

На правах рукописи



Керчев Иван Андреевич

**ИНВАЗИИ НАСЕКОМЫХ-ДЕНДРОФАГОВ КАК ФЕНОМЕН
ПРОНИКНОВЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ И ФОРМИРОВАНИЯ НОВЫХ
МИКРОЦЕНОЗОВ**

Специальность 1.5.14 – Энтомология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск – 2026

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук».

Научный консультант: доктор биологических наук, член-корреспондент РАН
Глупов Виктор Вячеславович.

Официальные оппоненты: **Красуцкий Борис Викторович**, доктор биологических наук (03.00.08 – Зоология), старший научный сотрудник лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического сада УрО РАН;
Михайлов Юрий Евгеньевич, доктор биологических наук (03.02.05 – Энтомология), доцент, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Уральский государственный лесотехнический университет», профессор кафедры экологии и природопользования;
Татаринов Андрей Геннадьевич, доктор биологических наук (03.02.05 – Энтомология), профессор, ФГБУН «Институт биологии Коми НЦ УрО РАН», ведущий научный сотрудник, отдел экологии животных.

Ведущая организация: «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН, г. Владивосток.

Защита диссертации состоится «27» октября 2026 г. в «10» часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 на базе ФГБУН «Институт систематики и экологии животных СО РАН» по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН «Институт систематики и экологии животных СО РАН» и на сайте организации <http://www.eco.nsc.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила
Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Распространение чужеродных организмов является одним из основных негативных последствий глобализации и интенсивного товарообмена между странами. Как правило, источником чужеродных лесных вредителей, и короедов в том числе выступают неокоренная древесина и изготовленные из нее упаковочные материалы (Brockerhoff et al., 2006; Piel et al., 2008; Hu et al., 2009). Скрытый образ жизни позволяет чужеродным короедам длительное время оставаться незамеченными вплоть до образования очагов массового размножения. Если прочие чужеродные фитофаги могут встраиваться в существующие трофические сети без видимых последствий, то стволовые дендрофаги способны вызывать гибель здоровых деревьев и приводить к трансформации или разрушению целых лесных экосистем (Webber, 2000; Miao et al., 2001; Naack, 2006).

В последнее десятилетие острую проблему для темнохвойных экосистем Сибири представляет инвазия уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 – дальневосточного эндемика, ставшего основной причиной усыхания пихты сибирской *Abies sibirica* (Баранчиков, Кривец, 2010; Кривец и др., 2015, 2018). Новым примером аналогичной ситуации стало обнаружение в Сибири союзного короеда *Ips amitinus* Eichhoff, 1872, исходный ареал которого располагается в Центральной Европе. В 2019 г. этот вид был впервые обнаружен в Западной Сибири – в Томской и Кемеровской областях, где он формирует очаги массового размножения в припоселковых кедровниках, вызывая усыхание кедра сибирского *Pinus sibirica* (Керчев и др., 2019).

Наряду с изучением традиционных аспектов инвазионной биологии, большой интерес представляет комплексный анализ состава и структуры микросообществ организмов, привнесенных инвайдером из региона-донора, и формирование новых взаимосвязей с представителями биоты региона-реципиента. Как показал анализ литературы, в современной инвазионной биологии отсутствует общепринятая концептуальная рамка для системного изучения сообществ, ассоциированных с инвайдерами. Реализация его в данном исследовании позволяет не только получить новые научные факты о взаимоотношениях внутри микроценозов стволовых дендрофагов, но и разработать общую методологию нового направления в инвазионной экологии.

Степень разработанности темы.

Инвазии короедов в лесные экосистемы Сибири изучаются преимущественно с позиций популяционной экологии отдельных видов-вредителей. Для уссурийского полиграфа исследованы распространение, экология, воздействие на пихтовые леса и взаимодействие с отдельными видами или таксономическими группами организмов (Кривец и др., 2015, 2018). Для союзного короеда установлен факт его появления в Сибири и первые очаги размножения (Керчев и др., 2019). Однако комплексный анализ инвазий как проникновения целостных микроценозов, включающих симбиотические и

ассоциированные организмы, ранее не проводился. Отсутствуют сравнительные исследования двух инвазий с противоположных концов Евразии, не выявлены общие закономерности формирования новых сообществ в регионе-реципиенте.

Цель работы: установление закономерностей инвазий микроценозов и формирования новых сообществ организмов, связанных с чужеродными короедами на примере *I. amitinus* и *P. proximus* в темнохвойных экосистемах Сибири.

Задачи:

1. Изучить пространственно-временные аспекты проникновения и экспансии *I. amitinus* и *P. proximus* в темнохвойные экосистемы Сибири.
2. Исследовать современный экологический статус чужеродных короедов в новых районах, в том числе установить характеристики инвазионных популяций на разных стадиях динамики очагов массового размножения, циклы развития и связи с региональной биотой.
3. Оценить генетическое разнообразие союзного короеда в его первичном и вторичном ареалах, определить наиболее вероятный регион-донор инвазии.
4. Изучить поведенческие механизмы, обеспечивающие успешную колонизацию новых территорий уссурийским полиграфом и союзным короедом.
5. Проанализировать структурно-функциональную трансформацию аборигенных сообществ дендробионтов под влиянием чужеродных микроценозов.
6. Выявить особенности межвидовых связей в новых микроценозах и оценить качественные изменения сукцессионного ряда консортов кедра сибирского и пихты сибирской во вторичном ареале союзного короеда и уссурийского полиграфа.
7. Определить факторы, способствовавшие инвазии *I. amitinus* в Западную Сибирь, провести их сравнительный анализ с инвазией уссурийского полиграфа.
8. Предложить методики прогнозирования инвазий микроценозов стволовых дендрофагов, интегрирующую биоклиматическое моделирование ареалов и оценку рисков возникновения новых трофических связей.

Научная новизна.

Разработан и обоснован новый концептуальный подход к изучению биологических инвазий. Впервые инвазии короедов-дендрофагов рассмотрены не как проникновение отдельных видов-вредителей, а как вселение целостных биологических систем – микроценозов. Обосновано введение нового понятия «инвазия микроценоза» как функциональной единицы биологического вторжения, обладающей эмерджентными свойствами.

Предложен и апробирован интегративный методологический комплекс для изучения микроценозов, включающий метагеномный анализ, молекулярно-

генетические и биоинформационные методы, а также экспериментально-поведенческие подходы.

Впервые для двух модельных инвазий с противоположных концов Евразии получен целостный портрет формирующихся микроценозов и выявлены общие закономерности их становления в Сибири: – совместное вселение с облигатными симбионтами: доказано, что оба кородея проникли в Сибирь вместе с ядром своих нативных микробных сообществ; – формирование смешанных ассоциаций: исходный микроценоз дополняется аборигенными видами, формируя новую консортивную структуру.

Для союзного кородея впервые установлены границы его инвазионного ареала в Западной Сибири, доказано формирование очагов массового размножения на кедре сибирском, выявлены эффекты «бутылочного горлышка» и «основателя». Впервые описан комплекс его ассоциированных организмов и экспериментально доказана роль фитопатогенных симбионтов в ослаблении деревьев. Для уссурийского полиграфа впервые изучены механизмы пространственной коммуникации, установлены особенности взаимодействия в системе «хозяин – паразитические нематоды – энтомопатогенные грибы».

На теоретическом уровне впервые описаны и проанализированы процессы «консорциогенеза» – формирования новых консортивных связей между чужеродным микроценозом и аборигенной биотой. Показано, что инвазии микроценозов выступают мощным драйвером сукцессионных изменений в таежных экосистемах.

Положения, выносимые на защиту:

1. Проникновение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. с Дальнего Востока и союзного кородея *Ips amitinus* Eichh. из северо-западных регионов в Сибирь имеет антропогенную природу и связано с Транссибирской магистралью как основным коридором инвазии. Эффект «бутылочного горлышка» инвазии ограничивает генетическое разнообразие вида-детерминанта при выходе из региона-донора, а эффект основателя превращает редкие в первичном ареале гаплотипы инвайдеров в массовые в регионе-реципиенте.
2. Акустическая и феромонная коммуникация видов-детерминантов являются инструментами поддержания целостности и устойчивости инвазионных микроценозов, обеспечивая координацию массовой колонизации и регуляцию плотности поселения кородедов.
3. Единицей биологического вторжения стволовых дендрофагов выступает микроценоз, состоящий из консервативного ядра облигатных симбионтов из первичного ареала и варибельной периферии из интегрированных местных видов. Успех колонизации обеспечивают фитопатогенные грибы – ключевой компонент ядра микроценоза, подавляющие защитные реакции новых, но не коадаптированных растений-хозяев.
4. Внедрение инвазионных микроценозов выступает фактором консорциогенеза – качественной перестройки аборигенных сообществ

стволовых дендрофагов. Чужеродные виды инициируют ослабление здоровых деревьев, осваивая их на недоступных для аборигенной биоты этапах, что изменяет естественный ход сукцессии.

5. Инвазия микроценоза реализуется в трех фазах: (I) формирование функционального ядра симбионтов; (II) экспоненциальный рост популяции, обусловленный обилием кормовой базы, эффективностью фитопатогенов и временным «бегством от врагов»; (III) становление новой регуляции из местных видов-генералистов. Сравнительный анализ двух инвазий обосновывает данную модель как универсальную для прогноза фитосанитарных рисков.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Полученные результаты развивают теорию биологических инвазий, обосновывая правомерность рассмотрения «инвазии микроценоза» в качестве новой концептуальной единицы. Разработан интегративный методологический подход, сочетающий полевые, экспериментальные, молекулярно-генетические и биоинформатические методы, который может служить моделью для исследования других инвазионных систем.

Впервые детально описаны процессы формирования новых консорций («консорциогенез»), происходящие под прессом чужеродного вида. Сравнительный анализ двух инвазий выявил общие закономерности успешных инвазий стволовых дендрофагов: роль фитопатогенных симбионтов, эффекты генетического «бутылочного горлышка», этапность формирования комплекса энтомофагов.

С практической точки зрения данные о биологии, расселительной способности и факторах всплеск массового размножения *I. amitinus* и *P. proximus* являются научной основой для разработки систем мониторинга и прогноза развития очагов этих вредителей. Выявление эффективных энтомофагов и патогенов создает базу для разработки биологических методов контроля. Результаты по трофической пластичности и модели потенциальных ареалов позволяют оценивать риски для различных лесных районов. Установление путей и векторов инвазии дает рекомендации для совершенствования фитосанитарного контроля. Концепция «инвазии микроценозов» обосновывает необходимость комплексной фитосанитарной оценки грузов.

Методология и методы исследования.

Работа основана на комплексном подходе, включающем маршрутные и стационарные полевые исследования, лабораторные эксперименты, молекулярно-генетический анализ (в т.ч. метагеномный анализ микробиоты, секвенирование), биоинформатическую обработку данных, биоклиматическое моделирование, статистический анализ.

Апробация результатов. Результаты исследований и основные положения, выносимые на защиту, были обсуждены на 37 отечественных и международных совещаниях, конференциях и конгрессах, включая съезды Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017; Москва, 2022),

Чтения памяти О.А. Катаева (Санкт-Петербург, 2014–2024), Международные симпозиумы «Инвазийные виды в Голарктике» (Углич, 2021), Международные конгрессы по энтомологии (США, 2015), Международные симпозиумы по биотремологии (Италия, 2018) и др.

Публикации. Основные результаты диссертационного исследования опубликованы в 44 научных работах. Из них 43 статьи индексируются в международных базах данных Web of Science и Scopus, при этом в 22 работах диссертант является первым автором (в том числе 7 работ выполнены без соавторов). Результаты представлены в 4 главах коллективных монографий и научных изданий, общим объемом 2,6 печатных листа.

Личный вклад автора.

