

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского
отделения Российской академии наук

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

Научный консультант:

доктор биологических наук,

профессор, член-корреспондент

РАН Глухов Виктор Вячеславович

Новосибирск – 2026

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОЦЕНОЗОВ ИНВАЗИОННЫХ КОРОЕДОВ.....	22
Закключение по Главе 1	33
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	34
2.1. Введение к Главе 2	34
2.2. Объекты и районы исследований	35
2.3. Полевые методы	38
2.4. Лабораторные и экспериментальные методы	45
2.5. Методы акустического анализа	47
2.6. Изучение феромонной коммуникации.....	54
2.7. Биотестирование.....	58
2.8. Морфологические и микроскопические методы	60
2.9. Молекулярно-генетические методы.....	62
2.10. Биохимические анализы	64
2.11. Методы экологического и пространственного анализа	66
2.12. Заключение по Главе 2	72
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ КОРОЕДОВ – ДОМИНАНТОВ ИНВАЗИОННЫХ МИКРОЦЕНОЗОВ.....	74
3.1. Введение к Главе 3	74
3.2. Уссурийский полиграф <i>Polygraphus proximus</i> Blandford, 1894.....	76
3.2.1. Род <i>Polygraphus</i> Erichson, 1836: таксономия и экологическая характеристика	76
3.2.2. Биология уссурийского полиграфа	79
3.2.3. Инвазионный статус и пути расселения	88
3.2.4. Генетическая структура популяций уссурийского полиграфа в первичном и вторичном ареалах	100
3.3. Союзный короед <i>Ips amitinus</i> (Eichhoff, 1872)	103

3.3.1. Обзор рода <i>Ips</i> De Geer, 1775: таксономия и экологическая характеристика	103
3.3.2. Биология союзного короеда <i>Ips amitinus</i>	106
3.3.3. Пространственно-временные аспекты проникновения и экспансии <i>I. amitinus</i> в темнохвойные экосистемы Сибири и его инвазионный статус	114
3.3.4. Генетическая структура популяций союзного короеда <i>I. amitinus</i> в первичном ареале и Западно-Сибирском регионе инвазии	119
3.4. Заключение по Главе 3	122
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ ВИДОВ-ДЕТЕРМИНАНТОВ ИНВАЗИОННЫХ МИКРОЦЕНОЗОВ.....	124
4.1. Введение к Главе 4	124
4.2. Пространственное расселение и стратегия колонизации уссурийского полиграфа.....	126
4.2.1. Дальность разлета жуков.....	126
4.2.2. Выбор локаций для заселения на стволе	128
4.3. Феромонная коммуникация	130
4.3.1. Ольфактометрия и идентификация агрегационных феромонов у уссурийского полиграфа	130
4.3.2. Эксперименты по испытанию феромонов <i>I. amitinus</i>	137
4.4. Акустическая коммуникация	143
4.4.1. Морфология стридуляционного аппарата <i>P. proximus</i>	145
4.4.2. Контекстная зависимость акустических сигналов	150
4.4.4. Температурная и контекстная зависимость сигналов	166
4.4.5. Влияние трансляции сигнала на микропопуляционные характеристики короедов	172
4.5. Роль коммуникации короедов в поддержании их микроценозов	174
ГЛАВА 5. СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МИКРОЦЕНОЗОВ ИНВАЗИОННЫХ КОРОЕДОВ-ДЕНДРОФАГОВ.....	180

5.1. Введение к Главе 5	180
5.2. Микроценоз уссурийского полиграфа <i>Polygraphus proximus</i>	181
5.2.1. Анализ микробиома уссурийского полиграфа в первичном и инвазионном ареалах	182
5.2.1.1. <i>Grosmannia aoshimae</i> как облигатный компонент функционального ядра микробиома уссурийского полиграфа.....	190
5.2.1.2. <i>Wolbachia</i> как генетический маркер ко-инвазии и популяционной истории хозяина	192
5.2.2. Система «хозяин-паразит-патоген» как модуль микроценоза и фактор регуляции численности	195
5.2.3. Нематоды: видовой состав, адаптации к форезии и воздействие на иммунную систему <i>P. proximus</i>	206
5.2.4. Клещи-симбионты <i>P. proximus</i>	210
5.2.5. Насекомые-спутники: формирование комплекса естественных врагов в инвазионном ареале	213
5.3. Микроценоз союзного короеда <i>I. amitinus</i>	217
5.3.1. Анализ грибных симбионтов союзного короеда в первичном и вторичном ареалах	218
5.3.2. Эндосимбионты <i>I. amitinus</i>	227
5.3.3. Комплекс клещей-симбионтов.....	228
5.3.4. Комплекс насекомых энтомофагов и паразитоидов союзного короеда.....	233
5.3.5. Нематоды – симбионты <i>I. amitinus</i>	236
5.4. Сравнительный анализ и выявление общих закономерностей формирования микроценозов инвазионных дендрофагов.....	238
5.5. Заключение по Главе 5	243
ГЛАВА 6. ТРАНСФОРМАЦИЯ АБОРИГЕННЫХ СООБЩЕСТВ СТВОЛОВЫХ ДЕНДРОФАГОВ.....	244
6.1. Введение к Главе 6	244

6.2. Перестройка консорции пихты сибирской под влиянием инвазии <i>Polygraphus proximus</i>	245
6.3. Трансформация консорции кедра сибирского в результате инвазии <i>Ips amitinus</i>	257
6.4. Инвазии короедов-дендрофагов как драйвер консорциогенеза: сравнительный анализ на основе концепции скользящей устойчивости.....	265
6.5. Заключение по Главе 6	270
ГЛАВА 7. ИНТЕГРИРОВАННАЯ ОЦЕНКА ИНВАЗИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА И ПРОГНОЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МИКРОЦЕНОЗОВ <i>POLYGRAPHUS PROXIMUS</i> И <i>IPS AMITINUS</i>	273
7.1. Введение к Главе 7	273
7.2. Трофическая пластичность видов-детерминантов: результаты мониторинга «дозорных растений».....	274
7.3. Прогноз потенциальных ареалов <i>P. proximus</i> и <i>I. amitinus</i> : моделирование и валидация	279
7.3.1. Изменение реализованной климатической ниши <i>I. amitinus</i> как ключевой фактор недооценки риска	284
7.4 . Заключение по главе 7	291
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	294
ВЫВОДЫ	297
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	299
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	301
ПРИЛОЖЕНИЕ А	358
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	368
ПРИЛОЖЕНИЕ В	371
ПРИЛОЖЕНИЕ Г	373
ПРИЛОЖЕНИЕ Д	379

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования.

Биологические инвазии, наряду с изменением климата, входят в список 50 важнейших экологических проблем современности и являются одним из главных вызовов для сохранения биоразнообразия и устойчивого функционирования экосистем в эпоху глобализации (Richardson, 2008). Интенсификация мировой торговли, и прежде всего, трансконтинентальные перевозки некоренной древесины и упаковочных материалов, превратили планету в единую арену для распространения чужеродных организмов (Brockhoff et al., 2006; Piel et al., 2008; Hu et al., 2009). Среди вселенцев особую, часто недооцененную, угрозу представляют жуки-короеды (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) (Beaver, 2013; Cutajar & Mifsud, 2017; Vannini et al., 2017). Так, в европейской части России из 168 видов жесткокрылых-вселенцев лишь пять представляют наибольшую угрозу для аборигенных биоценозов, и три из них – короеды (Орлова-Беньковская, 2016). Их скрытный образ жизни под корой деревьев позволяет длительное время оставаться незамеченными, проходя так называемую «лаг-фазу» инвазии. К моменту обнаружения они уже способны формировать масштабные очаги массового размножения, приводя к необратимым изменениям или полной деградации лесных экосистем, поскольку, в отличие от многих других фитофагов, они вызывают необратимые повреждения проводящих тканей, ведущие к гибели деревьев (Webber, 2000; Miao et al., 2001; Naack, 2006).

Традиционный подход к изучению инвазий дендрофильных насекомых исторически фокусировался на анализе парных взаимодействий: «вредитель – кормовое растение» или «вредитель – отдельный паразит/хищник». Однако такой фрагментарный взгляд не позволяет адекватно оценить истинные механизмы и последствия вторжения. Короеды не являются изолированными агентами; они представляют собой важный, но не единственный компонент сложных биологических систем – «микроценозов», включающих также целый

комплекс облигатных и факультативных симбионтов: фитопатогенных и энтомопатогенных грибов, бактерий, нематод, клещей (Biederman et al., 2019; Raffa et al., 2015; Kirkendall et al., 2015; Whitney, 1987). Эта интегрированная система, сформировавшаяся в ходе длительной коэволюции в первичном ареале, во многом и определяет агрессивность вида-инвайдера, его способность преодолевать защитные барьеры новых растений-хозяев и его дальнейшую популяционную динамику. Как правило, исследования концентрируются на отдельных компонентах, таких как связь короеда с офиостомовыми грибами (Harrington, 2005; Пашенова и др., 2012, 2017; Six, Wingfield, 2011; Wang et al., 2021), нематодами (Cardoza et al., 2006; Рысс, 2015), хищниками и паразитоидами (Мамаев и др., 1977; Коломиец, Богданова, 1980). Реже анализу подвергаются трехкомпонентные системы, например, «короед – клещ (нематода) – гриб» (Klepzig et al., 2001; Hofstetter et al., 2015; Biederman et al., 2019; Рысс и др., 2025). Таким образом, в российской и мировой науке до сих пор отсутствовала как общепринятая концептуальная рамка, так и апробированная методология для системного изучения этого феномена.

