 – Кargasокский, 7 – Кожевниковский, 8 – Колпашевский, 9 – Кривошеинский, 10 – Молчановский, 11 – Парабельский, 12 – Первомайский, 13 – Тегульдетский, 14 – Томский, 15 – Чаинский, 16 – Шегарский.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Современное распространение уссурийского полиграфа в Томской области

По состоянию на 2017 г. достоверно установлено наличие уссурийского полиграфа в пихтовых или с участием пихты сибирской лесах на территории 13 из 16 административных районов Томской области (рис. 1): Асиновского (2), Бакчарского (3), Верхнекетского (4, южная часть), Зырянского (5), Кожевниковского (7), Колпашевского (8, южная часть), Кривошеинского (9), Молчановского (10), Первомайского (12), Тегульдетского (13), Томского (14), Чаинского (15), Шегарского (16). На сегодняшний момент следы деятельности уссурийского полиграфа отсутствуют на территории Александровского (1), Кargasокского (6) и Парабельского (11), а также северных частей Верхнекетского (4) и Колпашевского (8) районов. Предположительно северная граница распространения инвайдера совпадает с границей южной и средней тайги, которая в числе прочего характеризуется сменой эдификаторного значения пихты сибирской на со- и субэдификаторное. Это выражается в снижении лесообразующей роли пихты в средней тайге, где она в большинстве случаев наряду с елью сибирской и сосной кедровой сибирской формирует полидоминантную тайгу. Учитывая современное распространение инвайдера, в перспективе ожидается его появление в южных частях Кargasокского (6) и Парабельского (11) районов.

Заложенные пробные площади располагаются в Асиновском (2), Первомайском (12), Тегульдетском (13) и Томском (14) районах, пихтовые леса которых в первую очередь пострадали в результате инвазии (Кривец и др., 2015). Именно обследование в этих районах выявило, что существует устойчивость пихты сибирской к воздействию уссурийского полиграфа, в результате чего не наблюдается полной гибели деревьев в поврежденных насаждениях.

Влияние распространенности сердцевинной гнили стволов на состояние деревьев и элементов древостоев пихты сибирской

В среднем пораженность сердцевинной гнилью ствола живых деревьев пихты составляет $13.6 \pm 3.6\%$ (медиана равна 10%). Распространенность же гнили у погибших деревьев существенно выше, чем у живых пихт – $22.6 \pm 4.9\%$ (медиана 20%). При этом встречаемость стволовой гнили у живых деревьев находится в диапазоне от 0 до 60% (табл. 2), в то время как у погибших пихт варьирование выше – 0–80%. Однако несмотря на эти отличия, проверка на значимость различий с помощью критерия Манна–Уитни подтвердила нулевую гипотезу ($p = 0.1995 > 0.05$).

Анализ распространенности сердцевинной гнили ствола в разрезе степеней поврежденности древостоев показал, что в деградированных древостоях встречаемость гнили у живых деревьев со-

Таблица 2. Характеристика живых и погибших деревьев в насаждениях, поврежденных уссурийским полиграфом

Район расположения	№ пр. пл.	Характеристика живых деревьев						Характеристика погибших деревьев					
		встре- чаемость гнили, %	возраст*, лет	диаметр ствола*, см	диаметр коры*, мм	коэффициент напряженности роста	встре- чаемость гнили, %	возраст*, лет	диаметр ствола*, см	диаметр коры*, мм	коэффициент напряженности роста		
ООПТ "Ларин- ский ланд- шафтный заказник"	1	0	84.4 ± 9.6	26.6 ± 3.9	9.2 ± 1.0	1.30	20	71.8 ± 3.6	19.5 ± 2.1	7.4 ± 1.7	1.21		
	2	30	53.3 ± 11.8	25.6 ± 3.1	5.6 ± 0.4	1.14	60	71.4 ± 20.6	29.2 ± 3.2	7.0 ± 0.9	1.22		
	3	10	68.6 ± 7.6	28.6 ± 3.0	7.8 ± 0.9	1.21	40	73.0 ± 10.1	30.6 ± 2.8	7.2 ± 0.7	1.09		
	4	20	67.4 ± 9.5	24.9 ± 2.7	6.6 ± 0.6	1.01	80	106.0 ± 3.5	34.0 ± 2.2	8.4 ± 0.6	1.05		
	5	15	83.0 ± 7.7	37.3 ± 1.9	8.5 ± 0.6	1.18	45	66.3 ± 4.7	27.4 ± 1.4	6.0 ± 0.3	1.08		
Томское лес- ничество	30	20	55.1 ± 5.1	35.8 ± 3.4	10.6 ± 1.3	1.25	10	42.2 ± 2.5	21.2 ± 2.6	5.0 ± 0.7	1.21		
	32	20	69.2 ± 3.8	28.0 ± 4.0	7.4 ± 1.2	1.20	20	87.6 ± 11.9	26.4 ± 4.3	7.4 ± 1.4	1.02		
Корниловское лесничество	33	0	82.4 ± 3.6	26.8 ± 3.5	7.6 ± 0.8	1.12	0	76.0 ± 4.9	21.6 ± 1.2	6.0 ± 0.6	0.97		
	34	30	63.3 ± 3.2	30.4 ± 2.0	8.9 ± 0.9	1.28	0	60.2 ± 2.9	22.8 ± 2.2	5.9 ± 0.6	1.60		
	35	60	94.3 ± 6.1	31.0 ± 3.0	7.6 ± 1.1	1.26	0	73.2 ± 10.8	22.6 ± 3.3	5.8 ± 0.8	1.08		
Асиновское лесничество	36	40	63.2 ± 7.2	36.7 ± 4.5	8.4 ± 0.9	1.40	0	48.0 ± 3.3	18.7 ± 7.0	4.8 ± 1.1	1.35		
	37	0	68.2 ± 9.4	41.9 ± 3.6	11.8 ± 1.4	—	0	74.2 ± 5.2	32.8 ± 5.6	7.8 ± 1.4	—		
Первомайское лесничество	38	20	39.8 ± 1.8	18.2 ± 3.3	6.6 ± 1.1	1.10	40	63.0 ± 8.5	24.2 ± 4.1	5.4 ± 0.6	0.87		
	39	20	62.4 ± 9.0	26.4 ± 4.8	7.4 ± 0.9	1.31	0	81.2 ± 3.3	18.0 ± 1.6	4.6 ± 0.6	0.91		
Тегульдское лесничество	40	0	72.2 ± 8.1	25.7 ± 1.6	7.0 ± 0.3	1.15	20	81.8 ± 8.0	16.1 ± 1.8	5.8 ± 0.6	0.93		
	41	0	79.8 ± 1.6	23.0 ± 3.9	6.8 ± 0.7	1.17	20	63.4 ± 6.6	17.4 ± 2.1	4.6 ± 0.2	1.02		
	42	0	99.0 ± 5.7	27.3 ± 2.1	7.8 ± 0.4	1.07	40	88.4 ± 10.5	25.0 ± 2.3	6.6 ± 1.0	1.03		
	43	0	51.8 ± 1.6	13.5 ± 2.3	5.0 ± 0.4	1.34	20	55.8 ± 5.2	22.4 ± 2.9	4.6 ± 0.7	1.23		
	46	0	132.0 ± 22.3	24.4 ± 1.1	9.4 ± 1.0	1.17	0	97.8 ± 9.4	18.0 ± 2.6	6.2 ± 0.7	1.17		
47	0	109.0 ± 16.1	30.9 ± 3.8	9.6 ± 0.9	1.22	40	79.0 ± 5.9	20.6 ± 2.3	5.8 ± 0.6	1.04			
48	0	84.4 ± 9.6	26.6 ± 3.9	9.2 ± 1.0	1.22	20	71.8 ± 3.6	19.5 ± 2.1	7.4 ± 1.7	1.02			