Формулировка концепции инвазий микроценозов, защищаемых положений, анализ литературных источников, сбор полевого материала, разработка ряда методик, проведение лабораторных и экспериментальных исследований, обработка, анализ и интерпретация полученных данных, обобщение результатов и формулировка выводов осуществлялись автором лично или при его непосредственном участии.

Достоверность результатов работы и обоснованность выводов обусловлены достаточным объемом полевых и экспериментальных данных, использованием современных методов их обработки, содержательным анализом фактического материала и интерпретации полученных результатов.

Структура и объем диссертации.

Диссертационная работа изложена на 379 страницах и включает 64 рисунка и 15 таблиц. Работа состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка сокращений, списка литературы (включающего 448 источников, в том числе 315 на иностранных языках) и 4 приложений на 21 странице.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Теоретические и методологические основы изучения микроценозов инвазионных короедов

В главе рассмотрена экологическая и хозяйственная роль жуков-короедов (Scolytinae) как ключевых компонентов лесных сообществ, инициирующих деструкцию древесины и формирующих в своих ходах специфическую среду для широкого спектра ассоциированных организмов – грибов, бактерий, нематод, клещей и насекомых-энтомофагов. Показано, что традиционные исследования ограничиваются преимущественно анализом парных связей (короед–растение, короед–гриб, короед–нематода и др.) либо трехкомпонентных систем, тогда как целостная структура и функционирование формирующихся сообществ остаются вне фокуса исследований.

Обсуждены современные подходы к изучению микобиоты, нематофауны, акарикомплексов и бактериома короедов, подчеркнута роль молекулярно-генетических методов в выявлении скрытых симбиотических связей. Отмечено, что инвазионные виды короедов представляют особый интерес, поскольку их проникновение в новые регионы сопровождается переносом целых комплексов чужеродных организмов, способных интегрироваться с местными видами и трансформировать лесные экосистемы.

На примере двух модельных инвазионных стволовых дендрофагов – уссурийского полиграфа *P. proximus* и союзного короеда *I. amitinus* – проанализировано современное состояние изученности их микроценозов. Показано, что, несмотря на наличие данных по отдельным группам ассоциантов (фитопатогенные грибы, нематоды, клещи, хищники), синтез, позволяющий рассматривать вторжение короеда как процесс переноса целостного биотического комплекса, отсутствует.

Проведен анализ границ применения терминов «микроэкосистема», «микрокосм», «микроценоз» и «мероценоз» применительно к сообществам стволовых дендрофагов. В отличие от случайных наборов видов (мероценозов), формирующихся в эфемерных биотопах, микроценоз инвазионного короеда представляет собой устойчивое, воспроизводимое сообщество. Его ключевым отличием является наличие вида-эдификатора (жука-дендрофага), который не только создает среду для симбионтов, но и выступает вектором переноса, обеспечивая целостность и преемственность системы в пространстве и времени. Этот концептуальный переход от «коинвазии» к «инвазии микроценоза» позволяет анализировать не просто набор совместно проникших видов, но сложную сеть коадаптированных функциональных связей.

Таким образом, анализ литературы выявил фрагментарность существующих знаний и отсутствие целостного подхода к изучению сообществ, ассоциированных с инвазионными короедами, что обусловило необходимость введения концепции «инвазии микроценоза» и постановку цели и задач данного исследования.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований

Учитывая многоуровневый характер исследования инвазионного процесса двух чужеродных видов короедов, работа охватывала три взаимосвязанных уровня: вид-детерминант, его симбиотический микроценоз и трансформацию аборигенных консорциев. Для этого был применен интегрированный подход, сочетающий методы полевой экологии, экспериментальной биологии, молекулярной генетики и пространственного анализа.

На первом уровне для характеристики короедов использовались методы филогеографии, демографического анализа, а также экспериментально-

поведенческие подходы. На втором уровне (микроценоз) ключевую роль сыграло сочетание высокопроизводительного секвенирования (NGS) для описания бактериомов и микобиомов с классическими методами микологии, акарологии и паразитологии. На третьем уровне (экосистема) трансформация консорциев оценивалась с помощью многолетнего мониторинга на сети постоянных пробных площадей и методов экологической статистики. Для интегральной оценки и прогноза применены методы биоклиматического моделирования (MaxEnt) и мониторинга на «дозорных растениях».

Объекты и районы исследований. В качестве модельных выбраны два агрессивных чужеродных вида короедов – уссурийский полиграф *P. proximus* и союзный короед *I. amitinus*. Ключевым районом многолетних исследований является южная тайга Западной Сибири (Томская область). Для сравнительного анализа привлекались материалы из первичных ареалов модельных видов: Дальнего Востока России (для *P. proximus*) и горных систем Европы и Балтийского региона (для *I. amitinus*), а также из других регионов их инвазионного распространения (Сибирь, Урал, Прибайкалье).

Географический охват исследований и точек сбора материала (личные сборы 2012–2025 гг. и материалы коллег) протянулся более чем на 8000 км – от Охотского до Балтийского морей.

Полевые методы. Мониторинг и картирование очагов проводились с использованием беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) и наземных маршрутных обследований. Географическая привязка и картографирование выполнялись в среде QGIS.

Для изучения трансформации аборигенных консорциев в период с 2012 по 2023 гг. на территории Томской области была заложена сеть из 46 постоянных пробных площадей (ППП) в темнохвойных насаждениях. На каждой ППП проводилось комплексное таксационное описание и оценка жизненного состояния 4835 деревьев пихты и 696 деревьев кедра по 6-балльной шкале.

Для оценки риска заселения интродуцентов мониторинг проводился в коллекциях «дозорных растений»: на стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН (Томская обл.), в дендрариях ЦСБС СО РАН (Новосибирск) и Горнотасежной станции ДВО РАН (Приморский край). Фиксировались признаки заселения стволовыми вредителями.

Энтомологический материал собирался в течение полевых сезонов 2012–2024 гг. путем ручного сбора из-под коры и выращивания преимагинальных стадий в лаборатории. Демографический анализ популяций короедов проводился методом модельных деревьев с последующим вскрытием заселенных участков. Рассчитывались плотность поселения, плодовитость, длина ходов и половой индекс. Материал для анализа микроценозов (нематоды, клещи, грибы, бактерии) фиксировался в 96% этаноле или замораживался при –80°C.

Лабораторные и экспериментальные методы. Выделение нематод проводили методом водной выгонки на модифицированных воронках Бермана и

методом прямого вскрытия жуков. Клещей-симбионтов собирали методом прямого осмотра, встряхивания и экстракции в термостатах Тулгрена. Выделение и культивирование грибных симбионтов проводилось на искусственных питательных средах специалистом микологом Н. В. Пашеновой (ИЛ СО РАН). Для детального наблюдения за развитием короедов применялась методика «сэндвич-пластин».

Методы акустического анализа. Акустические сигналы короедов записывали в звукоизолированной камере с использованием конденсаторного микрофона и цифрового рекордера. Для *P. proximus* были разработаны протоколы, моделирующие ключевые поведенческие ситуации (стресс, ухаживание, соперничество), а также проведен анализ температурной зависимости сигналов. Для оценки влияния внутривидовых акустических сигналов на демографические параметры был проведен playback-эксперимент с трансляцией сигналов соперничества на заселенные отрезки деревьев. Анализ параметров сигналов проводился в программах Raven Pro и Avisoft SASLab Pro.

Изучение феромонной коммуникации. Лабораторная ольфактометрия *P. proximus* проводилась в четырехканальном ольфактометре для оценки привлекательности запахов, исходящих от отрезков пихты, заселенных самцами, самками или парами жуков. Полевые испытания синтетических феромонов для *I. amitinus* проводились в очаге массового размножения в Томской области с использованием барьерных ловушек. Тестировались диспенсеры австрийского и отечественного производства.

Биотестирование. Вирулентность энтомопатогенных грибов (*Beauveria bassiana*, *Isaria farinosa*) оценивали на имаго *P. proximus* путем заражения суспензией конидий в различных концентрациях и гигротермических режимах. Фитопатогенность грибов-симбионтов *I. amitinus* оценивали методом искусственной инокуляции деревьев кедра сибирского в питомнике с последующим измерением некрозов.

Морфологические и микроскопические методы. Световая микроскопия (Carl Zeiss Axio Imager A2) использовалась для идентификации грибов, нематод и клещей. Сканирующая электронная микроскопия (Hitachi TM-3000, TESCAN MIRA3 LMU) применялась для изучения стридуляционного аппарата короедов и морфологии клещей. Рентгеновская микротомография (XWT 160-TC) использовалась для неинвазивной 3D-визуализации стридуляционного аппарата.

Молекулярно-генетические методы. Тотальную ДНК выделяли с использованием коммерческих наборов. Для филогеографического анализа *P. proximus* и *I. amitinus* секвенировали фрагмент гена COI. Филогенетические деревья строили методами Maximum Likelihood и байесовского анализа. Для идентификации грибных симбионтов секвенировали ITS и EF-1 α , для типирования *Wolbachia* – гены MLST. Для анализа бактериальных и грибных сообществ (микробиомов) применяли высокопроизводительное секвенирование

ампликонов генов 16S рРНК и ITS2 на платформе Illumina MiSeq с последующей биоинформатической обработкой в QIIME2 (ИХБФМ СО РАН).

Биохимические анализы. Для изучения влияния нематод на иммунитет хозяина была создана чистая линия *P. proximus*, свободная от паразитов, и линия, инфицированная нематодами *Sychnotylenchus* sp. В гемолимфе жуков спектрофотометрически определяли активность ферментов иммунитета и детоксикации (фенолоксидаза, глутатион-S-трансфераза, неспецифические эстеразы). Концентрацию белка определяли по методу Брэдфорда.

Методы экологического и пространственного анализа. Картографирование и ГИС-анализ распределения инвазивных видов выполнялись в QGIS на основе собственных данных, материалов лесопатологического мониторинга и литературных источников. Для оценки дальности разлета *P. proximus* использовали метод ближайшего соседа на ортофотоснимках с БПЛА.

Биоклиматическое моделирование потенциальных ареалов проводили в программе MaxEnt с использованием биоклиматических переменных WorldClim. Для каждого вида строили модели потенциальных ареалов, объединяющие данные условий обитания в нативном и инвазионном ареалах.

Анализ структуры консорциев пихты и кедра включал сравнение исторических (по литературным данным) и современных данных по видовому составу дендрофагов. Для количественной оценки использовали индексы альфа- и бета-разнообразия (Шеннона, Уиттекера), меру сходства Ратледжа. На основе полученных данных была разработана графическая модель «скользящей устойчивости» консорциев.

Изложенный комплексный методологический подход позволил реализовать концепцию многоуровневого исследования инвазионного процесса. На уровне вида-детерминанта применение филогеографии, демографии и экспериментов по коммуникации дало возможность оценить адаптивный потенциал короедов. На уровне симбиотических комплексов сочетание классических методов с NGS-секвенированием обеспечило анализ структуры микроценозов в разных частях ареала. На уровне экосистемы сеть ППП и многолетний мониторинг позволили количественно оценить трансформацию консорциев. Для интегральной оценки использованы методы моделирования (MaxEnt) и концепция «дозорных растений». Таким образом, разработанная методология представляет собой целостный инструментарий для изучения биологических инвазий как комплексного явления.

ГЛАВА 3. Характеристика модельных видов короедов – доминантов инвазионных микроценозов

Обоснованная в Главе 1 концепция инвазионного микроценоза требует эмпирической проверки на репрезентативных модельных объектах. В качестве

таковых выбраны два инвазионных вида короедов, недавно проникших в темнохвойные экосистемы Сибири и выступающих в роли видов-детерминантов (эдификаторов) формирующихся сообществ: уссурийский полиграф *P. proximus* (дальневосточный эндемик) и союзный короед *I. amitinus* (вид центральноевропейского происхождения). Выбор данной пары видов позволяет абстрагироваться от региональной специфики и выявить инвариантные закономерности формирования инвазионных микроценозов.