За последние полтора десятилетия в темнохвойных лесах Сибири появились два новых агрессивных вида короедов-вселенцев. Первый из них – короед дальневосточного происхождения – уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894, который стал основной причиной деградации пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. на огромных территориях (Баранчиков, Кривец, 2010; Керчев, 2012; Кривец и др., 2015; Кривец и др., 2018). Второй, более свежий пример – обнаружение в 2019 г. в кедровых лесах Западной Сибири союзного короеда *Ips amitinus* Eichhoff, 1872 – вида центральноевропейского происхождения, исходный ареал которого находится в Центральной и Южной Европе, но который в последние десятилетия активно продвигается на север Европы (Ижевский и др., 2005; Cognato, 2015; Økland et al., 2019). В России вид также известен своим постепенным продвижением по северо-западным регионам европейской части страны (Mandelstam, 1999;

Voolma et al., 2004; Мандельштам, Мусолин, 2016), однако в Сибири он ранее никогда не отмечался, несмотря на многолетние исследования (Киселева, Киселева, 1928, 1951; Богданова, 1971; Кривец, Чемоданов, 2005; Кривец, Керчев, 2011; Керчев, 2011). В 2019 г. он был впервые обнаружен в Западной Сибири, где формирует очаги массового размножения на кедре сибирском *Pinus sibirica* Du Tour (Керчев и др., 2019).

Эти два события создали уникальную научную ситуацию. Впервые в истории наблюдений мы получили возможность изучить процесс активного внедрения и становления представителей чужеродной фауны из различных географических направлений, практически параллельно, в один и тот же макрорегион – южную тайгу Сибири. Это позволяет провести сравнительный анализ, абстрагировавшись от частных особенностей конкретной инвазии, чтобы выйти на уровень общих закономерностей, управляющих становлением и развитием инвазионных биологических систем, и тем самым приблизиться к пониманию фундаментальных механизмов инвазионного процесса как комплексного явления.

Настоящая работа призвана восполнить этот концептуальный и методологический пробел. Ее актуальность определяется не только высокой экономической и экологической значимостью модельных объектов-вредителей, но и необходимостью разработки нового научного направления – экологии инвазий микроценозов. Результаты исследования позволят не только объяснить причины столь успешной экспансии *P. proximus* и *I. amitinus* в Сибири, но и создать научную основу для прогнозирования и предотвращения будущих вторжений, учитывающую комплексную природу угрозы, исходящей от стволовых дендрофагов.

Цель и задачи исследования.

Цель: установление закономерностей инвазий микроценозов и формирования новых сообществ организмов, связанных с чужеродными короедами.

В качестве модельных объектов использовались микросообщества, связанные с двумя видами жуков из подсемейства короедов (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae), недавних вселенцев в темнохвойные экосистемы Сибири – союзного короеда *I. amitinus*, среднеевропейского по происхождению, идентифицированного в кедровых лесах Западной Сибири в 2019 г., и дальневосточного инвайдера уссурийского полиграфа *P. proximus*, впервые обнаруженного в Сибири 18 лет назад как вредителя пихты сибирской.

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 исследований.

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. Данный подход преодолевает традиционный фрагментарный анализ парных взаимодействий и позволяет изучать инвазионный процесс на принципиально новом, системном уровне.

Предложен и апробирован интегративный методологический комплекс для изучения микроценозов. Впервые для анализа структуры и функций инвазионных сообществ применен комплекс методов, включающий метагеномный анализ, молекулярно-генетические и биоинформационные методы, а также экспериментально-поведенческие подходы. Данный комплекс служит моделью для комплексного исследования других инвазионных систем.

Впервые для двух модельных инвазий с противоположных концов Евразии получен целостный портрет формирующихся микроценозов и выявлены общие закономерности их становления в Сибири. К числу таких закономерностей относятся:

– совместное вселение с облигатными симбионтами: доказано, что оба короеда проникли в Сибирь вместе с ядром своих нативных микробных сообществ, что предопределило их высокую агрессивность;

- формирование смешанных ассоциаций: показано, что исходный микроценоз в новом ареале дополняется аборигенными видами, формируя новую, специфичную для региона инвазии консортивную структуру;

- получен комплекс принципиально новых данных по экологии инвазионных видов, имеющих фундаментальное и прикладное значение.

Для союзного короеда впервые установлены границы его инвазионного ареала в Западной Сибири, доказано формирование им очагов массового размножения на новом основном кормовом растении – кедре сибирском, в сибирских популяциях выявлены эффекты «бутылочного горлышка» и «основателя», что указывает на точечный, антропогенный характер заноса. Впервые для Сибири 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, приводящие к трансформации коренных лесных сообществ. Показано, что инвазии микроценозов выступают мощным драйвером сукцессионных изменений в таежных экосистемах.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Полученные результаты развивают теорию биологических инвазий, поскольку обосновывают правомерность рассмотрения «инвазии микроценоза» в качестве новой концептуальной единицы. Это позволяет перейти от анализа отдельных видов-вселенцев к изучению целостных биологических систем, что более адекватно отражает реальный механизм вторжения многих дендрофильных насекомых.

Разработан и апробирован интегративный методологический подход, сочетающий полевые, экспериментальные, молекулярно-генетические (метагеномный анализ, секвенирование) и биоинформатические методы для изучения структуры и функций микроценозов. Данный подход может служить моделью для комплексного исследования других инвазионных систем.

На примере модельных инвазионных систем впервые детально описаны процессы формирования новых консорциев («консорциогенез») в реальном времени. Полученные данные раскрывают закономерности адаптации и интеграции чужеродных микроценозов в аборигенные экосистемы, что вносит вклад в понимание эволюции симбиотических связей и сукцессионной динамики лесных сообществ.

Сравнительный анализ двух инвазий *P. proximus* и *I. amitinus* с противоположных концов Евразии выявил общие закономерности, которые могут лежать в основе успешных инвазий стволовых дендрофагов: роль фитопатогенных симбионтов, эффекты генетического «бутылочного горлышка», этапность формирования комплекса энтомофагов.

С практической точки зрения полученные данные о биологии, расселительной способности и факторах вспышек массового размножения *I. amitinus* и *P. proximus* являются научной основой для разработки систем мониторинга, раннего обнаружения и прогноза развития очагов этих опасных вредителей.

Выявление эффективных видов-энтомофагов и патогенов, а также понимание их роли в динамике численности короедов, создает базу для разработки биологических методов контроля и интегрированных систем защиты леса.

Результаты по трофической пластичности вредителей (заселение новых пород) и построенные модели потенциальных ареалов позволяют оценивать риски для различных лесных районов и планировать превентивные меры.

Установление наиболее вероятных путей и векторов инвазии (Транссибирская магистраль, неокоренная древесина) и регионов-доноров

дает конкретные рекомендации для совершенствования внутреннего и внешнего фитосанитарного контроля, позволяя сфокусировать усилия на наиболее рискованных грузопотоках.

Концепция «инвазии микроценозов» обосновывает необходимость комплексной фитосанитарной оценки грузов, учитывающей не только самих вредителей, но и спектр их симбионтов.

Материалы диссертации используются в учебном курсе «Лесопатологического мониторинга и защиты лесных и урбоэкосистем» на кафедре лесного хозяйства и ландшафтного строительства Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета, а также может применяться для курсов инвазионной биологии, экологии и защите растений в других вузах биологического и лесохозяйственного профиля.

Положения, выносимые на защиту.

Рабочая гипотеза исследования включает ряд положений, которые позволят обнаружить закономерности инвазионных процессов данных видов стволовых дендрофагов и провести параллели между ними.

1. Проникновение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. с Дальнего Востока и союзного короеда *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 короедов.

3. Единицей биологического вторжения стволовых дендрофагов выступает микроценоз, состоящий из консервативного ядра облигатных симбионтов из первичного ареала и вариабельной 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.

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 странице 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 источников на иностранных языках) и 4 приложений на 21 страницах.

Апробация и публикация результатов.

Результаты исследований и основные положения, выносимые на защиту, были обсуждены на 37 отечественных и международных совещаниях, конференциях и конгрессах в России: 1) Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск, 16–19 сентября 2014 г.), 2) VIII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России, Санкт-Петербург, 18–20 ноября 2014 г.), 3) «IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» (Санкт-Петербург, 2016 г.), 4) X Чтения памяти О. А. Катаева (Санкт-Петербург, 2018 г.), 5) Всероссийская конференция с международным участием XI Чтения памяти О.А. Катаева (Санкт-Петербург, 2020). 6) XV Съезд Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017 г.) 7) XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 2022 г.), 8) VI Международном симпозиуме *Invasive species in Holarctic*. Borok-VI. «Инвазийные виды в Голарктике (Углич, 2021), 9) Межрегиональной научно-практической конференции Человек и природа – взаимодействие на особо охраняемых природных территориях. посвященной 25-летию Шорского Национального парка (Новокузнецк, 2014), 10) X Международный научный конгресс Интерэкспо-Гео-Сибирь-2014 (Новосибирск, 2014 г.), 11) IV Международная конференция «Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных» (Томск, 2015 г.), 12) Всероссийская конференция с международным участием «Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике» (Москва, 2016 г.), 13) Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения» (Красноярск, 2016 г.), 14) XII International Symposium of the Russian Society of Nematologists» (Nizhny Novgorod, 2017 г.), 15) «XII Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу (Томск, 2017 г.), 16) Bioinformatics of Genome Regulation and Structure\Systems

Biology (BGRS\SB-2018) The Eleventh International Conference (Новосибирск, 2018 г.), 17) VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ (Санкт-Петербург, 2019 г.), 18) XV Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу (Томск, 2023 г.), 19) Ботанические сады в современном мире (Санкт-Петербург, 2023 г.), 20) VI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Экология и управление природопользованием. (Томск, 2023 г.), 21) XI международной конференции Проблемы лесной фитопатологии и микологии (Петрозаводск, 2022 г.), 22) III Всероссийской конференции с международным участием Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике (Красноярск, 2022 г.), 23) XI Всероссийском диптерологический симпозиуме (Воронеж, 2020 г.), 24) XIV Сибирское совещание и школа молодых ученых по климатоэкологическому мониторингу (Томск, 2021 г.), 25) Всероссийской конференции с международным участием XV Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу (Томск, 2023 г.), 26) Международной конференции Лесные экосистемы бореальной зоны: биосферная роль, биоразнообразие, экологические риски (Красноярск, 2024 г.), 27) Всероссийской конференции с международным участием XIII Чтения памяти О.А. Катаева (Санкт-Петербург, 2024 г.), 28) XVI Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу : материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, Томск, 16–20 сентября 2025 г.