Примечание: * С учетом среднеарифметической ошибки.

ставляет $5.0 \pm 3.4\%$ (лимиты 0–20%), а у погибших пихт – $40.0 \pm 8.9\%$ (лимиты 20–80%), в сильно ослабленных насаждениях у живых деревьев – $10.0 \pm 6.3\%$ (лимиты 0–30%), у погибших пихт – $24.0 \pm 9.8\%$ (лимиты 0–60%), в средне-ослабленных сообществах у живых деревьев – $22.5 \pm 8.1\%$ (лимиты 0–60%), у погибших пихт – $19.2 \pm 8.0\%$ (лимиты 0–45%), в ослабленных фитоценозах у живых деревьев – $17.5 \pm 10.3\%$ (лимиты 0–40%), а у погибших пихт стволовая гниль не выявлена. Различие по встречаемости сердцевинной гнили у живых деревьев в ряду поврежденности древостоев не значима (критерий Краскела–Уоллиса, $p = 0.3241 > 0.05$), однако установлено значимое отличие в сравнении пораженности стволовой гнилью погибших деревьев по степени ослабленности пихтовых насаждений (критерий Краскела–Уоллиса, $p = 0.0285 < 0.05$).

Сравнение общей (суммарной по обеим группам деревьев) распространенностью сердцевинной гнили ствола по жизненному состоянию древостоев не выявила значимых различий (критерий Краскела–Уоллиса, $p = 0.3785 > 0.05$). При этом встречаемость стволовой гнили в деградированных насаждениях составляет $22.5 \pm 6.0\%$ (варьирование 10–50%), в сильно ослабленных древостоях – $17.0 \pm 7.7\%$ (варьирование 0–45%), в средне-ослабленных сообществах – $20.8 \pm 4.2\%$ (варьирование 10–30%), в ослабленных фитоценозах – $8.7 \pm 5.1\%$ (варьирование 0–20%). Таким образом, сопоставимые значения распространенности сердцевинной гнили ствола имеют средне и сильно ослабленные, а также деградированные насаждения, но существенно ниже этот показатель у ослабленных древостоев.

Влияние возраста на состояние деревьев и элементов древостоев пихты сибирской

В среднем возраст живых деревьев (75 ± 5 лет при медиане, равной 69 г.) не отличается от такового у погибших пихт (73 ± 3 г. с медианой в 73 г.). Различается диапазон колебаний возраста, который шире у живых деревьев (40–132 г.) по сравнению с погибшими пихтами (42–106 лет). Сравнение возраста живых и погибших деревьев с помощью критерия Манна–Уитни не выявила различий между ними ($p = 0.9799 > 0.05$).

Анализ варьирования возраста деревьев в разрезе степеней поврежденности древостоев показал, что в деградированных насаждениях возраст живых деревьев составляет 80 ± 9 лет (лимиты 52–109 лет), у погибших пихт – 79 ± 7 лет (лимиты 56–106 лет), в сильно ослабленных древостоях у живых деревьев – 74 ± 6 лет (лимиты 53–84 г.), у погибших пихт – 74 ± 4 г. (лимиты 63–88 лет), в средне-ослабленных сообществах у живых деревьев – 68 ± 8 лет (лимиты 40–94 г.), у погибших пихт – 68 ± 6 лет (лимиты 42–82 г.), в ослаблен-

ных фитоценозах у живых деревьев – 82 ± 17 лет (лимиты 63–132 г.), у погибших пихт – 70 ± 11 лет (лимиты 48–98 лет). Значимых различий в возрасте живых и погибших деревьев в ряду поврежденности древостоев не выявилось (критерий Краскела–Уоллиса $p = 0.8124 > 0.05$ и $p = 0.7728 > 0.05$, соответственно).

В целом значимые различия в возрасте деревьев в насаждениях с разной степенью поврежденности отсутствуют (критерий Краскела–Уоллиса $p = 0.5761 > 0.05$). При этом возраст деревьев в деградированных древостоях составляет 79 ± 6 лет (варьирование 54–94 г.), в сильно ослабленных – 74 ± 3 г. (варьирование 62–79 лет), в средне-ослабленных сообществах – 68 ± 6 лет (варьирование 49–84 г.), в ослабленных фитоценозах – 76 ± 13 лет (варьирование 56–115 лет). Это означает, что сопоставимые значения возраста имеются в насаждениях всех степеней поврежденности, но в менее ослабленных сообществах встречаются более старовозрастные особи.