Установлено, что инвазия обоих видов в Сибири имеет антропогенную природу. Основным вектором заноса послужила Транссибирская железнодорожная магистраль, что подтверждает ключевую роль транспортных коридоров в транслокации стволовых вредителей. Дальнейшая экспансия происходит как по местным транспортным путям, так и путем их естественного расселения.

С применением методов генетического анализа (мтДНК) впервые для *I. amitinus* и с существенным дополнением для *P. proximus* показано, что инвазионные популяции в Сибири характеризуются резко сниженным генетическим разнообразием по сравнению с нативными, что является следствием эффекта «бутылочного горлышка» и точечного заноса из ограниченных источников. Для *P. proximus* подтверждено существование двух независимых линий заноса (Рисунок 1), сформировавших западносибирский (Приобский) и восточносибирский (Енисейский) кластеры, которые в

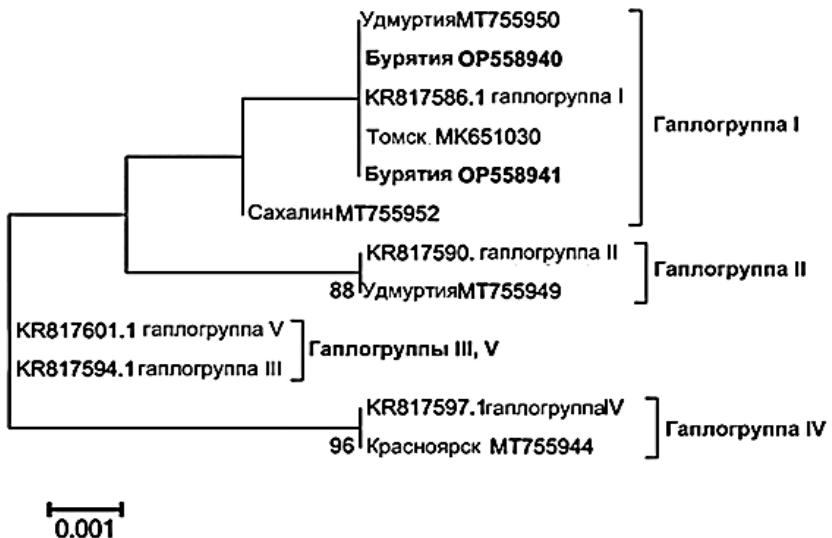


Рисунок 1. Филогенетическое дерево *P. proximus* (ML) реконструировано с использованием трёхпараметрической модели нуклеотидных замен Тамуры на основе последовательностей 620-пн участка гена COI. (Kerchev et al., 2023)

настоящее время сами выступают в роли «вторичных регионов-доноров» для ступенчатой инвазии как в западном (Удмуртия), так и в восточном (Бурятия) направлениях

Все протестированные особи *I. amitinus* из западносибирской популяции (Томская обл.) обладали единственным гаплотипом, идентичным таковому у популяций Северо-Запада России, Финляндии и ряда стран Центральной Европы (рисунок 2)

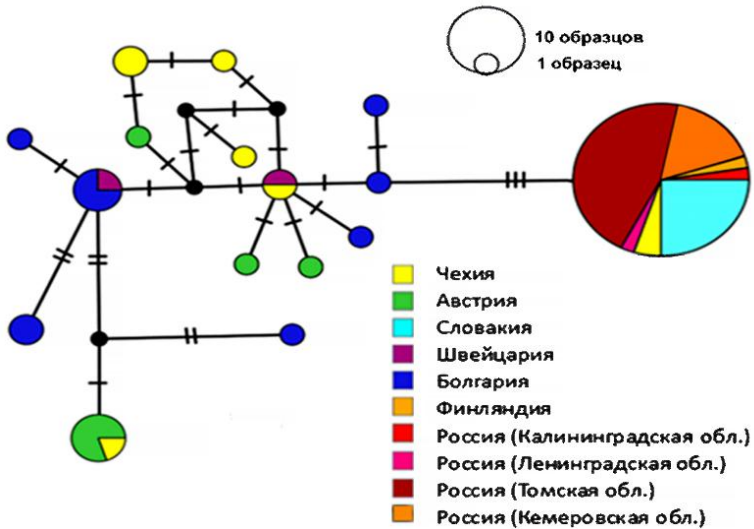


Рисунок 2. TCS-сеть митохондриальных гаплотипов *I. amitinus*, построенная на основе последовательностей гена COI длиной 407 п.н.

Этот фактический материал указывает на проникновение вида по северному маршруту из единого источника.

Оба инвайдера продемонстрировали высокую трофическую пластичность, успешно переключившись на массовые, филогенетически близкие виды хвойных Сибири. *P. proximus* освоил пихту сибирскую *Abies sibirica*, а *I. amitinus* – сосну сибирскую (кедр) *Pinus sibirica*.

Во вторичном ареале оба вида проявляют исключительно высокий репродуктивный потенциал. Для *I. amitinus* в Западной Сибири зафиксирована плотность заселения, в 10 раз превышающая показатели для первичного ареала, что свидетельствует о наличии обширной и благоприятной кормовой базы и снятии лимитирующих факторов.

Современный вторичный ареал *P. proximus* охватывает 18 субъектов РФ от Московской области до Забайкалья, занимая большую часть ареала пихты сибирской. Общая площадь известных очагов *I. amitinus* в Западной Сибири

превышает 2,4 тыс. га, а потенциальный ареал новой кормовой породы (сосны сибирской) составляет десятки миллионов гектаров, что создает предпосылки для его дальнейшей масштабной экспансии.

Таким образом, комплексная характеристика *P. proximus* и *I. amitinus* подтверждает их статус как эффективных видов-детерминантов (эдификаторов), инвазия которых является инвазией целостных симбиотических комплексов (микроценозов). Выявленные биолого-экологические и генетические особенности предопределили успех их вторжения и формируют основу для дальнейшего анализа структуры и происхождения формирующихся вокруг них сообществ.

ГЛАВА 4. Экология поведения видов-детерминантов инвазионных микроценозов

В главе рассмотрены механизмы химической и акустической коммуникации уссурийского полиграфа и союзного короеда – ключевых инвазионных видов, определяющих структуру формирующихся микроценозов.

Пространственное расселение и стратегия колонизации *P. proximus*.

Анализ ортофотоснимков очагов усыхания показал, что основная масса жуков заселяет деревья в радиусе первых десятков метров (медиана 58,8 м) от источника инвазии, что минимизирует энергозатраты. Отдельные особи, однако, способны преодолевать до 1,6 км, инициируя формирование новых куртин усыхания. Внутри заселенного дерева наблюдается агрегированное распределение семей: среднее расстояние между брачными камерами составляет $3,69 \pm 1,87$ см. Близость поселений оказывает слабое, но статистически значимое влияние на демографические показатели (плодовитость, суммарную длину маточных ходов), что указывает на наличие поведенческих механизмов регуляции плотности, предотвращающих жесткую конкуренцию.

Феромонная коммуникация. С помощью ольфактометрии установлено, что агрегационный феромон у *P. proximus* продуцируется самками и привлекает особей обоих полов. Присоединение самца к самке ингибирует синтез феромона, что снижает дальнейший приток жуков и риски перенаселения. Последующие исследования с использованием ГХ-МС (Viklund et al., 2022) выявили, что основным компонентом феромона является (Z)-DMCHE, синтезируемый, однако, самцами, что указывает на сложность и возможную контекстную зависимость химической сигнализации.

Для *I. amitinus* испытания коммерческих аналогов агрегационных феромонов (отечественного и австрийского) в очагах массового размножения в Томской области показали их полную неэффективность: не было отловлено ни одной особи целевого вида. При этом ловушки привлекали хищника *Thanasimus femoralis* и нецелевые виды короедов. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости разработки видоспецифичного аттрактанта для сибирских

популяций *I. amitinus*, что, вероятно, связано с «эффектом бутылочного горлышка» и адаптацией инвазионной популяции к новому растению-хозяину – сосне сибирской.

Акустическая коммуникация *P. proximus*.

Впервые подробно описана морфология стридуляционного аппарата и доказано наличие двух механизмов сигнализации: элитро-тергального (участвуют надкрылья и VII тергит) и элитро-тибиального (участвуют надкрылья и задние голени). Эти механизмы используются в разных поведенческих контекстах (рисунок 3).

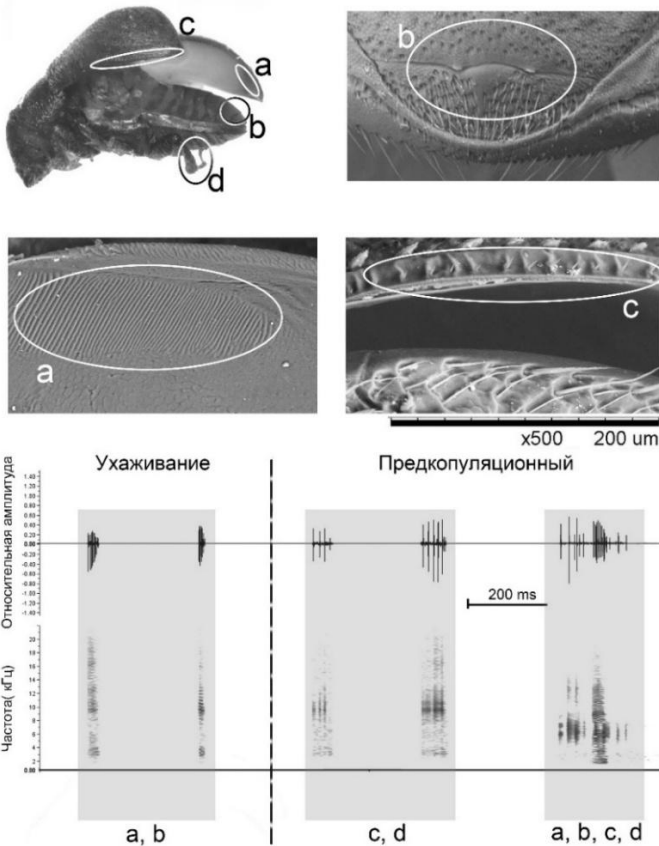


Рисунок 3. Расположение и морфологические особенности стридуляционных структур *P. proximus* ((a) *pars stridens*, (b) *плектрум*, (c) *гребни на краю надкрылий* и (d) *голень*) и сонограмма, полученная в результате их трения (ухаживание, предкопуляция и «смешанные» или перекрывающиеся) щелчки.

Самцы продуцируют сигналы, достоверно различающиеся по временным параметрам в ситуациях стресса, конкуренции, ухаживания и предкопуляционных сигналов (Таблица 1). Сигналы самок не обнаружены.

Таблица 1. Временные характеристики акустических сигналов *P. proximus* ($M \pm SE$).

Временная характеристика	Контекст сигнала			
	Стресс	Конкуренция (самец-самец)	Ухаживание (самец-самка)	Предкопуляционная фаза (самец-самка)
Тип	простой	простой	простой	прерывистый
Длительность слога (с)	7,21 $\pm$ 4,20	350,41 $\pm$ 124,60	8,49 $\pm$ 4,83	61,21 $\pm$ 5,88
Длительность щелчка (мс)	23,93 $\pm$ 53,33	28,04 $\pm$ 3,10	43,1 $\pm$ 7,90	66,23 $\pm$ 8,15
Интервал между щелчками (с)	0,35 $\pm$ 0,07	0,22 $\pm$ 0,04	0,26 $\pm$ 0,03	0,32 $\pm$ 0,02
Количество импульсов/щелчок	8 $\pm$ 1,99	15 $\pm$ 2,38	11 $\pm$ 1,85	7 $\pm$ 1,02
Частота импульсов (шт./с)	226,8 $\pm$ 6,9	712,8 $\pm$ 14,8	538,2 $\pm$ 52,4	180,7 $\pm$ 21,5
Интервал между импульсами (мс)	3,29 $\pm$ 1,07	2,55 $\pm$ 0,54	4,57 $\pm$ 1,60	36,27 $\pm$ 10,43

Выявлены достоверные межвидовые различия акустических сигналов у *P. proximus*, *P. nigrielytris* и *P. subopacus*, что позволяет рассматривать их в качестве механизма репродуктивной изоляции симпатрических видов. Впервые для жесткокрылых установлена выраженная корреляция временных параметров сигнала (частоты, длительности щелчков и интервалов между ними) с температурой окружающей среды, что согласуется с теорией «температурной связи».