за рубежом: 29) “Population Dynamics and Integrated Control of Forest Defoliating and Other Insects” (September 28 – October 2, 2015, Sopot, Poland), 30) “XXV International Bioacoustics Congress” (7–12 September 2015, Murnau, Germany), 31) V Международная конференция Мониторинг и оценка состояния растительного мира (Минск-Беловежская Пуца, 2018), 32) “16th meeting of the IOBC-WPRS Working Group” (Tbilisi Georgia, 2017), 33) “XXV

International Congress of Entomology” (Orlando, Florida, 25–30 September 2015), 34) Международная научная конференция «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны–3», (г. Ереван, Армения, 2017 г.), 35) “II International Symposium on Biotremology” (Riva del Garda, Italy, 2018), 36) VI Международная научная конференция мониторинг и оценка растительного мира (Минск-Лясковичи, Беларусь, 2023 г.), 37) XII Международная научно-практическая конференция «Проблемы лесной фитопатологии и микологии», посвященная 100-летию со дня рождения профессоров Н. И. Федорова и В. И. Шубина (Минск, Беларусь, 13–17 октября 2025 г.).

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). Помимо статей, результаты были представлены в 4 главах коллективных монографий и научных изданий, общим объемом 2,6 печатных листа. Список основных публикаций по теме диссертации вынесен в Приложение А.

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. В большинстве публикаций личный вклад автора является основным.

Благодарности.

Я выражаю искреннюю признательность своим учителям и коллегам – всем, кто помог осуществиться данной работе.

Базовая подготовка была получена в годы учебы на кафедре защиты растений Томского государственного университета, поддержавшей мое

увлечение энтомологией и экологией лесных насекомых, что обеспечило возможность дальнейших научных исследований.

Я сердечно благодарю своего учителя С.А. Кривец, которая оказывала мне всестороннюю неоценимую помощь и постоянную поддержку, как при выполнении дипломной работы в Томском университете, при обучении в аспирантуре и подготовке кандидатской диссертации так на всех этапах проведения исследования в период выполнения данной работы в Институте мониторинга климатических и экологических систем СО РАН.

Довольно продолжительный этап моей работы проходил на базе лаборатории патологии насекомых (Институт систематики и экологии животных СО РАН) под руководством В.В. Глупова. В этот период мне удалось освоить значительное количество новых методик и подходов исследований. Хотелось бы выразить огромную благодарность всему коллективу ИСиЭЖ СО РАН за помощь и чуткие наставления моим старшим коллегам: зав. Лабораторией паразитической экологии д.б.н. В.Ю. Крюкову и зав. Лабораторией патологии насекомых к.б.н. Н.А. Крюковой.

За помощь в проведении генетических исследований к.б.н., научному сотруднику Быкову Р.А. и к.б.н., в.н.с., заведующему Лабораторией молекулярной генетики насекомых ИЦиГ СО РАН Илинскому Ю.Ю.

Коллегам из лаборатории лесной зоологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН заведующему лабораторией к.б.н. Ю.Н. Баранчикову, и д.б.н. Н.И. Кириченко, с которыми поддерживались тесные плодотворные контакты, и от которых я получал ценные советы, рекомендации и консультации.

Искреннюю благодарность за помощь в проведении исследований я испытываю к сотрудникам лаборатории мониторинга лесных экосистем Отделения экологических исследований ИМКЭС СО РАН Э.М. Бисировой, Е.Н. Пац и Н.А. Черновой, сотруднику лаборатории лесной зоологии ИЛ СО РАН Д.А. Демидко, с которыми мы совместно работали в районах инвазии уссурийского полиграфа и во время полевых исследований в первичном

ареале уссурийского полиграфа. В экспедиционных исследованиях участвовали студенты Томского университета В.А. Анисимов, М.С. Поушева.

Неоценимую помощь оказал мой ученик Н.А. Смирнов во время обучения в университете и аспирантуре.

Я глубоко признателен М.Ю. Мандельштаму, определившему видовую принадлежность новых вредителей пихты и кедра из Сибири и любезно предоставившему эталонный материал по близким видам. Глубоко признателен выдающимся специалистам по организмам-симбионтам короедов: нематодам – д.б.н. А.Ю. Рыссу (ЗИН РАН), по клещам д.б.н. А.А. Хаустову (ТюмГУ), специалисту-микологу, определившему виды фитопатогенных и энтомопатогенных грибов к.б.н. Н.В. Пашеновой (Институт леса СО РАН), а также специалистам-энтомологам, которые помогли в идентификации ряда групп хищных и паразитических насекомых, связанных с уссурийским полиграфом и союзным короедом: д.б.н. А.С. Бабенко (Томский государственный университет), д.б.н. О.П. Негрбову (Воронежский государственный университет), сотрудникам Зоологического института РАН Е.В. Целих и д.б.н. А.Г. Кирейчуку; д.б.н. М.Г. Кривошеиной (ИПЭЭ РАН).

С благодарностью хочу также отметить поддержку, помощь и внимание, оказанные руководством органов лесного хозяйства регионов и работниками лесничеств, на территории которых проводились исследования (Томское, Тимирязевское, Верхнекетское лесничества Департамента лесного хозяйства Томской области; Маслянинское лесничество Департамента лесного хозяйства Новосибирской области; Турочакское лесничество Министерства лесного хозяйства Республики Алтай).

Очень ценной была оперативная информация о местах находок уссурийского полиграфа в Сибири, полученная из Центров защиты леса Томской и Новосибирской областей

Работа выполнена в рамках базовых проектов ИМКЭС СО РАН № VI.44.2.6 “Структура биологического разнообразия в экосистемах бореальных

лесов: динамические и эволюционные аспекты” и № VI.52.2.6 “Структура разнообразия в экосистемах бореальных лесов: взаимодействие и сопряженные трансформации компонентов”. Исследования поддержаны Грант президента Российской Федерации МК-4422.2015.4. Экология поведения уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. – инвазионного вредителя пихтовых лесов 2015-2016. (Руководитель), грантами РФФИ 17-04-01765 Механизмы внутри- и межвидовой коммуникации инвазийного энтомо-микологического тандема с пихтой сибирской. Рук. Т.М. Овчинникова. Сроки выполнения 2016–2018 гг. (Исполнитель); Грант РФФИ № 16-44-700782 p_a "Разработка технологий мониторинга и прогнозирования состояния пихтовых лесов Томской области в зоне инвазии уссурийского полиграфа". Руководитель: Кривец С.А. Сроки выполнения 2016–2018 гг. (Исполнитель), грант 18-34-20060 Влияние кишечной микробиоты насекомых на развитие патогенов, вызываемых энтомопатогенными грибами и бактериями срок выполнения 2018–2020 гг. Руководитель: О.Н. Ярославцевой (Исполнитель); 20-04-00587 «Инвазии насекомых-дендрофагов как феномен проникновения чужеродных и формирования новых микроценозов». 2020-2022 гг. (Руководитель).

Грантами РНФ: 15-14-10014 «Механизмы резистентности насекомых к энтомопатогенным микроорганизмам и разработка новых подходов для развития биологических методов контроля численности насекомых - вредителей сельского и лесного хозяйства» 2015-2017 гг. Рук. Глунов В.В. (Исполнитель); РНФ 17-74-10034 «Изучение роли акустической сигнализации агрессивных видов короедов, как основа для разработки методов их видовой идентификации и сдерживания численности на примере *Polygraphus proximus* Blandf.». 2017-2019 гг. (Руководитель); № 22-16-00075 «На страже биобезопасности: раннее выявление опасных и потенциально инвазионных видов дендрофильных насекомых в азиатской части России с применением современных экологических и молекулярно-генетических подходов (ИнвАЗИЯ) 2022-2024 гг. и его продолжение № 22-16-00075-П 2025-2026 гг.,

что существенно облегчило проведение полевых исследований. (Руководитель Кириченко Н.И.); № 25-24-00043 «Трехсторонний симбиоз в фитопатогенной ассоциации: «стволовая нематода - гриб - жук переносчик» (Руководитель Рысс А.Ю.).