Влияние диаметра ствола на состояние деревьев и древостоев пихты сибирской

В среднем диаметр ствола у живых деревьев составляет 28.1 ± 1.4 см (медиана равна 26.8 см). Толщина же стволов у погибших деревьев существенно меньше, чем у живых пихт – 23.2 ± 1.1 см (медиана 22.4 см). При этом диаметр ствола у живых деревьев варьирует в диапазоне от 13.5 до 41.9 см, в то время как у погибших пихт амплитуда колебаний меньше – 16.1–34.0 см. Различие в диаметре живых и погибших деревьев с помощью критерия Манна–Уитни показала значимую разницу между ними ($p = 0.0068 < 0.05$).

Анализ варьирования толщины стволов в разрезе степеней поврежденности древостоев показал, что в деградированных древостоях диаметр ствола у живых деревьев составляет 25.3 ± 2.5 см (лимиты 13.5–30.9 см), у погибших пихт – 25.3 ± 2.4 см (лимиты 19.5–34.0 см), в сильно ослабленных насаждениях у живых деревьев – 26.0 ± 0.8 см (лимиты 23.0–28.0 см), у погибших пихт – 22.8 ± 2.1 см (лимиты 17.4–29.2 см), в средне-ослабленных сообществах у живых деревьев – 29.1 ± 2.9 см (лимиты 18.2–37.3 см), у погибших пихт – 21.6 ± 1.7 см (лимиты 16.1–27.4 см), в ослабленных фитоценозах у живых деревьев – 33.3 ± 3.8 см (лимиты 24.4–41.9 см), у погибших пихт – 23.1 ± 3.4 см (лимиты 18.0–32.8 см). Сравнение диаметра ствола живых и погибших деревьев в ряду поврежденности древостоев значимых различий не показало (критерий Краскела–Уоллиса $p = 0.4329 > 0.05$ и $p = 0.7112 > 0.05$, соответственно).

В целом, достоверных различий по диаметру стволов в древостоях с разной степенью поврежден-

ности уссурийским полиграфом не выявлено (критерий Краскела–Уоллиса $p = 0.8236 > 0.05$). При этом средний диаметр ствола в деградированных насаждениях составляет 25.3 ± 1.8 см (варьирование 17.9–29.6 см), в сильно ослабленных древостоях – 24.4 ± 1.3 см (варьирование 20.2–27.4 см), в средне-ослабленных сообществах – 25.3 ± 1.9 см (варьирование 20.9–32.3 см), в ослабленных фитоценозах – 28.2 ± 3.4 см (варьирование 21.2–37.3 см). Таким образом, сопоставимые значения диаметра ствола имеются в насаждениях всех степеней поврежденности, но в менее ослабленных сообществах встречаются более толстомерные особи (рис. 2).

Влияние толщины коры на состояние деревьев и древостоев пихты сибирской

В среднем толщина коры у живых деревьев составляет 8.0 ± 0.3 мм (медиана равна 7.8 мм). Толщина же коры погибших деревьев существенно меньше, чем у живых пихт – 6.2 ± 0.2 мм (медиана 6.0 мм). При этом толщина коры у живых деревьев варьирует в диапазоне от 5.0 до 11.8 мм, в то время как у погибших пихт амплитуда колебаний меньше – 4.6–8.4 мм. Проверка на достоверность различий с помощью критерия Манна–Уитни позволила утверждать о значимой разнице толщины коры живых и погибших деревьев ($p = 0.0002 < 0.05$).

Анализ варьирования толщины коры в разрезе степеней поврежденности древостоев показал, что в деградированных древостоях толщина коры у живых деревьев составляет 7.7 ± 0.7 мм (лимиты 5.0–9.6 мм), а у погибших пихт – 6.7 ± 0.5 мм (лимиты 4.6–8.4 мм), в сильно ослабленных насаждениях у живых деревьев – 7.3 ± 0.6 мм (лимиты 5.6–9.2 мм), у погибших пихт – 6.5 ± 0.5 мм (лимиты 4.6–7.4 мм), в средне-ослабленных сообществах у живых деревьев – 7.9 ± 0.6 мм (лимиты 6.6–10.6 мм), а у погибших пихт – 5.4 ± 0.2 мм (лимиты 4.6–6.0 мм), в ослабленных фитоценозах у живых деревьев – 9.6 ± 0.7 мм (лимиты 8.4–10.8 мм), у погибших пихт – 6.2 ± 0.6 мм (лимиты 4.8–7.8 мм). Значимых различий в толщине коры живых и мертвых деревьев в ряду поврежденности древостоев не выявлено (критерий Краскела–Уоллиса $p = 0.1941 > 0.05$ и $p = 0.2500 > 0.05$, соответственно).

В целом, достоверных различий по толщине коры в древостоях с разной степенью поврежденности уссурийским полиграфом не выявлено (критерий Краскела–Уоллиса $p = 0.8236 > 0.05$). При этом толщина коры в деградированных насаждениях составляет 7.2 ± 0.5 мм (варьирование 4.8–8.3 мм), в сильно ослабленных древостоях – 6.9 ± 0.4 мм (варьирование 5.7–8.3 мм), в средне-ослабленных сообществах – 6.7 ± 0.3 мм (варьирование 6.0–7.8 мм), в ослабленных фитоценозах – 7.9 ± 0.7 мм (варьирование 6.6–9.8 мм). Таким об-