Роль коммуникации в поддержании микроценозов.

Playback-эксперименты доказали, что акустические сигналы являются значимым экологическим фактором. Трансляция конспецифических сигналов соперничества и случайного шума вызвала стресс-реакцию у колонизировавших отрезков жуков. Это проявлялось в сокращении длины маточных и личиночных ходов (Рисунок 4), а в ряде случаев (до 11%) провоцировало агонистическое поведение и каннибализм.

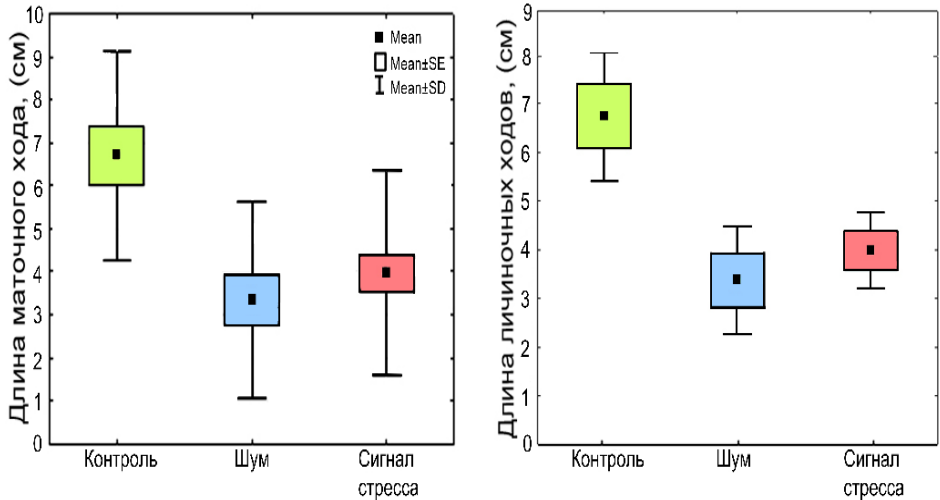


Рисунок 4. Влияние акустического воздействия на длину маточных ходов *P. proximus*.

Показано, что феромоны короедов выполняют функцию кайромонов для хищников (например, *Thanasimus femoralis*), а акустические сигналы, производимые при питании личинок и движениях, служат ориентиром при поиске энтомофагами жертв в замкнутом пространстве ходов.

Успех инвазии и массового размножения короедов обеспечивается комплексом высокоспециализированных коммуникационных систем. Химическая сигнализация регулирует агрегацию короедов для преодоления защитных систем растения-хозяина, а акустическая – обеспечивает репродуктивную изоляцию и регуляцию плотности поселения семей, минимизируя внутривидовую конкуренцию и способствуя устойчивости инвазионных микроценозов. Неэффективность существующих феромонных ловушек для *I. amitinus* в Сибири диктует необходимость разработки новых средств мониторинга с учетом специфики нового растения хозяина и специфики инвазионной популяции короеда.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МИКРОЦЕНОЗОВ ИНВАЗИОННЫХ КОРОЕДОВ-ДЕНДРОФАГОВ

Успех инвазии стволовых дендрофагов определяется не только особенностями вида-хозяина, но и комплексом его симбионтов, формирующих целостный микроценоз. Традиционные подходы часто фокусируются на изучении парных взаимодействий (например, «короед – гриб»). В данной главе на примере *P. proximus* (рисунок 5) и *I. amitinus* впервые проведен комплексный анализ их микроценозов как единых, транспортируемых систем.

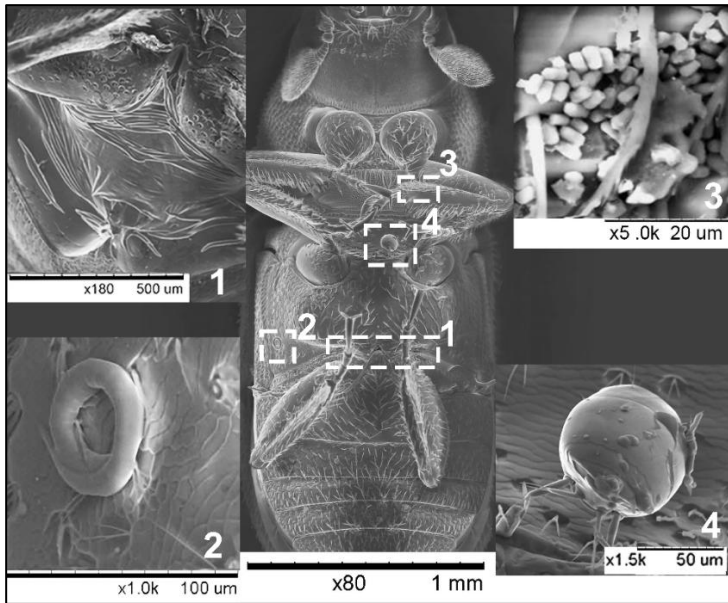


Рисунок 5. Форезия различных компонентов микроценоза уссурийского полиграфа на отдельно взятом имаго (1 – дауер-личинки нематод, локализующиеся в нематангиях под задними тазиками, 2 – нематода на кутикуле; 3 – споры офиостомовых грибов на передних голеньях; 4 – нимфа клеща)

Целью было проверить гипотезу о том, что инвазионный успех обеспечивается совместным переносом и воспроизводством ядра микроценоза, обладающего функциональной стабильностью и пластичностью к интеграции местных видов.

Сравнительный анализ микробиома *P. proximus* в первичном (о. Сахалин) и инвазионном (Томская обл.) ареалах методом высокопроизводительного секвенирования (NGS) выявил двукратное снижение таксономического

разнообразие бактерий и грибов в инвазионной популяции (критерий Манна-Уитни, $P < 0,05$), что является следствием эффекта «бутылочного горлышка». Несмотря на редукцию, во всех исследованных популяциях – от Приморья до Урала – сохранилось стабильное функциональное ядро. Его ключевыми компонентами являются: 1) облигатный фитопатогенный гриб *Grosmannia aoshimae*, обнаруженный во всех популяциях с частотой 17–90% и сохранивший высокую вирулентность к пихте сибирской (*A. sibirica*) на которой он при попытках поселения короедов вызывает некрозы флоэмы до $42,8 \pm 14,9$ мм; 2) универсальный штамм эндосимбионта *Wolbachia pipientis* (wProx, ST-533), выявленный у 50,2% особей и маркирующий общее происхождение инвазионных популяций. Пластичность системы проявляется в формировании периферии микроценоза за счет местных видов: в очагах инвазии отмечено 4 вида энтомопатогенных грибов (*Beauveria pseudobassiana*, *B. bassiana*, *Lecanicillium attenuatum*, *Isaria farinosa*), обладающих комплементарными температурными оптимумами; эндопаразитическая нематода *Sychnotylenchus* sp. подавляет иммунитет жука, модифицируя иммунную систему хозяина (рисунок 6), синергично повышая его восприимчивость к грибным патогенам (LT_{50} снижается с 9 до 8 дней); а комплекс хищных насекомых (28 видов), ядро

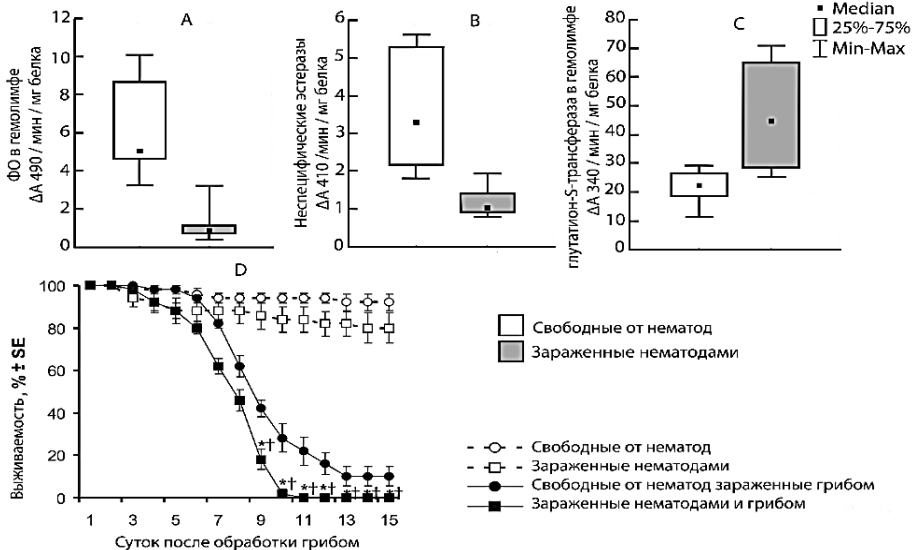


Рисунок 6. Влияние зараженности эндопаразитической нематодой *Sychnotylenchus* sp. на выживаемость имаго уссурийского полиграфа без обработки и после обработки суспензией (1×10^{-7} конидий / мл) спор *Beauveria bassiana*. †- значимые отличия между зараженной и освобожденной линиями ($Z > 2,73$; $p < 0,006$), * - синергетический эффект от воздействия нематоды и энтомопатогенного гриба ($\chi^2 > 3,97$; $p < 0,05$)

которого составляет ко-инвайдер – муха-короедница *Medetera penicillata*, уничтожающая до 75% потомства короеда.

Сравнительный анализ микобиома *I. amitinus* методом NGS подтвердил перенос из Европы в Западную Сибирь консервативного ядра фитопатогенных офиостомовых грибов (*Ophiostoma bicolor*, *O. brunneo-ciliatum*, *O. fuscum*, *Ceratocystiopsis minuta*). Несмотря на низкое общее сходство сообществ (индекс Жаккара = 0,097), эти виды-индикаторы сохранили свою вирулентность. Биотестирование изолятов этих грибов на кедре сибирском выявило функциональную дифференциацию ядра: *Leptographium* sp. вызывает максимальные некрозы флоэмы, тогда как *O. bicolor*, *O. brunneo-ciliatum* способны к глубокому проникновению в древесину, что в совокупности обеспечивает эффективное подавление защитных реакций нового хозяина.

Периферия микроценоза формируется *de novo* путем переключения аборигенных симбионтов, связанных с местными видами короедов рода *Ips*. В инвазионном ареале зарегистрирован комплекс из 5 видов клещей, включая паразитоидов яиц *Iponemus asiaticus* и *I. leionotum*, вероятно перешедших с *Ips typographus* и *Ips sexdentatus*. Комплекс энтомофагов насчитывает 27 видов, среди которых доминируют местные генералисты (пестряк *Th. femoralis*, браконид *Coeloides unguularis*). Анализ нематод выявил редукцию комплекса с 10 видов в Европе до 4 родов в Сибири (*Diplogasteroides* sp., *Micoletzkyia* sp., *Cryptaphelenchus* sp., *Bursaphelenchus* sp.), при сохранении ключевых функциональных групп (эндопаразиты, энтомохорные виды мицетофаги).

Сравнительный анализ позволил выделить универсальные инварианты формирования микроценозов:

Инвазия микроценоза: единицей инвазии выступает не один вид-хозяин, а его симбиотический комплекс.