ФЦП: Грант Министерства науки и высшего образования России "Фундаментальные основы, методы и технологии цифрового мониторинга и прогнозирования экологической обстановки Байкальской природной территории" договору № 2.0110.20.06-НИР от 12.10.2020 г. (Основной исполнитель). Результаты работы, представленные в разделе 9, были получены в рамках выполнения НИР Минобрнауки РФ, Развитие системы мониторинга и комплексного анализа пулов и потоков парниковых газов болотных и лесных экосистем Западной Сибири проект FWRG-2022-0001 государственное задание договор № 075-03-2022-525 от 14.01.2022–2024 гг.; Потоки и баланс углерода в лесных и болотных экосистемах юга таежной зоны Западной Сибири: комплексный мониторинг, анализ и прогноз. FWRG-2025-0002, 2025 г. – н.в. Руководитель

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОЦЕНОЗОВ ИНВАЗИОННЫХ КОРОЕДОВ

Жуки-короеды (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) – одни из важнейших компонентов лесных сообществ (Harvey et al., 2013; Raffa et al., 2015). Они выполняют роль первого звена в процессе деструкции ослабленных или утративших устойчивость деревьев, но некоторые виды способны поселяться на жизнеспособных деревьях и наносить существенный вред лесному хозяйству (Sauvard et al., 2010; Петров, Доставалов, 2015). В результате своей жизнедеятельности при прокладке ходов в тканях растения-хозяина они создают специфическую среду для довольно разнообразного комплекса организмов: грибов, бактерий, различных беспозвоночных животных (Biederman et al., 2019), объединенных широким спектром консортивных связей, как с растением, так и с короедом и выступающих в роли посредников в потоке вещества и энергии между ними (Kirkendall et al., 2015).

Будучи тесно связаны с различными организмами, короеды большую часть их перемещают в пространстве, обеспечивая себе привычную биоту в новых гнездах на заселяемых деревьях (Whitney, 1987).

Несмотря на очевидную целостность таких переносимых комплексов традиционно характеристика экологической структуры сообществ ходов короедов заключается в покомпонентном обзоре симбиотических, паразитических, конкурентных или хищнических взаимоотношений, не рассматривая функционирование всей системы, образующей детритную сеть. Обычно исследуемая модель рассматривала парные взаимоотношения: короед – растение (Исаев и Гирс, 1975; Lindgren and Raffa, 2013; Krokene, 2015), короед – грибы (Harrington, 2005; Пашенова и др., 2012, 2017; Петров и Доставалов, 2015), короед – нематоды (Cardoza et al., 2006), короед – хищные и/или паразитические насекомые (Мамаев и др., 1977; Никитский, 1980; Коломиец и Богданова, 1980; Aukema, Raffa, 2004). Реже анализу подвергалась трехкомпонентная система, например, короед – клещ – гриб (Klepzig et al.,

2001; Hofstetter et al., 2015), или короед – нематода – гриб (Cardoza et al., 2006; Ryss, Seliuk, 2026).

Развитие и широкое применение молекулярно-генетических методов позволило применить их также для более глубокого анализа структуры микробного сообщества короеда, являющегося для них средой – голобионтом. В этом плане бактериом короедов рассматривается в качестве элемента трехкомпонентной системы, находящегося с насекомым в мутуалистических или других симбиотических отношениях, участвуя в катаболизме или модификации соединений кормового растения (Xu et al., 2018; Kolasa, 2019).

Большинство результатов исследований, получивших отражение в литературе, посвящено взаимосвязям короедов и фитопатогенных офиостомовых грибов, которые вносят свой вклад в колонизацию вредителем живых деревьев (Six, Wingfield, 2011), являются одним из основных факторов, определяющих их популяционную динамику (DiGuistini et al., 2011; Adams et al., 2013; Hammerbacher et al., 2013; Wang et al., 2021) векторы эволюции поведения насекомых (Biederman, Rohlf, 2017) и сосуществования всего микросообщества (Roets et al., 2007).

Исследование нематод, связанных с ходами короедов позволило получить результаты, указывающие на ряд эволюционно устоявшихся взаимоотношений между эти группами организмов. Установлено, что в ткани растения нематоды проникают в составе нематодно-грибных фитопатогенных комплексов. Растение – исторически более поздний хозяин, чем гриб, его включение в цикл означает преобразование экологической роли нематод от участника детритной цепи к звену пастбищной цепи. Наиболее продвинутые в эволюционном отношении Aphelenchoididae (подсем. Parasitaphelenchinae) включают в цикл насекомое-переносчика, таким образом, цикл становится трехчленным (Рысс, 2015). Взаимоотношения афеленхонид с насекомыми очень тесные и регулируются за счет синхронизации их жизненных циклов и биохимической регуляции. Для транспортировки нематод в результате коэволюции на теле насекомых даже возникают специализированные

структуры – нематангии (Cardoza et al., 2006), или происходит заражение преимагинальных стадий с различными стратегиями иммуномодуляции хозяина (Cooper and Eleftherianos, 2016; Kerchev et al., 2017). Высокая паразитарная нагрузка организма хозяина вызвала бы его гибель и неудачу в доставке паразита к новому источнику пищи (мицелию гриба или растению-хозяину). Поэтому вредоносность нематод в отношении насекомых невелика, а специфичность к насекомому-хозяину достаточно узкая, на уровне рода.

Очень удобными биологическими объектами при изучении взаимоотношений короедов с ассоциантами являются клещи, так как большая их часть форезирует (распространяется) на самих короедах. Многие клещи участвуют в переносе спор фитопатогенных грибов (Levieux et al., 1989). В ряде работ показана высокая значимость клещей в регулировании плотности популяции короедов (Kinn, 1983; Moser, 1978), а в некоторых случаях они являются основными регуляторами численности короедов (Хаустов, 2001).

При этом стоит отметить, что комплексных исследований, посвященных анализу сообществ организмов, ассоциированных с короедами, очень мало. В качестве исключения можно назвать одну из последних работ коллектива ведущих специалистов, занимающихся экологией короедов (Biederman et al., 2019). Данная работа прежде всего имела своей целью обозначить проблемы комплексного подхода и необходимости создания международной исследовательской сети для изучения биотических и абиотических факторов, определяющих популяционную динамику короедов и объясняющих вспышки размножения отдельных агрессивных видов. Для этих целей в качестве модельных объектов инвазионные организмы могут быть более предпочтительными, поскольку в сравнении с аборигенными видами их популяционная динамика более отзывчива к триггерным (в том числе климатическим) факторам (Dukes and Mooney, 1999; Weltzin, 2003; Paradis et al., 2007; Bradley, 2009).

Проникая в новые регионы, насекомые-инвайдеры служат причиной расселения в них целых сообществ чужеродных организмов (Despres-Loustau et al., 2007).

Проведенные ранее исследования двух модельных для данного исследования инвазионных короедов – союзного короеда *Ips amitinus* Eichhoff, 1872 и уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 в рамках научных подходов также носят преимущественно характер покомпонентных исследований. При этом наиболее изученным во вторичном ареале является уссурийский полиграф (Кривец и др., 2024). Если обнаруженный в Томской области в 2008 г. за семь лет этот вид стал причиной стремительной деградации пихтарников в 7 регионах Южной Сибири (Кривец и др. 2015; Kononov et al., 2016), то, к 2024 г. он уже достиг пихтарников Республики Бурятия и Кировской области (Кривец и др., 2024). Основными кормовыми растениями этого короеда в первичном ареале являются дальневосточные виды рода пихта *Abies* Mill., с которыми его объединяет длительный коэволюционный процесс (Niiijima, 1941; Криволуцкая, 1996; Баранчиков, 2010; Керчев, 2014), а во вторичном ареале в Сибири единственный вид пихты – пихта сибирская, оказавшаяся неустойчивой к инвайдеру и переносимым им фитопатогенным грибам (Астраханцева и др., 2015).

В инвазивных популяциях уссурийского полиграфа выявлены его связи с организмами различных таксонов. Показано, что становлению *P. proximus* в качестве агрессивного стволового дендрофага нового кормового растения способствовала ассоциированная с ним микобиота, включающая высоко вирулентные фитопатогенные офиостомовые грибы, занесенные жуком-переносчиком с Дальнего Востока (Пашенова и др., 2012; Пашенова и др., 2017), что способствует преодолению жуком-переносчиком механизмов защиты нового растения-хозяина (Ohtaka et al., 2006; Пашенова и др., 2012; Пашенова и др., 2017). Проведен анализ генетического разнообразия самого короеда-переносчика в вторичном ареале по сравнению с нативным (Kononov et al., 2016). Получены данные о грибных патогенах уссурийского полиграфа

в инвазивных популяциях (Керчев и др., 2016); нематофауны (Kerchev et al., 2017); получены данные о нахождении в организме уссурийского полиграфа симбиотической бактерии *Wolbachia* sp., широко распространенной у различных видов насекомых (Bykov et al., 2020); исследован акарикомплекс в первичном и вторичном ареалах короеда (Хаустов и др., 2017); изучены видовой состав и основные черты экологии (встречаемость, численность, трофические связи) комплекса подкорных насекомых, встречающихся в ходах уссурийского полиграфа во вторичном ареале в Сибири (Керчев, 2014; Krivets, Kerchev, 2016; Кривошеина и др., 2018).

Что касается союзного короеда, прогрессирующее распространение этого вида в Европе, последние данные о дальнейшем расширении ареала на северо-западе и севере России вызывают большой научный интерес. Начатые в середине 50-х гг. прошлого столетия исследования географического распространения *I. amitinus* (Nuorteva, 1955; Økland et al., 2019), в последние десятилетия дополнились сведениями по биологии, фенологии, экологии и экономическому значению вида (Økland et al., 2019; Керчев и др., 2019). Выявлен широкий спектр кормовых растений короеда в Европе и его региональная специфика (Pfeffer, 1995; Kerchev, Krivets 2022). Изучены вспышки массового размножения (Jurc, Voјović, 2004; Керчев и др., 2019; Керчев и др., 2021), популяционные характеристики (Holuša et al., 2012; Mazur, Kuzminski, 2013; Керчев и др., 2020). Рассмотрена роль климатических изменений в широкой экспансии союзного короеда в Европе (Økland et al., 2019). Показано, что в Центральной Европе он образует межвидовые ассоциации с короедом-типографом *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенным гравером *Pityogenes chalcographus*, (Linnaeus, 1761) что приводит к гибели целые насаждения (Witrylak, 2008).