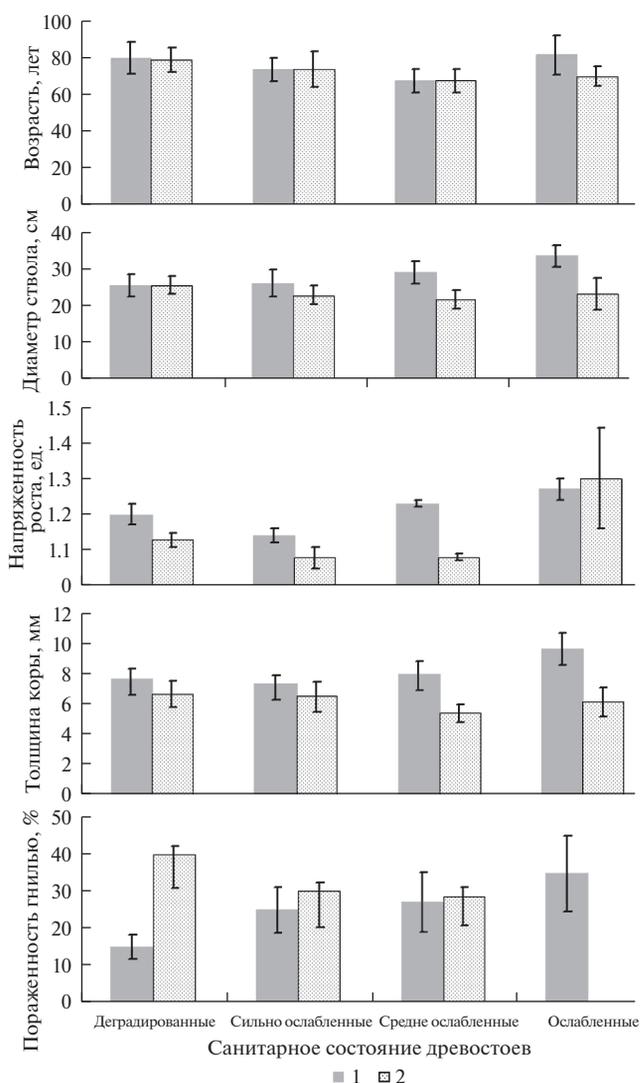


Рис. 2. Значения показателей живых и погибших деревьев в древостоях пихты сибирской разного санитарного состояния. 1 – живые деревья, 2 – погибшие деревья.

разом, сопоставимые значения толщины коры имеются в насаждениях всех степеней поврежденности, но в менее ослабленных сообществах встречаются более толстокорые особи.

Влияние напряженности роста на состояние деревьев и древостоев пихты сибирской

В среднем напряженность роста у живых деревьев составляет 1.20 ± 0.02 (медиана равна 1.20). Напряженность же роста у погибших деревьев существенно выше, чем у живых пихт – 1.10 ± 0.04 мм (медиана 1.06). При этом напряженность роста у живых деревьев варьирует в диапазоне от 1.01 до 1.40, в то время как у погибших пихт амплитуда колебаний больше – 0.87–1.60. Проверка на достоверность различий с помощью критерия Ман-

на—Уитни позволила утверждать о значимой разнице в напряженности роста погибших и жизнеспособных деревьев пихты ($p = 0.0002 < 0.05$).

Анализ варьирования напряженности роста в разрезе степеней поврежденности древостоев показал, что в деградированных древостоях напряженность роста у живых деревьев составляет 1.19 ± 0.05 (лимиты 1.01–1.34), а у погибших пихт — 1.11 ± 0.04 (лимиты 1.03–1.23), в сильно ослабленных насаждениях у живых деревьев — 1.17 ± 0.02 (лимиты 1.12–1.22), а у погибших пихт — 1.05 ± 0.04 (лимиты 0.97–1.22), в средне ослабленных сообществах у живых деревьев — 1.21 ± 0.03 (лимиты 1.10–1.31), у погибших пихт — 1.01 ± 0.05 (лимиты 0.87–1.21), в ослабленных фитоценозах у живых деревьев — 1.28 ± 0.07 (лимиты 1.17–1.40), у погибших пихт — 1.37 ± 0.12 (лимиты 1.17–1.60).

Значимых отличий напряженности роста живых и мертвых деревьев в ряду поврежденности древостоев не выявлено (критерий Краскела—Уоллиса $p = 0.4868 > 0.05$ и $p = 0.0542 > 0.05$, соответственно).

В целом различия в напряженности роста пихты в различных по состоянию древостоях не значимы (критерий Краскела—Уоллиса $p = 0.1356 > 0.05$). При этом напряженность роста в деградированных насаждениях составляет 1.15 ± 0.04 (варьирование 1.03–1.28), в сильно ослабленных древостоях — 1.11 ± 0.02 (варьирование 1.04–1.18), в средне-ослабленных сообществах — 1.11 ± 0.04 (варьирование 0.98–1.23), в ослабленных фитоценозах — 1.33 ± 0.08 (варьирование 1.17–1.44). Таким образом, сопоставимые значения напряженности роста имеются в насаждениях всех степеней поврежденности, за исключением менее ослабленных, где она более низкая.

Полученные данные, характеризующие встречаемость сердцевинной гнили ствола, показывают, что в целом погибшие пихты примерно в 2 раза чаще поражены стволовой гнилью по сравнению с живыми особями. Более дифференцированное рассмотрение по грациям ослабленности изучаемых фитоценозов подтвердило, что действительно в ослабленных и средне-ослабленных насаждениях различий во встречаемости сердцевинной гнили ствола у живых и погибших деревьев не существует, но они наблюдаются в деградированных сообществах. Сильно ослабленные древостои занимают промежуточное положение. При этом встречаемость стволовой гнили среди живых деревьев не имеет различий в насаждениях, нарушенных в разной степени, но достоверно отличается пораженность сердцевинной гнилью ствола у погибших пихт, которая нарастает с увеличением ослабленности сообществ. Иными словами, в менее устойчивых насаждениях при всех прочих равных условиях чаще всего уссурийским полиграфом атакуются деревья,

имеющие стволовую гниль. Однако статистически подтвержденная связь между общей пораженностью насаждений стволовой гнилью с их жизненным состоянием не установлена. Причем нет различий во встречаемости сердцевинной гнили ствола у деградированных, сильно и средне-ослабленных насаждений (17.0–22.5%), от которых отличаются ослабленные сообщества, имеющие значимо меньшую встречаемость стволовой гнили (8.7%). Таким образом, сердцевинную гниль ствола у пихт следует считать весомым, но имеющим второстепенное значение фактором. С другой стороны, зараженность корневыми грибными патогенами, в частности, корневой губкой (*Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst.) является основным фактором неустойчивости пихты к воздействию уссурийского полиграфа (Донякина и др., 2013).