Селективный перенос ядра: эффект основателя приводит к формированию обедненного, но функционально целостного ядра, включающего облигатных мутуалистов (фитопатогенные грибы *G. aoshimae*, *O. bicolor*, *O. brunneo-ciliatum*, *O. fuscum*, *C. minuta*) и эндосимбионтов (*Wolbachia*), которые определяют базовый адаптивный потенциал.

Формирование периферии ex novo: вариативная периферия микроценоза быстро образуется за счет интеграции местных видов-генералистов (энтомопатогенов, хищников, паразитоидов, клещей, нематод), переключающихся на новый массовый ресурс.

Фазовая динамика инвазии: предложена обобщенная модель, описывающая последовательную смену фаз: I – селективный перенос ядра; II – экологический прорыв за счет действия «нового оружия» (фитопатогенов) и временного эффекта «бегства от врагов»; III – интеграция и формирование новой регуляции по мере нарастания пресса со стороны сформировавшейся периферии из местных врагов.

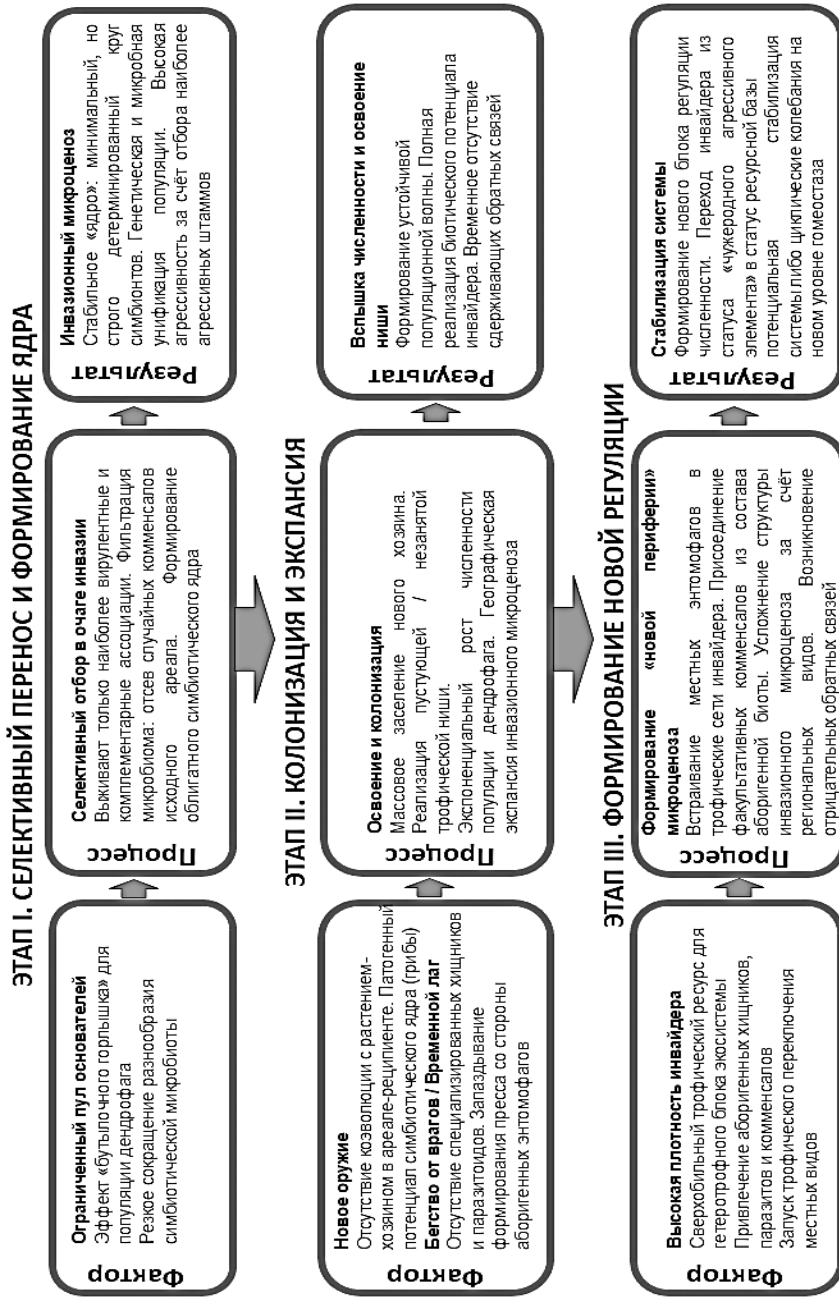


Рисунок 7. Фазовая динамика микроценоза

Таким образом, инвазионный успех короедов-дендрофагов определяется дуальностью их микроценозов: консервативностью транспортируемого функционального ядра и высокой пластичностью периферии, формирующейся в новом ареале.

ГЛАВА 6. Трансформация аборигенных сообществ стволовых дендрофагов

В главе представлен сравнительный анализ трансформации консорций двух ключевых темнохвойных пород Сибири – пихты сибирской и кедра сибирского – под влиянием уссурийского полиграфа и союзного короеда. Исследование выполнено в очагах массового размножения вселенцев в лесах Томской области.

Проведена реконструкция исходной (доинвазионной) структуры консорций стволовых дендрофагов обеих пород по литературным данным. Установлено, что в их составе абсолютно преобладали широкие олигофаги, а роль первичных вредителей, способных заселять деревья I–II категорий состояния, выполняли черный пихтовый усач (*Monochamus urusovi*) на пихте и шестизубчатый короед (*Ips sexdentatus*) на кедре. Вселение агрессивных чужеродных видов коренным образом изменило эту структуру.

На пихте сибирской в постинвазионный период (исследования проведены на стадии затухания очагов) выявлено 22 вида стволовых дендрофагов. Уссурийский полиграф, обладая симбиотическим комплексом фитопатогенных грибов, занял позицию абсолютного доминанта (встречаемость 100%, заселенность деревьев до 92%), значительно потеснив местных конкурентов. Отмечено прямое вытеснение пальцеходного лубоеда (*Xylechinus pilosus*) и смещение черного пихтового усача на более поздние стадии ослабления дерева. В отличие от доинвазионного периода, практически перестали встречаться малый черный усач (*Monochamus sutor*) и хвойное сверлило (*Elateroides flabellicornis*), но возросла численность рогохвостов *Sirex noctilio* и *Xeris spectrum*.

На кедре сибирском в очагах союзного короеда (фаза активной экспансии) выявлено 19 видов стволовых дендрофагов. *I. amitinus* занял новую топическую нишу, массово заселяя вершину и ветви в зоне тонкой коры, что привело к вершинному типу усыхания деревьев (ранее доминировал стволовой тип). Это обеспечило ему конкурентное преимущество перед аборигенными флройобионтами – обыкновенным (*Pityogenes chalcographus*) и схожим (*P. conjunctus*) граверами. Доля *I. sexdentatus* в очагах инвайдера резко снизилась (до 24%). В то же время, отмечена устойчивая положительная корреляция между заселением *I. amitinus* и активностью аборигенных стволовых дендрофагов летней группы (усачей *Tetropium castaneum*, *Acanthocinus aedilis*, *Monochamus urusovi*), которые становятся основными потребителями ослабленной древесины.

Применение концепции скользящей устойчивости позволило визуализировать и сравнить произошедшие изменения. В обоих случаях инвайдеры заняли позицию массового первичного вида, способного атаковать деревья с наиболее высокой устойчивостью (рисунок 8).

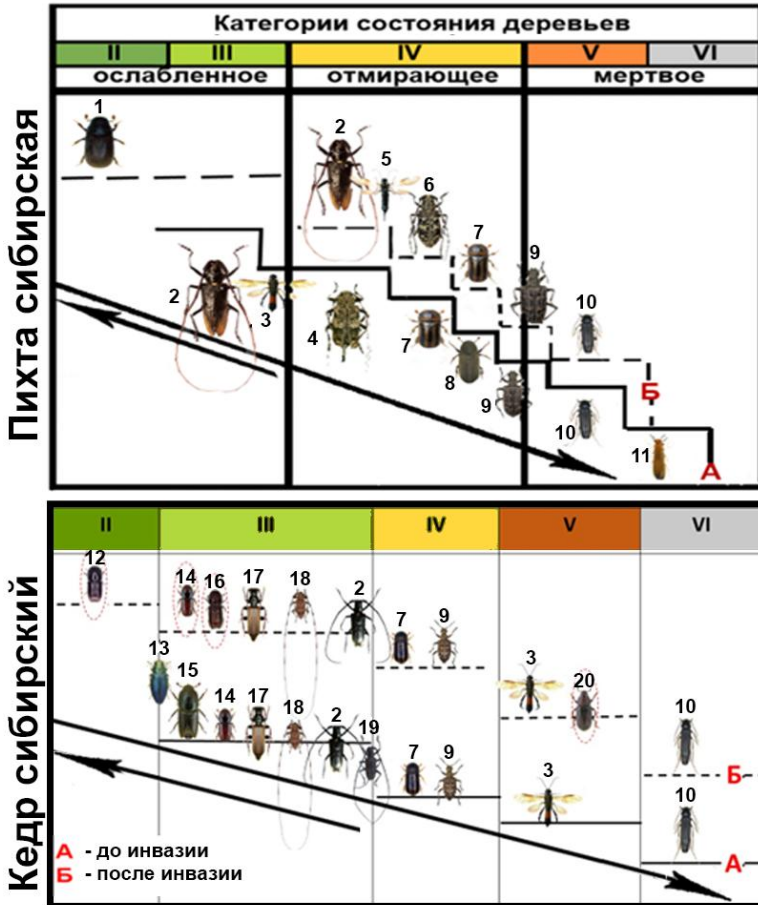


Рисунок 8. Модели скользящей устойчивости для пихты и кедра. (Цифрами обозначены виды-консорты: 1 – *Polygraphus proximus*; 2 – *Monochamus urussovi*; 3 – *Sirex juvencus*; 4 – *Acanthocinus griseus*; 5 – *Xeris spectrum*; 6 – *Monochamus saltuarius*; 7 – *Trypodendron lineatum*; 8 – *Xylechinus pilosus*; 9 – *Rhagium inquisitor*; 10 – *Serropalpus barbatus*; 11 – *Elatroides flabellicornis*; 12 – *Ips amitinus*; 13 – *Phaenops cyanea*; 14 – *Pityogenes chalcographus*; 15 – *Ips sexdentatus*; 16 – *Pityogenes conjunctus*; 17 – *Tetropium castaneum*; 18 – *Acanthocinus aedilis*; 19 – *Monochamus sutor*; 20 – *Hylurgops palliatus*)

Ключевым адаптивным признаком, обеспечившим этот успех, выступил симбиоз с вирулентными фитопатогенными грибами, выступающий как «новое оружие». Однако характер трансформации консорций различался и определялся структурой исходной ниши.

Инвазия *P. proximus* в систему с уже существовавшим стволовым типом усыхания привела к редукции и упрощению консорции: произошло прямое вытеснение конкурентов и формирование сообщества, организованного вокруг монофага-инвайдера. Напротив, инвазия *I. amitinus*, создавшая новый (вершинный) паттерн усыхания, вызвала перестройку и перераспределение ролей: прямое вытеснение одних видов (например, обыкновенного гравера) и опосредованную активизацию других (усачей – летней фенологической группы вредителей), изменив тем самым сукцессионную траекторию с активизацией валежной группировки стволовых дендрофагов (*Hylurgops palliatus*).

Таким образом, инвазии короедов выступают мощным драйвером стремительного консорциогенеза – процесса активного формирования новых консортивных связей, приводящего к качественной перестройке структуры аборигенных сообществ и смене устоявшихся сукцессионных траекторий. Работа демонстрирует интеграцию концепций «свободной ниши» и «скользящей устойчивости» для объяснения глубоких экологических последствий биологических инвазий.