В то же время, несмотря на пристальное внимание к союзному короеду европейских исследователей, по-прежнему ряд особенностей экологии этого вида остается совершенно не исследованным. К примеру, в работе по оценке вредоносности вида в Европе (Jeger et al., 2017) упоминается обнаружение

ходов союзного короеда на пихте и лиственнице, при этом авторы указывают, что требуется подтверждение возможности успешного развития данного вида на древесных породах этих родов. Отрывочный характер имеют сведения по специфическим хищникам и патогенам *I. amitinus* (Händel et al., 2003; Lukášová et al., 2013). Анализ комплекса офиостомовых грибов, связанных с *I. amitinus*, проводился только в Чехии и Словении (Kirisits, 2007; Repe et al., 2013). Можно было предположить, что и в сибирских популяциях сопутствуют инвайдеру эти же виды, но в первичном ареале комплекс оценивался только с одного кормового растения – ели европейской, а комплекс офиостомовых грибов, связанных с жуками, развивающимися на соснах, совершенно не анализировался. Анализ микробиома образцов из первичного ареала и региона инвазии союзного короеда в рамках выполнения проекта РФФИ 20-04-00587 был проведен в 2020 (Керчев, Пашенова, 2022; Пашенова, и др., 2022).

Из связанных с ходами союзного короеда клещей в первичном ареале известно несколько видов, зачастую обнаруживаемых в ходах и других представителей рода *Ips* Degeer, 1775 (Gwiazdowicz, 2008; Khaustov et al., 2017).

Таким образом, даже при наличии данных по отдельным группам ассоциантов, отсутствует синтез, позволяющий рассматривать вторжение короеда как процесс переноса и трансформации целостного биотического комплекса (Kerchev et al., 2021). Транспортировка таких структур становится возможной благодаря характерным для короедов векторам инвазии, таким как транзит неокоренной древесины (Piel et al., 2008; Liebhold et al., 2012). Вместе со стволовыми дендрофагами могут перемещаться их внутренние и наружные симбионты.

Таким образом, анализ литературы позволяет констатировать, что современная инвазионная биология осознает факт совместного проникновения видов, описывая его через понятия «коинвазии» (co-invasion) или «invasion complex» (Richardson et al., 2008; Orlova-Bienkowskaja et al., 2018), а также «сопряженные инвазии» (Керчев, 2013). Однако эти понятия,

как правило, фокусируются на факте совместного переноса или наборе парных связей между видами-вселенцами.

В данной работе предлагается и обосновывается следующий концептуальный шаг – переход от описания набора совместно проникших видов к анализу целостной биологической системы, которой даже можно было бы причислить свойства микроэкосистемы. В данной диссертации, мы будем оперировать более простой системной единицей. Для этого вводится понятие «инвазия микроценоза». В отличие от «коинвазии», акцентирующей совместное расселение, новая концепция предполагает изучение вторжения уже сформированного в первичном ареале сообщества (микроценоза), обладающего внутренней структурой, трофическими сетями и эмерджентными свойствами, которое в ходе инвазии способно трансформироваться, интегрируя аборигенные виды. «Инвазия микроценоза» рассматривается здесь как новая, системная единица биологического вторжения, что позволяет принципиально иначе подойти к изучению механизмов, последствий и прогнозированию биологических инвазий, в частности, стволовых дендрофагов.

Приставка «микро» характеризует масштаб сообщества. Для того чтобы определить границы применения этих двух терминов относительно рассматриваемой проблемы инвазионной экологии проведем анализ этих двух терминов более подробно.

Согласно авторской интерпретации Р. Дажо (1975), микроэкосистема – это экосистема малого размера (труп животного, полуразложившийся ствол дерева и др.).

Основной характеристикой экосистемы является наличие относительно замкнутых, стабильных в пространстве и времени потоков вещества и энергии между биотической и абиотической частями экосистемы (Odum, 1985). Оппоненты данной концепции утверждают, что не всякая биологическая система может называться экосистемой, и ствол разлагающегося дерева лишен ряда необходимых свойств (Николайкин и др., 2006). В поддержку этой точки

зрения приводится аргумент, что подобные биологические системы (естественные или искусственные) не являются в достаточной степени самодостаточными и саморегулируемыми, если перестать регулировать условия и поддерживать характеристики на одном уровне, достаточно быстро она разрушится. Такие сообщества не формируют самостоятельных замкнутых циклов вещества и энергии (пень, ствол мертвого дерева), а являются лишь частью большей системы (Николайкин и др., 2006). Таким образом они приходят к выводу, что подобные системы следует называть сообществами более низкого ранга, или же микрокосмами. Тем не менее, согласно С. Форбсу (Forbes, 1887), термин «микрокосм» (от греч. *mikrós* – малый и *kósmos* – мир) используется в качестве синонима экосистемы малого размера. Чтобы обосновать применение термина "микроэкосистема" к сообществу на стволе погибшего дерева, нужно доказать его соответствие ключевым признакам экосистемы. Как и любая экосистема (в понимании Л. Бергаланфи как сложной системы), это сообщество должно иметь несколько ключевых свойств: 1) целостность такой системы проявляется в том, что короеды (Scolytinae) и другие ксилофаги выступают как компоненты сообществ, связанных с мертвой древесиной (Ulyshen et al., 2004; Ødegaard, 2004; Tykarski, 2006; Lachat et al., 2012) (деревья-хозяева обычно мертвы или сильно ослаблены, и их колонизация этими жуками, которые часто несут с собой сложное сообщество грибов, бактерий, дрожжей и клещей и нематод инициирует распад растительных тканей и переработку питательных веществ, обеспечивающее создание оптимальных условий для воспроизводства себе подобных организмов); 2) открытость – биологические системы открыты для поступления в них веществ, энергии и информации, в микроэкосистеме образующейся в стволе погибшего дерева это происходит за счет диссипации органического вещества растения и использования энергии химических связей комплексом населяющего его организмов для поддержания довольно сложных трофических сетей; 3) взаимосвязанность – так как экосистема существует пока ее требованиям отвечают условия биотопа (разлагающийся ствол дерева),

поэтому аналогично смене биоценозов на макроуровне в микроэкосистемах также наблюдаются сукцессионные изменения; 4) высокая упорядоченность – в сообществах стволовых дендрофагов наблюдается достаточная согласованность между образующими систему компонентами, максимально эффективно использующими вещество и энергию стремительно разлагающегося растительного субстрата, при этом есть ряд закономерностей формирования того или иного сообщества дендрофагов осваивающего субстрат в зависимости от его состояния (подробнее в Главе 6); 5) оптимальность конструкции – оптимальность конструкции микроэкосистемы проявляется в ее иерархической организации (короеды как ключевой вид формируют среду для симбионтов), функциональной взаимодополняемости (микроорганизмы (бактерии/грибы) модифицируют субстрат, ферментируя токсины; хищники и паразиты регулируют численность популяций короеда), синергетическом эффекте (совместная деятельность компонентов maximизирует эффективность использования субстрата); 6) управляемость и 7) иерархичность – гибель дерева и смена обитающих на нем сообществ имеют совершенно определенную повторяющуюся направленность, а их функционирование определяет сукцессии на более высоких уровнях лесного сообщества.

Как отмечает С. Левин (Levin, 1992), «экосистема – это не объект, а способ восприятия», что особенно актуально для микроуровня, где традиционные критерии «стабильности» требуют пересмотра. Поскольку человек склонен оценивать время существования экосистем по аналогии с длительностью человеческой жизни или истории человеческого общества. При этом закономерности существования и взаимодействия в биологических системах на разных размерных уровнях, вероятно, могут отличаться и иметь свои ограничения.

Микроэкосистема представляет собой сообщество организмов, взаимодействующих друг с другом и с биотопом (эфемерным субстратом). При инвазии короедов её существование ограничено периодом сохранения

пригодности свойств субстрата для жизни этого сообщества. Как макроэкосистемы реагируют на климатические изменения, запускающие сукцессионные процессы (теория пульсирующих экосистем (Odum, 1985)), так и для микроценоза, формирующегося на дереве, ключевым фактором, определяющим его динамику, выступает изменение физиологического состояния самого дерева-хозяина. Микроэкосистема в разлагающемся стволе – не статичная структура, а пульсирующая система, где периоды активного метаболизма сменяются фазами покоя. Её устойчивость определяется не длительностью существования, а способностью к реколонизации в новых эфемерных условиях (Ulyshen, 2016). Так как вероятность для короеда и его симбионтов встретить привычное для них растение хозяина в удаленном от них новом регионе предельно мала, в случае инвазии должно произойти его замещение на близкородственное растение, при этом уже полного воспроизведения системы не произойдет. Сформируется новая биологическая система, где короед и его симбионты и новое растение-хозяин начинают новый путь коэволюции, отличающийся от до-инвазионных сценариев эволюции как самого короеда, так и нового хозяина.

Так как инвазионная микроэкосистема перестанет в полном виде существовать в момент покидания короедом и его симбионтами субстрата (биотопа) в данной работе большее внимание будет уделено именно устойчивому сообществу инвазионных организмов воспроизводящихся и продолжающих взаимодействовать между собой в новом регионе или «микроценозу».