Установлено, что отсутствует связь возраста пихт как с категорией состояния отдельного дерева, так и со средневзвешенной характеристикой состояния всего древостоя. Объяснение этому видится в том, что в силу экологии пихты, которая характеризуется наибольшей теневыносливостью среди других лесообразующих видов, ее сообществам присуща с одной стороны разновозрастность, с другой — “скрытая одновозрастность”, при которой деревья одинакового возраста существенно отличаются по биометрическим параметрам (в первую очередь имеется в виду высота и диаметр). Но и понятие “разновозрастность” следует делить на разновозрастность насаждения, как например, возрастные поколения, выделяемые по высоте и относительной полноте (табл. 1, пр. пл. 3, 4, 38, 39, 42), так и разновозрастность верхнего яруса. Условно говоря, первое понятие можно назвать “вертикальная” разновозрастность, а второе — “горизонтальная”. В этой связи заслуживает внимание только тот факт, что более устойчивые насаждения (категория “ослабленные”) отличаются от более поврежденных древостоев широкой амплитудой возраста с наличием старовозрастных экземпляров. Т.е. более устойчивы сообщества с “горизонтальной” разновозрастностью, а в противоположность им слабо устойчивы насаждения с “вертикальной разновозрастностью”, что обусловлено низкой устойчивостью вступающих в верхний полог стадийно более молодых деревьев, относящихся, как правило, к позднему виргинильному оттогенетическому состоянию. Несколько иной характер взаимоотношений “короед — дерево” отмечается в Северной Америке. Например, изучение влияния соснового короеда (*Ips confusus* LeConte) в лесах юго-запада США с доминированием сосны съедобной (*Pinus edulis* Engelm.) показало (Floyd et al., 2009), что первоочередное воздействие оказывается на крупные, преимущественно старовозрастные, деревья. Возможно, объяснение заключается в том, что *Ips confusus* значительно крупнее

(практически в 2 раза) *Polygraphus proximus* при некотором превосходстве биометрических размеров пихты сибирской над сосной съедобной (Дебков, 2018). В очагах же уссурийского полиграфа подобный характер воздействия оказывает на пихту сибирскую большой черный усач (*Monochamus urussovi* Fischer von Waldheim).

Выявлено, что живые деревья имеют больший диаметр ствола по сравнению с погибшими пихтами примерно на величину одной ступени толщины и в целом среди них встречаются более толстомерные особи (превышение составляет до двух ступеней толщины). При этом, как оказалось, в деградированных и сильно ослабленных древостоях эта разница не наблюдается, а в менее поврежденных насаждениях (средне-ослабленные и ослабленные) их разница достоверна. Это указывает на то, что насаждения, которые в большей степени повреждены, характеризуются более сжатым распределением по толщине стволов деревьев, образующих древостой. Однородное строение по диаметру сообществ косвенным образом свидетельствует о большей гомогенизации структуры насаждения в целом. Образно говоря, подтвержден общеизвестный постулат, согласно которому устойчивые сообщества характеризуются большей структурной сложностью и разнообразием в строении. Наряду с уже сказанным, отмечена и еще одна интересная закономерность. Все обследованные насаждения имеют примерно одинаковые таксационные показатели. В связи с этим не установлено связи между диаметром ствола деревьев и санитарным состоянием древостоев в целом, поскольку средний диаметр примерно равен. Однако его амплитуда в зависимости от степени ослабленности насаждений отличается. Для менее нарушенных древостоев (категории “ослабленные” и “средне ослабленные”) характерно наличие в составе более толстомерных особей, в нашем случае это пихты с диаметром от 30 см, что позволяет определить это значение как физический предел освоения кормовой породы для уссурийского полиграфа. Следует отметить, что в первых публикациях (Баранчиков и др., 2011), посвященных инвазии уссурийского полиграфа, делались выводы об отсутствии его приуроченности к деревьям определенного диаметра. Однако это не подтверждается нашими исследованиями и данными других ученых (Bleiker et al., 2003), которые показали, что в результате влияния долгоносика (*Dryocoetes confusus* Swaine) на состояние пихты субальпийской (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.), чаще всего повреждаются деревья среднего диаметра и выше, что авторы объясняют меньшей устойчивостью старовозрастных деревьев. По нашим данным (Дебков, 2018) в пихтовых насаждениях, сформировавшихся на вырубках из сохраненного подроста, характеризующихся “скрытой одновозрастностью”, происходит

преимущественный отпад деревьев до средней ступени толщины включительно. Более того, выявленная ранее на примере *Populus tremuloides* Michx. закономерность, по которой в случае гибели деревьев с диаметром выше среднего по древостою происходит деградация сообщества (Worrall et al., 2008), подтверждается и нашими данными. Некоторыми авторами отмечается и комбинированный характер повреждения, при котором гибель деревьев с величиной диаметра имеет u-образную кривую (Vieilledent et al., 2009), т.е. больше повреждаются тонкие особи, ослабленные в результате конкуренции за ресурсы, и старые – в результате естественного ослабления жизненности.

Толщина коры и ее влияние на способность уссурийским полиграфом заселять деревья пихты подтвердилась, при этом благодаря данным по варьированию этого показателя можно выделить толстомеры особи, которые более устойчивы и к ним относятся деревья с толщиной коры от 8–10 мм и выше. Кроме того, в деградированных, сильно и средне-ослабленных древостоях толщина коры у живых и погибших деревьев различается несущественно, а в менее поврежденных насаждениях (категория “ослабленные”) их разница достоверна. Таким образом, в наиболее устойчивых насаждениях уссурийскому полиграфу приходится осваивать тонкокорые особи. В пользу этого указывает отсутствие различий в целом по насаждению толщины коры в разрезе нарушенности сообществ и ее связи со средневзвешенной категорией состояния древостоя. Отличие же более устойчивых насаждений в наличии относительно толстокорых особей. Помимо толщины коры представляет интерес сравнительный анализ строения коры разных видов пихт (Баранчиков и др., 2014а), который показал, что одним из факторов устойчивости служат количество и особенность расположения склеренхимных клеток флоэмы коры. Оказалось, что пихта сибирская уступает по этому показателю европейским видам пихт *Abies alba* Mill. и *Abies nordmanniana* (Steven) Spach. Анатомическое строение коры основной кормовой породы инвайдера на Дальнем Востоке – пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim.) отличает более высокая конституционная устойчивость: в ее лубе по сравнению с пихтой сибирской группы склерид гораздо длиннее в осевом направлении, а их число в тангенциальных рядах, как и число самих рядов, выше.