ГЛАВА 7. Интегрированная оценка инвазионного потенциала и прогноз распространения микроценозов *Polygraphus proximus* и *Ips amitinus*

Уссурийский полиграф и союзный короед являются детерминантными видами инвазионных микроценозов, наносящих катастрофический ущерб лесам азиатской части России. Для перехода от оценки последствий инвазий к их прогнозированию в главе реализован подход, сочетающий два независимых метода: (1) прямой мониторинг формирования новых трофических связей в «дозорных насаждениях» (дендрариях) и (2) биоклиматическое моделирование (MaxEnt) для определения потенциальных ареалов вредителей в Северной Евразии.

Трофическая пластичность видов: результаты мониторинга «дозорных растений».

Мониторинг 2022–2023 гг. в уникальных коллекциях хвойных стационара «Кедр» (Томская обл.) и ЦСБС СО РАН (Новосибирская обл.) выявил высокую трофическую пластичность обоих видов-инвайдеров.

Расширение кормового спектра *I. amitinus*. В 2020–2023 гг. короед вызвал гибель сотен экземпляров как местных, так и интродуцированных видов. Впервые зафиксировано массовое заселение кедра корейского *Pinus koraiensis* (в 2022 г. заселено 214 из 268 деревьев) и кедрового стланика *P. pumila*. Статистический анализ показал, что первостепенным фактором, определяющим выбор дерева, было его ослабленное состояние (критерий Крускала-Уоллиса,

$H=29.7$, $p < 0.001$), а не видовая принадлежность. На ослабленных пересадкой деревьях *P. sibirica* и *P. koraiensis* плотность поселения достигала 6–8 семей/дм², а плодовитость самок – 26–28 яиц, что существенно превышает показатели из первичного ареала.

Новые трофические связи *P. proximus*. Впервые зафиксировано заселение уссурийским полиграфом североамериканской пихты одноцветной *Abies concolor* (секция *Grandes*) в коллекции «Кедр». Это четвертый вид североамериканских пихт в кормовом спектре инвайдера, что указывает на потенциальную угрозу для пихтарников Северной Америки. Мониторинг также подтвердил, что коллекции интродуцентов служат не только для выявления угроз со стороны местных фитофагов, но и являются эффективным инструментом отслеживания формирования новых трофических связей у уже вселившихся чужеродных видов. В ходе обследования дендрариев дальневосточного региона (Ботанический сад ДВО РАН, г. Владивосток), помимо решения основных задач, был внесён вклад в инвентаризацию биоразнообразия. Обнаружен и описан новый для науки вид короеда *Dryocoetips krivetsae* Kerchev, Mandelshtam, Bykov et Ilinsky, 2023, что стало первым указанием этого тропического рода в фауне России и самым северным его местонахождением в мире. Вид назван в честь учителя автора, доцента, к.б.н. С.А. Кривец.

Прогноз потенциальных ареалов *P. proximus* и *I. amitinus*.

Биоклиматическое моделирование (MaxEnt) позволило уточнить границы потенциального распространения видов и выявить ключевые лимитирующие факторы (Рисунок 9).

Построенная для *P. proximus*. модель обладает высокой прогностической способностью (AUC теста = 0,957). Наибольший вклад вносят средняя температура самого теплого квартала (Bio10, 34,5 %) и осадки этого же периода (Bio18, 29,6 %).

Оптимум для вида лежит в диапазоне температур 15–20 °С и осадков >250 мм. Резкое снижение вероятности присутствия наблюдается при минимальной температуре самого холодного месяца ниже -15°С (Bio6). Потенциальный ареал вида в Голарктике охватывает не только ареал пихты сибирской, но и значительные территории произрастания уязвимых североамериканских пихт, прежде всего *A. balsamea* (Рисунок 9Б).

Объединенная модель, включающая данные из первичного (Европа) и вторичного (Сибирь) ареалов для *I. amitinus* (рисунок 9 Б), также показала отличное качество (AUC теста = 0,966). Анализ выявил кардинальное перераспределение значимости климатических факторов в инвазионном ареале. Если в Европе ключевым лимитирующим фактором является засушливость (осадки самого сухого месяца, Bio14), то для сибирской популяции на первый план выходят параметры суровости зим: сезонность температуры (Bio4, вклад

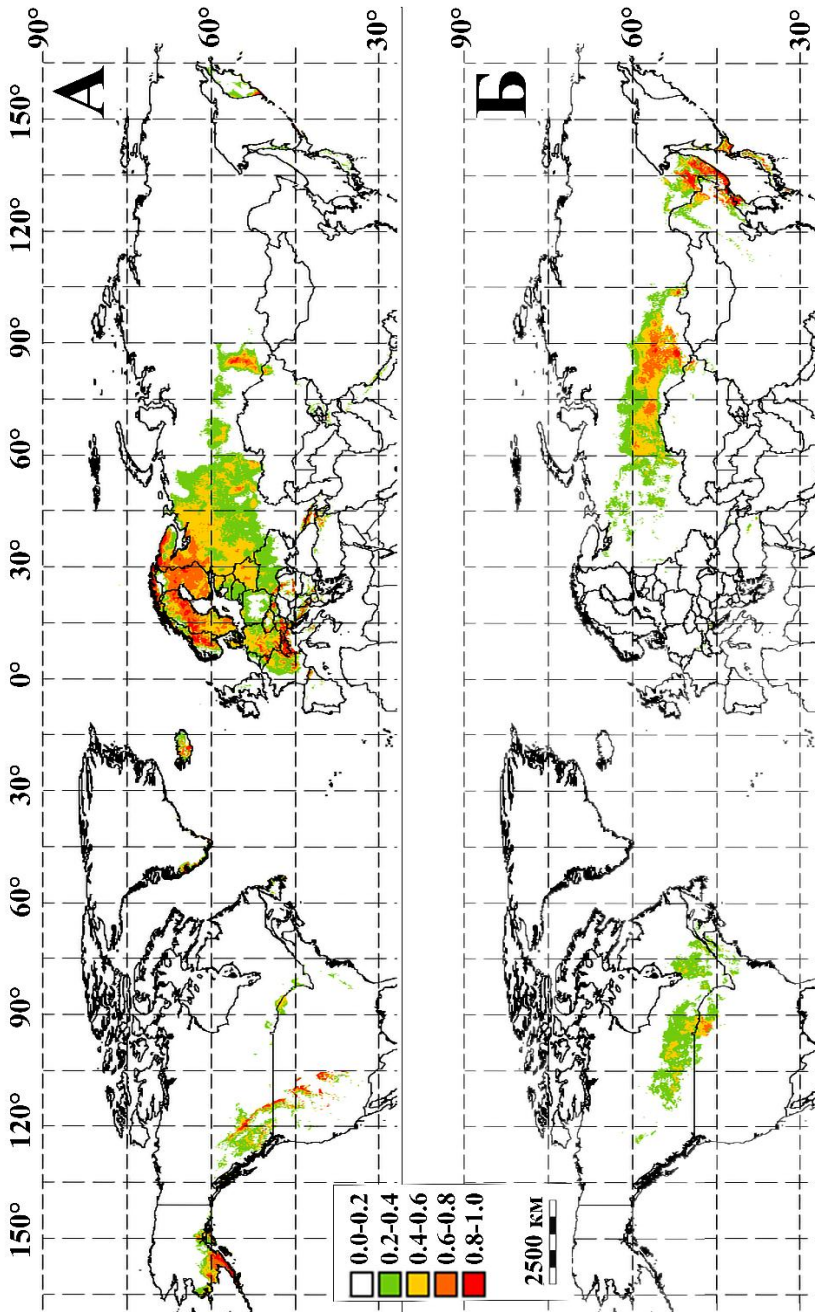


Рисунок 9. Потенциальные ареалы *Ips amitinus* (А) и *Polygraphus proximus* (Б) в Голарктике, построенные методом максимальной энтропии (MaxEnt). Шкала (0–1) отражает относительную вероятность присутствия вида

33,7%) и минимальная температура самого холодного месяца (Віоб, вклад 24,0%). Это указывает на существенное изменение реализованной климатической ниши, что, вероятно, связано с инвазией специфического, преадаптированного к бореальным условиям гаплотипа из Северной Европы. Прогнозная карта определяет обширные территории Южной Сибири, а также участки на юге Дальнего Востока, Сахалина и Камчатки как зоны средней и высокой вероятности присутствия вида (Рисунок 9 А).

Физиологический базис климатических стратегий. Данные по активности щелочной фосфатазы (ЩФ) при тепловом стрессе (+38 °C) подтверждают выявленные климатические различия. У *I. amitinus*, обладающего преадаптивной толерантностью, отмечен умеренный рост активности ЩФ. У *P. proximus* реакция оказалась выражена гораздо сильнее, что коррелирует с его жесткой лимитацией параметрами летнего сезона и компенсаторной стресс-реактивностью.

Интеграция данных мониторинга и моделирования позволила выделить две контрастные инвазионные стратегии. Для *P. proximus* распространение жестко детерминировано ареалом пихты и оптимальными летними условиями. Наибольший риск представляют зоны климатического стресса для кормовой породы. Для *I. amitinus* успех инвазии обусловлен широкой термоустойчивостью и проявлением иной, свойственной инвазионному гаплотипу, климатической ниши, что создает потенциальную угрозу для всех спелых кедровников юга Сибири. Модели, не учитывающие данные из вторичного ареала, дают недостоверные прогнозы, что доказывает необходимость интеграции генетических и экологических данных для оценки реальных инвазионных рисков.

Список сокращений

AUC – Area Under Curve (площадь под ROC-кривой, метрика качества модели)

БПЛА – Беспилотный летательный аппарат

ГТС ДВО РАН – Горнотасежная станция Дальневосточного отделения Российской академии наук

MaxEnt – Maximum Entropy Modeling (моделирование методом максимальной энтропии)

NGS – Next Generation Sequencing (секвенирование нового поколения)

ППП – Постоянная пробная площадь

ЦСБС СО РАН – Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук

ЩФ – щелочная фосфатаза

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе впервые проведено комплексное исследование биологических инвазий стволовых дендрофагов как процесса проникновения и формирования целостных симбиотических систем – микроценозов. На примере двух агрессивных инвайдеров – уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) и союзного короеда (*Ips amitinus*) – изучены закономерности расселения, механизмы коммуникации, структура и функционирование связанных с ними сообществ, а также трансформация аборигенных лесных экосистем.

Центральным теоретическим достижением является разработка и обоснование концепции «**инвазии микроценоза**». Доказано, что единицей вселения выступает не отдельный вид, а устойчивое коадаптированное сообщество симбионтов, где жук-дендрофаг – вид-эдификатор и основной вектор переноса. Выявлены **консервативное ядро** (облигатные симбионты из первичного ареала: фитопатогенные грибы, *Wolbachia*, нематоды, клещи, облигатные хищники) и **динамичная периферия** (интегрируемые местные виды). Снижение разнообразия ядра микроценоза во вторичном ареале компенсируется включением аборигенных видов, что определяет высокую инвазионную пластичность.

Исследование систем коммуникации короедов выявило их роль в координации заселения деревьев и поддержании целостности микроценозов. Впервые для жесткокрылых детально описана акустическая система *P. proximus* и доказано ее значение как экологического фактора, регулирующего плотность поселения. Показано, что компоненты феромонов короедов служат ориентирами для их естественных врагов.

Ключевым адаптивным преимуществом инвайдеров («новым оружием») выступает симбиоз со специализированными фитопатогенными грибами, ослабляющими защиту растения-хозяина. На примере трансформации консорций пихты и кедра раскрыты экологические механизмы: от вытеснения аборигенных дендрофагов и упрощения структуры (*P. proximus*) до формирования новой сукцессионной траектории с активизацией местныхксилофагов следующей гильдии (*I. amitinus*).