Микроценозы – небольшие сообщества, как правило, находящиеся в пределах основных слоев биоценозов и под влиянием средообразующей деятельности доминантных популяций (Раменский, 1952; Быков, 1970). Во всех микроценозах участвуют микропопуляции не только доминантов (доминирующего в микроценозе вида), но и других ценотипов. Микроценозы могут рассматриваться и в их совокупности – в качестве микроассоциаций или микрокомплексов. Чем принципиально микроценозы отличаются от прочих

близких по значению понятий: микробиом – включает только микроорганизмы (бактерии, археи, грибы, вирусы); консорция – сообщество, связанное с одним хозяином (более подробно это понятие будет рассмотрено в Главе 6). Наиболее близким или даже синонимичным можно назвать термин «мероценоз», предложенный В. Тишлером (Tischler, 1955). Мероценоз от *меро...* и *...ценоз*), обычно эфемерные сообщества живых организмов, привязанные к *меротопу* (к отдельным листьям, камням, цветкам, плодам, стволам и т. п.). Структура, функционирование и стабильность мероценозов зависят от состояния биоценоза, в который он входит, а также от средовых факторов меротопа. При этом в отличие от микроценоза меротоп имеет более случайный набор видов, и не обладаем свойством обязательной воспроизводимости, а трофические связи гораздо проще.

В микроценозе короеды и амброзиевые жуки являются оптимальным средством для транспортировки клещей, нематод, грибов и бактерий из старого растения-хозяина в новый (Six, Wingfield, 2011; Harrington, 2005; Cardoza et al., 2006; Hofstetter et al., 2006; Knee et al., 2013; Susoy and Herrmann, 2014). При этом они образуют сложные трофические сети в которых не все компоненты завязаны на доминулента.

Таким образом, изучение микроценозов инвазионных короедов представляет собой сложную и многогранную задачу, требующую интеграции экологических, эволюционных и молекулярно-генетических подходов. Жуки-короеды, выступая ключевыми видами в формировании микроэкосистем внутри тканей растений, переносят с собой целые комплексы ассоциированных организмов – грибов, бактерий, нематод, клещей и других членистоногих. Эти сообщества, объединенные трофическими и симбиотическими связями, играют важную роль в успешной колонизации новых территорий инвазионными видами.

Заключение по Главе 1

Проведенный анализ литературных данных показал, что большинство исследований до сих пор носит фрагментарный характер, сосредотачиваясь на отдельных компонентах системы (короед–гриб, короед–нематода и т. д.), тогда как целостное понимание структуры и функционирования этих сообществ остается недостаточно изученным.

Особый интерес представляют инвазионные виды короедов, такие как *I. amitinus* и *P. proximus*, поскольку их проникновение в новые регионы сопровождается формированием новых ассоциаций с местными видами, что может приводить к значительным изменениям в структуре лесных экосистем. Введение концепции «инвазии микроценозов» позволяет рассматривать эти процессы не просто как случайное проникновение отдельных видов, а как перемещение сложных биологических систем, способных к адаптации и эволюции в новых условиях.

В результате проведенного анализа под «инвазией микроценоза» в настоящей работе понимается процесс проникновения в новую экосистему и последующего функционирования в ней не отдельного вида-инвайдера, но устойчивого биотического сообщества (микроценоза), ключевым видом-эдификатором и вектором переноса которого он является. Данный микроценоз включает комплекс облигатных симбионтов из первичного ареала (ядро) и способен интегрировать аборигенные виды вторичного ареала (периферия), формируя новую консортивную структуру.

Таким образом, данная глава устанавливает теоретический фундамент и понятийный аппарат для эмпирического изучения инвазий микроценозов, что будет реализовано в последующих главах.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Введение к Главе 2

Учитывая, что тема диссертационной работы подразумевает многоуровневое исследование инвазионного процесса двух чужеродных видов короедов в таежные экосистемы Западной Сибири, работа охватывала три взаимосвязанных уровня: 1) филогеографию и адаптивную биологию видов-детерминантов; 2) структуру и динамику их симбиотов; 3) масштаб и механизмы трансформации аборигенных консорций. По этой причине в исследованиях был применен интегрированный подход, сочетающий методы полевой экологии, экспериментальной биологии, молекулярной генетики, биоинформатики и пространственного анализа.

На первом уровне (вид-детерминант микроценоза) для характеристики модельных короедов использовались методы филогеографии, демографического анализа, а также экспериментальные подходы к изучению их коммуникационных систем (ольфактометрия, акустический анализ), что позволило оценить роль коммуникации в качестве инструмента регуляции и передачи информации не только на индивидуальном и микропопуляционном уровнях вида-детерминанта, но и связанного с ним микроценоза как целостной структуры.

На втором уровне (микроценоз) ключевую роль сыграло сочетание высокопроизводительного секвенирования для описания бактериома и микобиомов с классическими методами микологии, акарологии и паразитологии для работы с отдельными симбионтами. Это позволило провести сравнительный анализ структуры симбиотических комплексов в первичных и инвазионных ареалах.

На третьем уровне (экосистема) трансформация консорций оценивалась с помощью многолетнего мониторинга на сети постоянных пробных площадей, ретроспективного анализа и методов экологической статистики,

что дало возможность количественно оценить масштаб воздействия инвайдеров.

Для интегральной оценки и прогноза были применены методы биоклиматического моделирования (MaxEnt) и мониторинга на «дозорных растениях», обеспечивающие переход от фундаментальных механизмов к прикладным оценкам риска распространения чужеродных видов короедов и связанных с ними микроценозов.

Последующее описание методов структурировано в соответствии с этой логикой, обеспечивая четкую связь между методическим инструментарием и решаемыми исследовательскими задачами.

2.2. Объекты и районы исследований

Успешное изучение инвазионного процесса требует сравнительного анализа биологии видов-детерминантов, структуры их симбиотических комплексов и воздействия на экосистемы в контрастных условиях нативного (первичного) и инвазионного (вторичного) ареалов. Такой подход позволяет выявить адаптации, нишевые сдвиги и механизмы трансформации консорций, лежащие в основе успеха инвазии.

В настоящей работе в качестве моделей выбраны перекрывающиеся инвазионные ареалы двух агрессивных чужеродных видов короедов – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf., 1894 и союзного короеда *Ips amitinus* Eichh., 1872. Ключевым объектом детальных многолетних исследований (мониторинг, эксперименты, анализ микроценозов) является – южная тайга Западной Сибири (преимущественно Томская область). Для сравнительного филогеографического, микробиологического и биоклиматического 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.

Западно-Сибирская равнина (Томская область – основной район работ) – данный регион является северным форпостом «темнохвойного пролива», соединяющего горную тайгу Алтае-Саянской горной страны с равнинной тайгой Западной Сибири. В пределах Западно-Сибирской равнины он представляет собой приподнятую, сильно рассеченную логами равнину.

Климат резко континентальный, переходный от умеренного Русской равнины к более суровому восточносибирскому. Среднегодовая температура $+0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, сумма активных температур ($\sum T > 10^{\circ}\text{C}$) 1600–1780 $^{\circ}\text{C}$. Зима холодная и продолжительная (средняя температура января от $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$), лето короткое, но может быть теплым (средняя температура июля $+18...+20\text{ }^{\circ}\text{C}$). Годовая норма осадков 450–650 мм с максимумом в теплый период (Дюкарев и др., 1997, 2002).

Растительность представлена западносибирской темнохвойной тайгой. Здесь находятся основные массивы равнинных пихтовых (в юго-восточных районах) и кедровых лесов. Значительная часть древостоев – спелые и перестойные, ослабленные гнилевыми инфекциями, что создает обширную ресурсную базу для стволовых вредителей (Крылов, 1961; Обзор санитарного и лесопатологического состояния..., 2020).

Характеристика первичного ареала *P. proximus*.

Климат региона – умеренный муссонный, однако характеризуется значительной внутренней вариабельностью. В континентальной части Приморья (например, Хабаровск, Уссурийск) зимы холоднее, малоснежные, с относительно небольшим количеством осадков. На юге о. Сахалин зима, напротив, продолжительная (с середины ноября до начала апреля), значительно более снежная, с частыми метелями и устойчивым снежным покровом, а осадков выпадает в 1,5–2 раза больше. При этом годовая норма осадков в целом выше в южных прибрежных районах.

Средние температуры января в континентальных районах Приморья (Хабаровск: $-19,2\text{ }^{\circ}\text{C}$; Владивосток: $-12,3\text{ }^{\circ}\text{C}$) могут быть ниже или сопоставимы с сахалинскими (около $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$), однако лето в Приморье теплее и

солнечнее: средняя температура июля в Хабаровске +21,4 °С, во Владивостоке +17,6 °С. Количество осадков в летнее время (июль-август) в континентальной части Приморья (Хабаровск: 137–144 мм/мес.) ниже, чем на Сахалине и в прибрежном Владивостоке (156–164 мм/мес.) (Климат России, URL).

Горный рельеф, особенно Сихотэ-Алиня и Сахалина, усиливает эти контрасты, формируя сложную мозаику микроклиматов, которая определяет высочайшее разнообразие растительности региона. Дальневосточные эндемики – пихта белокорая *Abies nephrolepis*, пихта цельнолистная *Abies holophylla* – основные растения-хозяева *P. proximus* в континентальной части его первичного ареала в России, а пихта сахалинская *Abies sachalinensis* – на о. Сахалин – являются видами-эдификаторами местных хвойно-широколиственных лесов (Фалалеев, 1982; Рысин и др., 2012).