Напряженность роста деревьев как интегральный показатель конкуренции в общем смысле также статистически достоверно влияет на жизненное состояние поврежденных насаждений. Однако варьирование данного показателя у живых и погибших деревьев примерно одинаковое. Это позволяет предположить, что данная закономерность в большей степени относится к конкретному сообществу. Отмечено, что коэффици-

ент напряженности роста для изученных пихтовых лесов выше критического значения (1.0) как у живых деревьев (1.20 ± 0.02), так и у погибших пихт (1.10 ± 0.04), т.е. в целом их напряженность роста фоновая (нормальная). Одним из признаков напряженности роста деревьев является динамика радиального прироста ствола, связь которого с хронологией отпада пихты в очаге массового размножения уссурийского полиграфа ранее была подтверждена (Баранчиков и др., 2014б). Судя по нашим данным, в ряду деградации увеличивается напряженность роста как живых, так и погибших деревьев. Причем в деградированных, сильно и средне-ослабленных древостоях коэффициент напряженности роста у живых деревьев ниже, чем и у погибших. В менее поврежденных насаждениях (категории “ослабленные”) разница обратная, поэтому данный показатель не влияет на состояние деревьев в устойчивых сообществах. Достоверность связи напряженности роста живых и мертвых деревьев в ряду поврежденности древостоев не подтвердилась. Таким образом, сопоставимые значения напряженности роста имеются в насаждениях всех степеней поврежденности, за исключением менее нарушенных (категория “ослабленные”), где она более низкая.

Заключение. Проблема устойчивости пихты сибирской и сообществ с ее участием (доминированием) на территории Западной Сибири к воздействию уссурийского полиграфа – инвайдера дальневосточной энтомофауны чрезвычайно важна как для практики лесного хозяйства, так и для понимания фундаментальных вопросов взаимодействия коренной растительности с инвазивными организмами. На основании результатов комплексного исследования поврежденных насаждений с охватом 5 параметров – относительно простых при проведении экспресс-оценок выявлены основные закономерности устойчивости пихты сибирской в очагах массового размножения уссурийского полиграфа. Деревья пихты, имеющие сердцевинную гниль ствола, с повышенной напряженностью роста, относительно тонкомерные и тонкокорые повреждаются уссурийским полиграфом в первую очередь, поэтому следует считать рассмотренные факторы (за исключением, возраста) значимыми и имеющими первостепенное значение в вопросе устойчивости пихтовых лесов к воздействию уссурийского полиграфа. Обозначенная устойчивость в перспективе (на протяжении нескольких поколений) при длительном сохранении векторизованности отбирающего фактора может привести к возникновению адаптации. Установлено, что в отношении пихты сибирской уже происходит селективное действие отбора. При этом, при котором главным фактором выступает уссурийский полиграф, что приводит к формированию нового типа энтомогенной сукцессии.

Авторы выражают благодарность Н.А. Черновой (к.б.н., н.с. ИМКЭС СО РАН) за предоставление характеристики типов леса на пробных площадях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю.Н., Астраханцева Н.В., Щуров В.И., Александрова М.С., Мухина Л.Н., Серая Л.Г., Пашенова Н.В.* Склереиды флоэмы как возможный фактор устойчивости пихт к атакам инвазивного кородея // Интерэкспо Гео-Сибирь. Матер. Десятого Международ. науч. конгр. (Новосибирск, 8–18 апреля 2014 г.). Новосибирск: Сибирская государственная геодезическая академия, 2014а. Т. 3. № 2. С. 277–282.
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М.* Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2014б. № 6. С. 132–138.
- Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А.* Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Там же. 2011. № 4. С. 78–81.
- Гниненко Ю.И., Клюкин М.С.* Уссурийский короед на территории России // Защита и карантин растений. 2011. № 11. С. 32–34.
- Гниненко Ю.И., Ширяева Н.В., Щуров В.И.* Самшитовая огневка – новый инвазивный организм в лесах российского Кавказа // Карантин растений. Наука и практика. 2014. № 1(7). С. 32–36.
- Дебков Н.М.* Закономерности изменения структуры пихтовых лесов, поврежденных в результате инвазии уссурийского полиграфа // Лесотехнический журн. 2018. Т. 8. № 1. С. 13–22.
- Донякина С.С., Ковалев А.В., Тарасова О.В., Пальникова Е.Н., Астапенко С.А., Суховольский В.Г.* Устойчивость пихты сибирской к ксилофагам: сопоставление визуальных и инструментальных оценок // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI. № 3–4. С. 26–30.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пашенова Н.В., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н.* Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование поврежденных насаждений): Методическое пособие. Томск: Издательский дом “УМИУМ”. 2015. 48 с.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пац Е.Н., Чернова Н.А., Демидко Д.А., Мухортова Л.А., Пашенова Н.В., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н.* Механизмы экспансии и роль уссурийского полиграфа в современных сукцессионных процессах сибирской тайги: итоги трёхлетних исследований // VIII Чтения памяти О.А. Катаева. (г. Санкт-Петербург, 18–20 ноября 2014 г.) СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 2014. С. 41–42.
- Чернова Н.А.* Трансформация растительного покрова пихтовых лесов под влиянием уссурийского полиграфа // Интерэкспо Гео-Сибирь. Матер. Десятого Международ. науч. конгр. (Новосибирск, 8–18 апреля 2014 г.). Новосибирск: Сибирская государственная геодезическая академия, 2014. Т. 3. № 2. С. 271–277.