Разработанный интегративный подход (биоклиматическое моделирование, «дозорные растения», физиологические методы) показывает высокую перспективность в прогнозировании инвазий. Карты потенциального распространения и климатические лимиты формируют основу для превентивного мониторинга в зонах повышенного риска. Практическая значимость заключается в создании фундамента для перехода от реактивных мер к проактивной системе управления рисками, основанной на понимании комплексной природы угрозы – не от отдельного вредителя, а от целого симбиотического сообщества.

ВЫВОДЫ

1. Инвазии *Polygraphus proximus* Blandf. и *Ips amitinus* Eichh. в лесные экосистемы Сибири имеют антропогенную природу и связаны с Транссибирской железнодорожной магистралью как основным вектором заноса.
2. Инвазионные популяции обоих видов характеризуются эффектом «бутылочного горлышка» и происходят от ограниченного числа регионов-доноров: для *I. amitinus* – от единого гаплотипа, распространившегося в северо-западных регионах России; для *P. proximus* – от дальневосточных популяций, распространившихся в Западной Сибири и далее проникших в Предуралье и Прибайкальский регион в результате ступенчатой инвазии.
3. Единицей биологического вторжения стволовых дендрофагов выступает микроценоз – целостное симбиотическое сообщество. Оно включает консервативное ядро (облигатные симбионты) и вариабельную периферию, формирующуюся за счёт интеграции местных видов в экосистеме-реципиенте.
4. Фитопатогенные грибы, входящие в ядро микроценоза (*Grosmannia aoshimae* для *P. proximus*; *Ophiostoma bicolor*, *O. brunneo-ciliatum* и *Leptographium* sp. для *I. amitinus*), сохраняют высокую фитопатогенность к новым растениям-хозяевам и выступают ключевым фактором, обеспечивающим их первичное ослабление.
5. Акустическая и феромонная коммуникация *P. proximus* обеспечивает координацию массовой колонизации, регуляцию плотности поселения и взаимодействие с ассоциированными энтомофагами. Акустическая сигнализация, представленная двумя типами стридуляции (элитро-тергальной и элитро-тибиальной), видоспецифична, контекстно зависима и модулируется температурой. Для *I. amitinus* существующие синтетические феромоны оказались неэффективными в сибирских популяциях.
6. Чужеродные виды, осваивая здоровые деревья на недоступных для аборигенной биоты этапах, формируют новую сукцессионную траекторию, которая характеризуется прямым вытеснением пионерных видов и перераспределением ресурса от специализированных стволовых дендрофагов в пользу видов, вынужденных делить субстрат с инвайдером или использовать его остатки.
7. Прогноз инвазионного потенциала микроценозов основан на двух подходах: мониторинг «дозорных растений» показывает, что *I. amitinus* угрожает соснам (секция *Strobus*), а *P. proximus* – пихтам (секция *Balsamea*); биоклиматическое моделирование позволяет оценить лимитирующие параметры распространения видов и зоны риска в Голарктике.
8. Сравнительный анализ инвазий уссурийского полиграфа и союзного короеда позволяет рассматривать их как универсальную модель инвазий микроценозов стволовых дендрофагов в бореальные экосистемы, представленную сменой следующих фаз: антропогенный занос, эффект основателя, селективная редукция симбиотического комплекса, создание ниши

на ранних стадиях ослабления дерева, консорциогенез и формирование нового блока регуляции численности из аборигенных видов-генералистов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю и глубокую признательность всем, кто на разных этапах этого долгого пути способствовал появлению данной работы.

Мой первый и самый главный поклон – моему Учителю, Светлане Арнольдовне Кривец. Именно она оказывала неоценимую поддержку, щедро делилась знаниями и опытом, направляла и вдохновляла – от дипломной работы до докторской диссертации.

Особая благодарность – моему научному консультанту, член-корреспонденту РАН, профессору Виктору Вячеславовичу Глупову. Работа в руководимой им лаборатории патологии насекомых Института систематики и экологии животных СО РАН стала для меня временем интенсивного профессионального роста и освоения новых методических горизонтов. Я признателен всему коллективу ИСиЭЖ СО РАН, и особенно – заведующему лабораторией паразитической экологии д.б.н. Вадиму Юрьевичу Крюкову и заведующей лабораторией патологии насекомых к.б.н. Наталье Анатольевне Крюковой.

Исследование было бы невозможно без широкой кооперации с коллегами-специалистами. Я глубоко благодарен:

За помощь в проведении генетических исследований – к.б.н. Роману Андреевичу Быкову и к.б.н., заведующему лабораторией молекулярной генетики насекомых ИЦИГ СО РАН Юрию Юрьевичу Илинскому.

За многолетнее плодотворное сотрудничество и ценные консультации – коллегам из лаборатории лесной зоологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН: заведующему лабораторией к.б.н. Юрию Николаевичу Баранчикову, Денису Александровичу Демидко и д.б.н. Наталье Ивановне Кириченко.

За неоценимую помощь в проведении полевых и камеральных исследований – сотрудникам лаборатории мониторинга лесных экосистем ИМКЭС СО РАН Эльвине Михайловне Бисировой, Елене Николаевне Пац. Отдельное спасибо студентам Томского государственного университета Владимиру Анисимову и Марии Поушевой, и моему благодарному ученику Никите Анатольевичу Смирнову, чье участие в экспедициях и увлеченность предметом были бесценны.

За определение видовой принадлежности объектов и консультации по систематике – Михаилу Юрьевичу Мандельштаму (за определение короедов и предоставление эталонного материала), а также ведущим специалистам по группам симбионтов: д.б.н. Александру Юрьевичу Рыссу (ЗИН РАН) – за помощь в изучении нематод, д.б.н. Александру Александровичу Хаустову (ТюмГУ) – за определение клещей, к.б.н. Наталье Вениаминовне Пашеновой (ИЛ СО РАН) – за идентификацию грибов, и коллегам-энтомологам,

помогавшим в определении хищных и паразитических насекомых: д.б.н. Андрею Сергеевичу Бабенко (ТГУ), д.б.н. Олегу Павловичу Негробову[†] (ВГУ), сотрудникам ЗИН РАН Екатерине Владимировне Целих и д.б.н. Александру Григорьевичу Кирейчуку, а также д.б.н. Марине Геннадьевне Кривошеиной (ИПЭЭ РАН).

Я признателен руководству и сотрудникам органов лесного хозяйства и лесничеств (Томского, Тимирязевского, Верхнекетского, Маслянинского, Турочакского и др.), а также Центров защиты леса Томской и Новосибирской областей за содействие в организации работ и оперативное предоставление информации.

Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ (МК-4422.2015.4), РФФИ (проекты № 17-04-01765, № 16-44-700782, № 18-34-20060, № 20-04-00587), РНФ (№ 15-14-10014, № 17-74-10034, № 22-16-00075, № 22-16-00075-П, № 25-24-00043), а также в рамках государственных заданий и программ фундаментальных исследований СО РАН.

Выражаю глубочайшую признательность – моим родным и близким за их неизменное терпение, понимание и веру в меня, которые поддерживали на протяжении всех этих лет.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в Перечень ВАК (и приравненных к ним)

Статьи в журналах:

1. Керчев И. А. О моногинии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) и особенностях его репродуктивного поведения // Энтомологическое обозрение. – 2014. – Т. 93, № 3-4. – С. 518–526.

Англоязычная версия: Kerchev I. A. On monogyny of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) and its reproductive behavior // Entomological Review. – 2014. – Vol. 94, № 8. – P. 1059–1066.

2. Керчев И. А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. – 2014. – Т. 7, № 2. – С. 80–95.

Англоязычная версия: Kerchev I. A. Ecology of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) in the West Siberian invasion region // Russian Journal of Biological Invasions. – 2014. – Vol. 5, № 3. – P. 176–185.

3. Керчев И. А. Описание стридуляционного аппарата дальневосточных лубоедов *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 и *P. jezoensis* Niisima, 1909 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Энтомологическое обозрение. – 2015. – Т. 94, № 4. – С. 788–795.

Англоязычная версия: Kerchev I. A. Description of the stridulatory apparatus of the Far Eastern bark beetles *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 and *P. jezoensis* Niisima, 1909 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Entomological Review. – 2015. – Vol. 95, № 9. – P. 1191–1196.

4. Керчев И. А. Устройство ольфактометрической ловушки для насекомых-стволовых дендрофагов: результаты испытания на *Polygraphus proximus* Blandf. // Евразийский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18, № 1. – С. 11–15.

5. Kerchev I. A. Context-Dependent Acoustic Signals in the Four-Eyed Fir Bark Beetle, *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) // Environmental Entomology. – 2019. – Vol. 48, № 1. – P. 181–188.

6. Kerchev I. A. Interspecific differences of stridulatory signals in three species of bark beetles from the genus *Polygraphus* Er. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) inhabiting the island of Sakhalin // PeerJ. – 2020. – Vol. 2020, № 1. – P. 8281.

7. Kerchev I. A. Temperature-dependent parameters of stridulatory signals in the four-eyed fir bark beetle, *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2020. – Vol. 23, № 2. – P. 380–384.

8. Керчев И. А., Кривец С. А., Бисирова Э. М. Влияние инвазии уссурийского полиграфа на состав и структуру комплекса стволовых насекомых-дендрофагов пихты сибирской // Сибирский экологический журнал. – 2022. – Т. 29, № 3. – С. 336–349.

Англоязычная версия: Kerchev I. A., Bisirova E. M., Krivets S. A. Effect of the four-eyed fir bark beetle invasion on the species composition and structure of the Siberian fir stem pest complex // Contemporary Problems of Ecology. – 2022. – Vol. 15, № 3. – P. 270–281.

9. Керчев И. А., Бабенко А. С., Кривец С. А., Кривошеина М. Г., Смирнов Н. А., Целих Е. В. Материалы по фауне и биологии насекомых - энтомофагов союзного короеда *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. – 2022. – Т. 101, № 2. – С. 252–270.

Англоязычная версия: Kerchev I. A., Babenko A. S., Krivets S. A., Krivosheina M. G., Smirnov N. A., Tselikh E. V. Contribution to the fauna and bionomics of entomophagous insects feeding on the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in West Siberia // Entomological Review. – 2022. – Vol. 102, № 4. – P. 432–445.

10. Керчев И. А., Крюков В. Ю., Ярославцева О. Н., Половинко Г. П., Токарев Ю. С., Глунов В. В. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota,

Нипокреалес) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – Т. 9, № 4. – С. 41–50.

Англоязычная версия: Kerchev I. A., Kryukov V. Y., Yaroslavtseva O. N., Polovinko G. P., Tokarev Y. S., Glupov V. V. The first data on fungal pathogens (Ascomycota, Нипокреалес) in the invasive populations of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. // Russian Journal of Biological Invasions. – 2017. – Vol. 8, № 1. – P. 34–40.

11. Керчев И. А., Кривец С. А., Бисирова Э. М., Смирнов Н. А. Распространение союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. – 2021. – Т. 14, № 4. – С. 77–84.

Англоязычная версия: 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. – 2022. – Vol. 13, № 1. – P. 58–63.

12. Керчев И. А., Мандельштам М. Ю., Кривец С. А., Илинский Ю. Ю. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) - новый чужеродный вид в Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. – 2019. – Т. 98, № 3. – С. 592–599.

Англоязычная версия: Kerchev I. A., Krivets S. A., Mandelshtam M. Y., Ilinsky Y. Y. Small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a new alien species in West Siberia // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99, № 5. – P. 639–644.

13. Керчев И. А., Волкова Е. С., Мельник М. А. Возможности ГИС для изучения процессов распространения уссурийского полиграфа в пихтовых лесах Сибири // Вестник СГУГиТ (Сибирского государственного университета геосистем и технологий). – 2021. – Т. 26, № 4. – С. 44–54.