Характеристика первичного ареала *I. amitinus*.

Климат европейской части ареала *I. amitinus* варьирует от влажного высокогорного в центральных регионах до морского и бореального на периферии.

В первичном ареале – горных системах Альп, Карпат и Татр – климат умеренный высокогорный, холодный и влажный. Среднегодовая температура в лесном поясе составляет +1...+6 °С (январь: –8...–2 °С, июль: +10...+16 °С), а количество осадков достигает 1000–2500 мм/г. с мощным снежным покровом зимой. Встречается преимущественно в горных темнохвойных лесах, представленных местными эндемиками *Pinus cembra*, *Pinus mugo*, и широко распространенной елью европейской *Picea abies*, произрастающей как в горной, так и равнинной местности.

В Калининградской области климат переходный от морского к умеренно-континентальному, с мягкой зимой (средняя температура января около –1,2 °С) и прохладным летом (средняя температура июля +18,5 °С). Годовое количество осадков составляет около 815 мм, снежный покров неустойчив и держится в среднем 55 дней в году.

В Фенноскандии (Скандинавский полуостров, Финляндия, Карелия, Кольский полуостров) климат варьирует от морского на западе до континентального на востоке. Характерны короткое прохладное лето (средняя температура июля от +10–12 °С на севере до +16–17 °С на юге) и продолжительная снежная зима. Ключевая особенность – резкий градиент увлажнения: на наветренных западных склонах Скандинавских гор выпадает 2000–3000 мм осадков в год, в то время как во внутренних районах Финляндии и Карелии – лишь 400–600 мм. Растительность представлена северной тайгой (с доминированием сосны и ели, включая ель сибирскую *Picea obovata* на востоке), лесотундрой и горными тундрами (Фенноскандия, URL).

Географический охват и источники материалов.

Для обеспечения репрезентативности данных и решения задач на всех уровнях исследования (филогеография, микроценозы, биоклиматическое моделирование) использовался материал, собранный лично автором, а также любезно предоставленный научными коллегами. Личные сборы проводились в период с 2012 по 2025 гг. в ключевых регионах первичного и инвазионного ареалов обоих модельных видов короедов: Сахалинская область, Приморский край, Республика Бурятия, Красноярский край, Республика Алтай, Томская, Кемеровская, Новосибирская, Свердловская область. Отдельные обследования проводились в Европейской части России, где *I. amitinus* ранее фиксировался, но имеет разреженные популяции: Ленинградская и Калининградская области. Таким образом регион исследований и точек сбора протянулся более чем на 8000 км – от Охотского до Балтийского морей. Более подробная информация по каждому району исследований приведена в Приложении Б.

2.3. Полевые методы

Мониторинг и картирование очагов.

Для обнаружения и картирования очагов усыхания, вызванного инвазивными короедами, применялся комплексный подход, сочетающий

дистанционные и наземные методы (Методы мониторинга вредителей и болезней леса, 2004; Кривец и др., 2018; Керчев и др., 2021).

Для мониторинга состояния пихтовых насаждений в ключевых районах Томской области использовались беспилотные летательные аппараты (БПЛА).

Наземные исследования проводились методом маршрутных обследований с визуальной оценкой насаждений для выявления деревьев со свежими признаками заселения короедами: наличие буровой муки, смолотечение («плач»), входные отверстия на стволах (Методы мониторинга вредителей и болезней леса, 2004; Кривец, и др., 2018; Бисирова Керчев, 2020). Географическая привязка всех точек сбора материала (находок короедов, закладки пробных площадей) осуществлялась с использованием GPS-навигаторов (точность до 3-5 м). Картографирование ареалов видов выполнялось на основе собственных данных и верифицированных литературных источников в среде QGIS.

Статистический подход: Пространственный анализ (интерполяция, картографирование) выполнялся средствами ГИС (Керчев и др., 2021; Волкова и др., 2023). Для оценки связи между расположением усохших и здоровых деревьев использовались методы пространственной статистики (анализ ближайшего соседа).

Закладка постоянных пробных площадей (ППП) и оценка состояния древостоев. Для изучения трансформации аборигенных консорциев под влиянием инвазий *P. proximus* и *I. amitinus* (Глава 6) была создана сеть постоянных пробных площадей (ППП). В период с 2012 по 2023 гг. на территории Томской области, являющейся репрезентативным участком инвазии обоих модельных видов чужеродных короедов, было заложено 46 ППП (рисунок 2.1). Площади закладывались в темнохвойных насаждениях подтайги, южной и средней тайги, охватывая градиент от активных очагов массового размножения короедов до условно-контрольных участков с минимальными признаками повреждения.

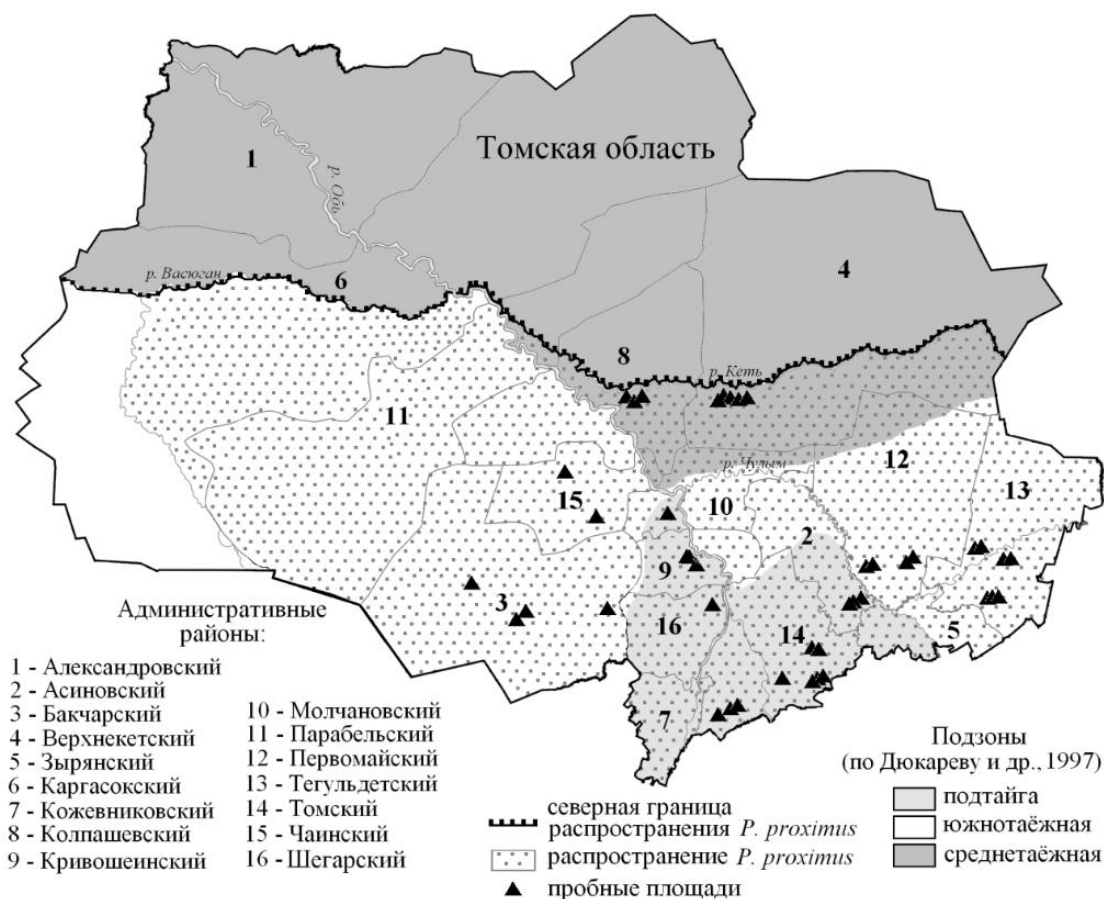


Рисунок 2.1. Схема размещения постоянных пробных площадей (ППП) для изучения консорций пихты сибирской и кедра сибирского в зоне инвазии на территории Томской области

На каждой ППП от 0,15 до 1 га. научной сотрудницей ИМКЭС СО РАН Э.М. Бисировой проводилось комплексное таксационное описание древостоя: породный состав, возраст, высота, запас древесины. В породном составе обследованных древостоев преобладали пихта сибирская и кедр сибирский. Параллельно проводилась детальная оценка жизненного состояния деревьев по специально разработанной 6-балльной шкале категорий состояния, учитывающая специфику повреждений чужеродными короедами (Кривец и др., 2018; Бисирова, Керчев, 2020). Оценка проводилась путем визуальной диагностики признаков кроны (пожелтение, изреженность) и ствола (смолотечение, наличие входных отверстий короедов, их успешных поселений). Всего в рамках исследования было классифицировано и включено

в анализ 4835 индивидуальных деревьев пихты сибирской и 696 деревьев кедра сибирского, каждое из которых рассматривалось как отдельная индивидуальная консорция.

Связь таксационных показателей (диаметр, возраст, доля пихты/кедра в составе) с параметрами заселенности короедами и структурой консорций анализировалась с помощью непараметрических методов: коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s) и критерия Краскела-Уоллиса (H) с апостериорными попарными сравнениями. Для выявления значимости связи между категорией состояния дерева и фактом его заселения конкретным видом дендрофага использовался анализ таблиц сопряженности с критерием χ^2 и расчетом коэффициента V Крамера для оценки силы связи.

Дендрарии и коллекции хвойных деревьев.