- Bacon S.J., Bacher A., Aebi S. Gaps in border controls are related to quarantine alien insect invasions in Europe // *PLOS one*. 2012. V. 7. №. 10. P. 1–9.
- Bleiker K.P., Lindgren B.S., Maclauchlan L.E. Characteristics of subalpine fir susceptible to attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) // *Canadian J. Forest Research*. 2003. V. 33(8). P. 1538–1543.
- Dukes J.S., Pontius J., Orwig D., Garnas J.R., Rodgers V.L., Brazee N., Cooke B., Theoharides K.A., Stange E.E., Harrington R., Ehrenfeld J., Gurevitch J., Lerdau M., Stinson K., Wick R., Ayres M. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict? // *Canadian J. Forest Research*. 2009. V. 39(2). P. 231–248.
- Floyd M.L., Clifford M., Cobb N.S., Hanna D., Delph R., Ford P., Turner D. Relationship of stand characteristics to drought-induced mortality in three Southwestern piñon-Juniper woodlands // *Ecological Applications*. 2009. V. 19(5). P. 1223–1230.
- Hulme P.E., Pysek P., Nentwig W., Vila M. Will threat of biological invasions unite the European Union? // *Science*. 2009. V. 324. P. 40–41.
- Koch F.H., Yemshanov D., Colunga-Garcia M., Magarey R.D., Smith W.D. Potential establishment of alien-invasive forest insect species in the United States: where and how many? // *Biological Invasions*. 2011. V. 13(4). P. 969–985.
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Transformation of taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // *Russian J. Biological Invasions*. 2015. V. 6. № 2. P. 94–108.
- Ostry M.E., Laflamme G., Katovich S.A. Silvicultural approaches for management of eastern white pine to minimize impacts of damaging agents // *Forest Pathology*. 2010. V. 40. P. 332–346.
- Poland T.M., McCullough D.G. Emerald ash borer: invasion of the urban forest and the threat to North America's ash resource // *J. Forestry*. 2006. V. 104. № 3. P. 118–124.
- Roques A., Kenis M., Lees D., Lopez-Vaamonde C., Rabitsch W., Rasplus J.-Y., Roy D. Alien terrestrial arthropods of Europe // *BioRisk*. 2010. V. 4. 1038 p.
- Straw N.A., Williams D.T., Kulinich O., Gninenko Y.I. Distribution, impact and rate of spread of emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) in the Moscow region of Russia // *Forestry*. 2013. V. 86. № 5. P. 515–522.
- Vieilledent G., Courbaud B., Kunstler G., Dhôte J.-F., Clark J.S. Biases in the estimation of size-dependent mortality models: Advantages of a semiparametric approach // *Canadian J. Forest Research*. 2009. V. 39(8). P. 1430–1443.
- Worrall J.J., Egeland L., Eager T., Mask R.A., Johnson E.W., Kemp P.A., Shepperd W.D. Rapid mortality of *Populus tremuloides* in southwestern Colorado, USA // *Forest Ecology and Management*. 2008. V. 255. Iss. 3–4. P. 686–696.

Resistance Factors of a Siberian Fir to *Polygraphus proximus* Bark Beetle

N. M. Debkov^{1,*} and E. M. Bisirova^{1,2}

¹*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Academicheskoy ave, 10/3, Tomsk, 634055 Russia*

²*All-Russian Center of Plants Quarantine, Tomsk branch, Frunze ave, 109A, Tomsk, 634069 Russia*

*E-mail: nikitadebkov@yandex.ru

The beginning of the XXI century was characterized by an increasing number of biological invasions. The biggest threat of them all poses the xylophilic entomofauna, that leads to the forest ecosystems overall degradation, especially in terms of biodiversity. Siberia currently suffers from *Polygraphus proximus* Blandf. (Ussuri polygraph beetle) invasion into Siberian fir forests (*Abies sibirica* Ledeb.). The goal of this research was to assess the factors contributing to the resistance of Siberian fir to Ussuri polygraph beetle in West-Siberian invasion region. The major factors chosen were the following ones: tree's age, trunk's diameter, central rot presence, bark thickness and growth stress. The main reason for choosing those specific factors is their convenience for the express-test of fir forests resistance to the invader. As a result, a reliable difference was found in mean trunks diameter (Mann-Whitney, $p = 0.0068 < 0.05$), bark thickness ($p = 0.0002 < 0.05$) and growth stress ($p = 0.0087 < 0.05$) of affected and non-affected trees. Living trees in the breeding grounds of the invader usually have a larger trunk (>30 cm in diameter) and thicker bark (8–10 mm) while also having the lower growth stress (1.20). No significant differences were found in the age of affected trees ($p = 0.9799 > 0.05$). Central rot presence was also found to lack any significant correlation with the invader attacks ($p = 0.1995 > 0.05$), but in heavier affected forest stands trees with a central rot would be attacked by Ussuri polygraph more often than healthy ones. Sustainable communities usually are affected by central rot only slightly, and are characterized also by more significant age variation and stretched distribution of tree trunks' by diameter and bark thickness.

Keywords: *Siberian fir, Abies sibirica, Ussuri polygraph beetle, Polygraphus proximus, xylophages invasions, forests resistance, Western Siberia.*

Acknowledgements: This study was carried out with a financial support from RFBR (16-44-700782 p-a).

REFERENCES

- Bacon S.J., Bacher A., Aebi S., Gaps in border controls are related to quarantine alien insect invasions in Europe, *PLOS one*, 2012, Vol. 7, No. 10, pp. 1–9.
- Baranchikov Y.N., Astrakhantseva N.V., Shchurov V.I., Aleksandrova M.S., Mukhina L.N., Seraya L.G., Pashenova N.V., Sklereidy floemy kak vozmozhnyi faktor ustoichivosti pikht k atakam invazionnogo koroeda (Phloem sclere-