14. Керчев И. А., Маслов К. А., Марков Н. Г., Токарева О. С. Семантическая сегментация поврежденных деревьев пихты на снимках с беспилотных летательных аппаратов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2021. – Т. 18, № 1. – С. 116–126.

15. Керчев И. А., Кириченко Н. И., Баранчиков Ю. Н. Феромон инвазийных популяций короеда *Ips amitinus* (Eichhoff) в России пока не найден // Сибирский лесной журнал. – 2024. – № 6. – С. 3–9.

16. Kerchev I. A., Krivets S. A. An attack of *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) on arboretum in West Siberia: New host of invasive bark beetle among exotic conifers // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2021. – Vol. 24, № 2. – P. 148–152.

17. Kerchev I. A., Markov N. G., Machuca C. R., Tokareva O. S. Classification of pest-damaged coniferous trees in unmanned aerial vehicles images using convolutional neural network models // Computer Research and Modeling. – 2024. – Vol. 16, № 5. – P. 1271–1294.

18. Kerchev I. A., Ilinsky Yu. Yu., Bykov R. A., Mandelshtam M. Yu. *Dryocoetius krivetsae* sp. n. (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Dryocoetini), the northernmost species of the genus: conflicts between molecular and morphological data in the tribe *Dryocoetini* // Zootaxa. – 2023. – Vol. 5369, № 2. – P. 269–276.

19. Kerchev I. A., Bisirova E. M., Smirnov N. A., Grachev I. G., Nikiforov A. N., Kalashnikova D. A. Effects of an invasive bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. outbreak on carbon pool dynamics in West Siberian dark coniferous forests // Forests. – 2024. – Vol. 15, № 3. – P. 542.

20. Kerchev I. A., Kryukova N. A., Kryukov V. Y., Glupov V. V. Entomoparasitic nematodes *Sychnotylenchus* sp. (Anguinidae) on the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus*: effects on the host's immunity and its susceptibility to *Beauveria bassiana* // Invertebrate Survival Journal. – 2017. – Vol. 14. – P. 324–329.

21. Kerchev I., Bykov R., Ilinsky Yu. Expansion of the secondary range of *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae): invasion of Khamar-Daban mountains (Republic of Buryatia) // Acta Biologica Sibirica. – 2023. – № 9. – P. 1–11.

22. Kerchev I. A., Pousheva M. S. Olfactometric evidence for aggregation pheromone production by females of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Entomological Review. – 2016. – Vol. 96, № 7. – P. 821–825.

23. Демидко Д. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Кулаков С. С., Смирнов Н. А., Чернова Н. А. Факторы, способствующие появлению очагов массового размножения союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в кедровых лесах Западно-Сибирской равнины // Российский журнал биологических инвазий. – 2025. – Т. 18, № 1. – С. 36–59.

Англоязычная версия: Demidko D. A., Kerchev I. A., Bisirova E. M., Kulakov S. S., Smirnov N. A., Chernova N. A. Factors contributing to the outbreaks of small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Siberian stone pine forests of the West Siberian plain // Russian Journal of Biological Invasions. – 2025. – Vol. 16, № 2. – P. 193–213.

24. Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. – 2015. – Т. 8, № 1. – С. 41–63.

Англоязычная версия: 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 Journal of Biological Invasions. – 2015. – Vol. 6, № 2. – P. 94–108.

25. Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Волкова Е. С., Астапенко С. А., Ефременко А. А., Косилов А. Ю., Кудрявцев П. П., Кузнецова Ю. Р., Пономарёв В. И., Потапкин А. Б., Тараскин Е. Г., Титова В. В., Шилоносков А.

О., Баранчиков Ю. Н. Обзор современного вторичного ареала уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. – 2024. – Т. 17, № 1. – С. 49–69.

Англоязычная версия: Krivets S. A., Kerchev I. A., Bisirova E. M., Volkova E. S., Astapenko S. A., Efremenko A. A., Kosilov A. Yu., Kudryavtsev P. P., Kuznetsova Yu. R., Ponomarev V. I., Potapkin A. B., Taraskin E. G., Titova V. V., Shilonosov A. O., Baranchikov Yu. N. Overview of the current secondary range of the four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandford) in the Russian Federation // Russian Journal of Biological Invasions. – 2024. – Vol. 15, № 2. – P. 180–197.

26. Кривошеина М. Г., Кривошеина Н. П., Керчев И. А. Двукрылые насекомые (Diptera) - спутники уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*, Coleoptera, Curculionidae) на территории Сибири и Дальнего Востока России // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 1. – С. 23–31.

Англоязычная версия: Krivosheina M. G., Krivosheina N. P., Kerchev I. A. Dipteran insects (Diptera) associated with the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae) in Siberia and the Russian Far East // Entomological Review. – 2018. – Vol. 98, № 2. – P. 156–164.

27. Бурдина Е. В., Керчев И. А., Смирнов Н. А., Груntenко Н. Е. Влияние теплового стресса на активность щелочной фосфатазы у короедов *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) и *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Евразийский энтомологический журнал. – 2022. – Т. 21, № 5. – С. 258–264.

28. Волкова Е. С., Керчев И. А., Кривец С. А., Мельник М. А. Опыт картографирования инвазий чужеродных насекомых-вредителей леса в Западной Сибири средствами ГИС // География и природные ресурсы. – 2023. – Т. 44, № 55. – С. 146–153.

29. Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Демидко Д. А., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – № 211. – С. 33–45.

30. Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Дебков Н. М. Современное распространение и прогноз расширения инвазионного ареала уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 в Томской области (Западная Сибирь) // Евразийский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17, № 1. – С. 53–60.

31. Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Симонова Г. В. Состояние популяции уссурийского полиграфа и его роль в лесах северо-восточной части заповедника «Кузнецкий Алатау» (Кемеровская область) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – № 228. – С. 7–28.

32. Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Смирнов Н. А., Пац Е. Н. Союзный короед - новый вызов для лесозащиты в Сибири // Сибирский лесной журнал. – 2023. – № 1. – С. 43–57.
33. Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Волкова Е. С., Мельник М. А., Смирнов Н. А., Пац Е. Н. Вспышка массового размножения и оценка риска распространения союзного короеда в кедровых лесах Томской области // Лесоведение. – 2023. – № 2. – С. 116–131.
34. Кривец С. А., Бисирова Л. М., Чернова Н. А., Пац Е. Н., Керчев И. А. Комплексная характеристика биологического разнообразия кедровых лесов на южном пределе их распространения в Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2014. – № 2 (26). – С. 130–150.
35. Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Популяционные характеристики и влияние уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. на состояние пихтовых лесов Северо-Восточного Алтая // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – № 207. – С. 37–48.
36. Марков Н. Г., Маслов К. А., Керчев И. А., Токарева О. С. Модели U-Net для семантической сегментации повреждённых деревьев сосны сибирской кедровой на снимках с БПЛА // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2022. – Т. 19, № 1. – С. 65–77.
37. Smirnov N. A., Kerchev I. A. Experimental rearing of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) on aboriginal Siberian coniferous species // Acta Biologica Sibirica. – 2024. – № 10. – P. 1699–1710.
38. Kirpotin S. N., Peregon A. M., Byzaakay A. A., Khovalyg A. O., Kvasnikova Z. N., Pyak A. I., Babenko A. S., Bulakhova N. A., Chernykh T. M., Chursin V., Interesova E. A., Gureev S. P., Kerchev I. A., Kuzhevskaya I. V., Merzlyakov O. E., Nekhoroshev O. G., Popkov V. K., Valevich T. O., Volkova I. I., Callaghan T. V. (et al.). Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // Ambio. – 2021. – Vol. 50.
39. Musolin D. L., Kirichenko N. I., Karpun N. N., Mandelshtam M. Y., Selikhovkin A. V., Zhuravleva E. N., Aksenenko E. V., Golub V. B., Kerchev I. A., Vasaitis R., Volkovitsh M. G. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: origin, pathways, damage and management // Forests. – 2022. – Vol. 13, № 4.
40. Ryss A. Yu., Polyamina K. S., Popovichev B. G., Krivets S. A., Kerchev I. A. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments // Parazitologiya. – 2018. – Vol. 52, № 1. – P. 32–40.
41. Khanday A. L., Buhroo A. A., Zubair R. M., Kerchev I. A., Singh S. A review of the Indian species of genus *Polygraphus* Erichson, 1836 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) with bio-ecological notes on *P. major*, a pest of *Pinus wallichiana* A. B. Jacks (Pinaceae) in Kashmir, India // Folia Forestalia Polonica, Series A. – 2020. – Vol. 62, № 3. – P. 171–183.

42. Bykov R., Demenkova M., Ryabinin A., Ilinsky Y., Kerchev I. Sex-Specific Wolbachia Infection Patterns in Populations of *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae: Scolytinae) // *Insects*. – 2020. – Vol. 11, № 8. – P. 1–12.

43. Ryss A. Yu., Álvarez-Ortega S., Efeykin B. D., Kerchev I. A., Polyanina K. S., Solovyeva A. I., Subbotin S. A. Wood-inhabiting nematode, *Bursaphelenchus ussuriensis* sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae) from David elm, with molecular phylogeny of the genus based on partial mitochondrial genomes // *Plants*. – 2025. – Vol. 14, № 1. – P. 93.

44. Ryss A. Yu., Kazartsev I. A., Kerchev I. A. In vitro tests on the suitability of entomochoric fungi vectored by the beetle *Ips typographus* for feeding and reproduction of five species of the genus *Bursaphelenchus* (Aphelenchoididae) // *Russian Journal of Nematology*. – 2024. – Vol. 32, № 2. – P. 181–192.

Книги, методические пособия, рекомендации

1. Гниненко Ю. И. Рекомендации по выявлению, обследованию и локализации очагов массового размножения уссурийского полиграфа в районах инвазии на территории Российской Федерации / Ю. И. Гниненко, М. С. Клюкин, Е. А. Чилахсаева, С. А. Кривец, И. А. Керчев, Э. М. Бисирова, Ю. Н. Баранчиков, Н. В. Пашенова, В. М. Петько, Д. А. Демидко. – Пушкино, 2016. – 14 с.

2. Кривец С. А. Технология мониторинга пихтовых лесов в зоне инвазии уссурийского полиграфа в Сибири : методическое пособие / С. А. Кривец, Э. М. Бисирова, Е. С. Волкова, Н. М. Дебков, И. А. Керчев, М. А. Мельник, А. Н. Никифоров, Н. А. Чернова. – Томск, 2018. – 74 с.

3. Кривец С. А. Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование поврежденных насаждений) : методическое пособие / С. А. Кривец, И. А. Керчев, Э. М. Бисирова, В. М. Петько, Н. В. Пашенова, Ю. Н. Баранчиков, Д. А. Демидко ; ответственные редакторы С. А. Кривец, Ю. Н. Баранчиков. – Томск ; Красноярск, 2015. – 56 с.

4. Верхозина А. В., Воронин В. И., Морозова Т. И., Осколков В. А., Сизых А. П., Кривенко Д. А., Казановский С. Г., Мурашко В. В., Суворова Г. Г., Керчев И. А., Копысов С. Г., Елисеев А. О., Воропай Н. Н., Дюкарев Е. А., Волков Ю. В., Татарников А. В., Васильев Р. В., Белецкий А. Б., Медведева И. В., Едемский И. К., Зоркальцева О. С., Тащилин М. А. Формирование концептуальных основ оценки экологических рисков состояния растительного покрова // *Фундаментальные основы, методы и технологии цифрового мониторинга и прогнозирования экологической обстановки Байкальской природной территории* / РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ИНСТИТУТ ДИНАМИКИ СИСТЕМ И ТЕОРИИ УПРАВЛЕНИЯ ИМЕНИ В.М. МАТРОСОВА. – Новосибирск : Сибирское отделение РАН, 2022. – С. 91–138.