- ids as possible factor of firs resistance to invasive bark beetle attacks), *Interesko Geo-Sibir'*, Novosibirsk, April 8–18, 2014a, Novosibirsk: Sibirskaya gosudarstvennaya geodezicheskaya akademiya, 2014, Vol. 3, No. 2, pp. 277–282.
- Baranchikov Y.N., Demidko D.A., Laptev A.V., Pet'ko V.M., Dinamika otmiraniya derev'ev pikhty sibirskoi v ochage ussuriiskogo poligrafa (Dynamics of Siberian fir dieback in the outbreak area of the four-eyed fir bark beetle), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik.*, 2014b, No. 6, pp. 132–138.
- Baranchikov Y.N., Pet'ko V.M., Astapenko S.A., Akulov E.N., Krivets S.A., Ussuriiskii poligraf – novyi agressivnyi vreditel' pikhty v Sibiri (Ussury polygraph beetle – a new aggressive pest of Siberian fir), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik.*, 2011, No. 4, pp. 78–81.
- Bleiker K.P., Lindgren B.S., Maclauchlan L.E., Characteristics of subalpine fir susceptible to attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytidae), *Canadian J. Forest Research*, 2003, Vol. 33(8), pp. 1538–1543.
- Chernova N.A., Transformatsiya rastitel'nogo pokrova pikhtovykh lesov pod vliyaniem ussuriiskogo poligrafa (Transformation of vegetation in Tomsk region Siberian fir forests under the influence of *Polygraphus proximus* Blandf), *Interesko Geo-Sibir'*, Novosibirsk, April 8–18, 2014, Novosibirsk, Sibirskaya gosudarstvennaya geodezicheskaya akademiya, Vol. 3, No. 2, pp. 271–277.
- Debkov N.M., Zakonomernosti izmeneniya struktury pikhtovykh lesov, povrezhdennykh v rezul'tate invazii ussuriiskogo poligrafa (Regularities of changes in the structure of fir forests damaged as a result of the invasion of *Polygraphus proximus*), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 8, No. 1, pp. 13–22.
- Donyakina S.S., Kovalev A.V., Tarasova O.V., Pal'nikova E.N., Astapenko S.A., Sukhovol'skii V.G., Ustoichivost' pikhty sibirskoi k ksilofagam: sopostavlenie vizual'nykh i instrumental'nykh otsenok (The stability of fir trees to xylophages: comparison of visual and instrumental estimations), *Khvoynye boreal'noi zony.*, 2013, Vol. XXXI, No. 3–4, pp. 26–30.
- Dukes J.S., Pontius J., Orwig D., Garnas J.R., Rodgers V.L., Brazeal N., Cooke B., Theoharides K.A., Stange E.E., Harrington R., Ehrenfeld J., Gurevitch J., Lerdau M., Stinson K., Wick R., Ayres M., Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict?, *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, Vol. 39(2), pp. 231–248.
- Floyd M.L., Clifford M., Cobb N.S., Hanna D., Delph R., Ford P., Turner D., Relationship of stand characteristics to drought-induced mortality in three Southwestern piñon-Juniper woodlands, *Ecological Applications*, 2009, Vol. 19(5), pp. 1223–1230.
- Gninenko Y.I., Klyukin M.S., Ussuriiskii koroed na territorii Rossii (*Polygraphus proximus* in the territory of Russia), *Zashchita i karantin rastenii*, 2011, No. 11, pp. 32–34.
- Gninenko Y.I., Shiryayeva N.V., Shchurov V.I., Samshitovaya ognevka – novyi invazivnyi organizm v lesakh rossiiskogo Kavkaza (Box tree moth – a new invasive organism in forests of the Russian Caucasus), *Karantin rastenii. Nauka i praktika*, 2014, No. 1(7), pp. 32–36.
- Hulme P.E., Pysek P., Nentwig W., Vila M., Will threat of biological invasions unite the European Union?, *Science*, 2009, Vol. 324, pp. 40–41.
- Koch F.H., Yemshanov D., Colunga-Garcia M., Magarey R.D., Smith W.D., Potential establishment of alien-invasive forest insect species in the United States: where and how many?, *Biological Invasions*, 2011, Vol. 13(4), pp. 969–985.
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A., Transformation of taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), *Russian J. Biological Invasions*, 2015, Vol. 6, No. 2, pp. 94–108.
- Krivets S.A., Kerchev I.A., Bisirova E.M., Pashenova N.V., Demidko D.A., Pet'ko V.M., Baranchikov Yu.N., *Ussuriiskii poligraf v lesakh Sibiri (rasprostranenie, biologiya, ekologiya, vyavlenie i obsledovanie povrezhdennykh nasazhdenii)* (Four-eyed fir bark beetle in Siberian forests (distribution, biology, ecology, detection and survey of damaged stands)), Tomsk: Izdatel'skii dom "UMIUM", 2015, 48 p.
- Krivets S.A., Kerchev I.A., Bisirova E.M., Pats E.N., Chernova N.A., Demidko D.A., Mukhortova L.A., Pashenova N.V., Pet'ko V.M., Baranchikov Yu.N., Mekhanizmy ekspansii i rol' ussuriiskogo poligrafa v sovremennykh suksessionnykh protsessakh sibirskoi taigi: itogi trekhletnikh issledovaniy (Expansion mechanisms and overall role of Ussury polygraph beetle in modern succession processes of the Siberian Taiga: the results of three-years long studies), *The Kataev Memorial Readings – VIII. Pests and Diseases of Woody Plants in Russia*, Proc. of the International Conference, St. Petersburg, November 18–20, 2014, St. Petersburg: Sankt-Peterburgskii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet, 2014, pp. 41–42.
- Ostry M.E., Laflamme G., Katovich S.A., Silvicultural approaches for management of eastern white pine to minimize impacts of damaging agents, *Forest Pathology*, 2010, Vol. 40, pp. 332–346.
- Poland T.M., McCullough D.G., Emerald ash borer: invasion of the urban forest and the threat to North America's ash resource, *J. Forestry*, 2006, Vol. 104, No. 3, pp. 118–124.
- Roques A., Kenis M., Lees D., Lopez-Vaamonde C., Rabitsch W., Rasplus J.-Y., Roy D., Alien terrestrial arthropods of Europe, *BioRisk*, 2010, Vol. 4, 1038 p.
- Straw N.A., Williams D.T., Kulinich O., Gninenko Y.I., Distribution, impact and rate of spread of emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) in the Moscow region of Russia, *Forestry*, 2013, Vol. 86, No. 5, pp. 515–522.
- Vieilledent G., Courbaud B., Kunstler G., Dhôte J.-F., Clark J.S., Biases in the estimation of size-dependent mortality models: Advantages of a semiparametric approach, *Canadian J. Forest Research*, 2009, Vol. 39(8), pp. 1430–1443.
- Worrall J.J., Egeland L., Eager T., Mask R.A., Johnson E.W., Kemp P.A., Shepperd W.D., Rapid mortality of *Populus tremuloides* in southwestern Colorado, USA, *Forest Ecology and Management*, 2008, Vol. 255, No. 3–4, pp. 686–696.