Коллекция хвойных на стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН (Томская область). Площадь коллекционных посадок – 2,8 га. Коллекция заложенная в 1985 г. включает около 160 видов и 1600 клонов древесных растений, в том числе наиболее полное в мире собрание видов и экотипов кедровых сосен (*Pinus sect. Strobus*) – 5 видов, 75 экотипов, 750 клонов.

Дендрарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск). Коллекционный фонд насчитывает более 500 таксонов древесных растений, систематизированных по семействам и родам, и занимает площадь – около 25 га. В посадках широко представлены сибирские, дальневосточные и североамериканские виды древесных растений.

Дендрарий Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова ДВО РАН (Приморский край) занимает площадь около 130 га. Коллекция насчитывает более 1000 видов древесных растений, в том числе 79 видов хвойных. Посадки вкраплены в естественные дубово-широколиственные леса Сихотэ-Алиня и представляют уникальный материал для оценки повреждения аборигенными вредителями.

Мониторинг проводился в вегетационные сезоны 2020–2023 гг. На каждой площадке выполнялись маршрутные обследования с детальным

осмотром стволов и скелетных ветвей всех доступных видов-интродуцентов, а также близкородственных им аборигенных видов (использовались в качестве сравнительного контроля). Фиксировались свежие признаки заселения стволовыми вредителями: наличие буровой муки, смолотечения, входных и вылетных отверстий. Для деревьев с признаками заселения выполнялся отбор образцов коры с участками галерей или сбор имаго для последующей таксономической идентификации вредителя. В случае обнаружения заселения модельными видами короедов проводился детальный демографический учет по протоколу, описанному в разделе «Демографический анализ популяций короедов» (Kerchev, Krivets, 2021).

Анализ данных. Для сравнения частоты заселения (встречаемости) разных видов или групп растений использовался непараметрический Н-критерий Краскела-Уоллиса. Связь между фактором стресса у растений (например, недавняя пересадка) и вероятностью их заселения оценивалась с помощью таблиц сопряженности и критерия χ^2 . Для визуализации и анализа трофических связей строились матрицы «вид короеда – вид растения-хозяина».

Сбор энтомологического материала.

Материал (имаго, личинки и куколки короедов, а также ассоциированные с ними насекомые-спутники и энтомофаги) собирался в течение полевых сезонов 2012–2024 гг.

Ручной сбор из-под коры производился при вскрытии коры заселенных, ветровальных и буреломных деревьев с помощью ножа или топора (Старк, 1932).

Преимагинальные стадии насекомых, собранные из ходов, содержались в лабораторных условиях (чашки Петри, фотоэлектроды) до выхода имаго для точной видовой идентификации (Старк, 1932).

Собранный энтомологический материал немедленно фиксировался в 96% этиловом спирте в индивидуально подписанных пластиковых пробирках типа «Эппендорф». Для длительного хранения и последующего

молекулярного анализа пробы помещались в морозильную камеру при температуре $-18...-20^{\circ}\text{C}$.

Определение насекомых до вида проводилось с использованием специализированных определителей (Старк, 1952; Черепанов, 1965; Мамаев, 1977; Крыжановский, 1974; Черепанов, 1982) и, при необходимости, консультаций со специалистами-систематиками (благодарности указаны во Введении).

Для первичной обработки данных учета использовались методы описательной статистики (расчет встречаемости, средней численности). Сравнение уловов в разных типах ловушек проводилось с помощью непараметрического критерия Краскела-Уоллиса.

Демографический анализ популяций короедов.

Для количественной оценки состояния популяций модельных видов короедов использовался метод модельных деревьев (ветвей) с последующим полным или частичным вскрытием (окошкой) заселенных участков. Свежезаселенные деревья (со следами буровой муки и смолотечения) или их части (брёвна, ветви) доставлялись в лабораторию. С них снимались прямоугольные палетки коры стандартного размера 10×10 см (1 дм^2) либо производился сплошной учёт на всем заселенном участке с последующим пересчетом на единицу площади прямо на месте.

На каждой палетке или учетной площадке проводились следующие измерения и подсчеты: плотность поселения (семей/ дм^2) – общее количество брачных камер (семей) короеда; плотность жуков (особей/ дм^2) – общее число имаго родительского поколения, обнаруженных под корой на момент вскрытия; длина маточного хода (см) – измерялась для каждой галереи от брачной камеры до конца хода; плодовитость (яйцевые камеры/семью) – подсчитывалось общее число яйцевых ниш (камер) в каждой галерее; половой индекс – соотношение числа самок и самцов в родительском поколении, определяемое при сборе жуков. Для полигамного *I. amitinus* также

рассчитывался коэффициент полигамности как среднее число самок на одну брачную камеру (Катаев, Поповичев, 2001).

Поскольку распределение большинства демографических показателей (плотность поселения, длина ходов, плодовитость) отклонялось от нормального (проверка критерием Шапиро-Уилка, $p < 0,05$), для их сравнения между разными группами деревьев, регионами или экспериментальными вариантами использовался непараметрический Н-критерий Краскела-Уоллиса с последующими апостериорными попарными сравнениями по методу Данна. Связь между показателями (например, между плотностью поселения и средней плодовитостью) оценивалась с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s). Сравнение половых индексов проводилось с использованием критерия хи-квадрат (χ^2). Для анализа динамики смертности в экспериментах с жуками, зараженными энтомопатогенными грибами применялся Log-Rank test с построением кривых выживаемости по Каплану-Мейеру.

Сбор материала для специальных анализов.

Материал для анализа микроценозов собирали как в инвазионном (Западная Сибирь), так и в первичном (Дальний Восток, Европа) ареалах модельных видов короедов. Для долгосрочного хранения и последующего молекулярного анализа (секвенирование генов, анализ грибных симбионтов) имаго фиксировали в 96% этаноле. Для метагеномного анализа бактериома жуков замораживали целиком при -80°C .

Для минимизации статистической псевдорепликации использовали подход формирования биологических пулов. Каждая повторность (пул) представляла собой объединённую пробу ДНК, для приготовления которой брали по одной взрослой особи из 5–10 пространственно обособленных семей (брачных камер или галерей) в пределах одной точки сбора. Такой подход гарантировал, что каждая особь в пуле представляет независимую генетическую и микробиологическую единицу. Данные по местам сбора

материала для генетического анализа союзного короеда приведены в Приложении В.

2.4. Лабораторные и экспериментальные методы

Сбор и экстракция нематод.

Для выделения нематод использовали два метода: метод воронок Бермана, модифицированный А.Ю. Рыссом (Ryss, 2017) и метод выделения нематод из полости тела жука. В первом методе извлечение нематод проводили методом водной выгонки с использованием сепарационной установки (рисунок 2.2) из двух сообщающихся стаканов.

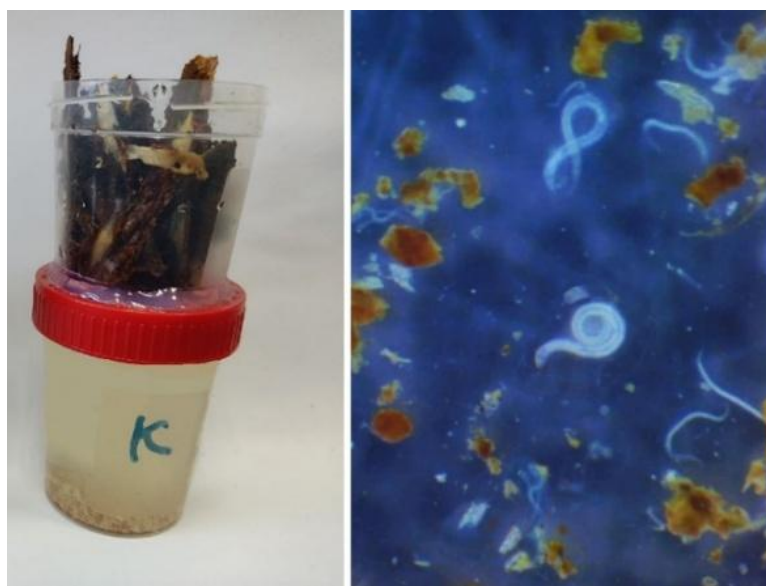


Рисунок 2.2. Метод экстракции ксилофильных нематод из образцов пораженной короедами древесины и коры (слева – процесс выгонки нематод, справа – нематоды на дне приемного стакана)

Фрагменты заселённой древесины помещали в верхний стакан, дно которого было заменено металлической сеткой с ватным фильтром. После заполнения системы водой активные нематоды в течение нескольких часов пассивно опускались под действием силы тяжести и благодаря собственной подвижности мигрируя через фильтр в нижний стакан-сборник. Финальная

стадия заключалась в декантировании воды из верхнего стакана для отделения очищенной суспензии нематод в нижнем сосуде от субстрата и сопутствующего детрита.

Метод прямого вскрытия жуков: имаго фиксировали и вскрывали в капле физиологического раствора (0,9% NaCl) под стереомикроскопом. Содержимое гемоцеля, кишечника и прилегающих тканей промывали, а выделенных нематод фиксировали в горячем 4%-ном растворе формалина с последующим переводом в чистый глицерин (методом медленного испарения) для изготовления постоянных микропрепаратов или в сахарный сироп на отрезке пластика для дальнейшего секвенирования.

Сбор и прерапация клещей-симбионтов.

Клещей собирали несколькими способами:

прямой просмотр – визуальный осмотр поверхности тела жуков, подкрыловых полостей и галерей под биноклем с последующим отловом особей тонкой кисточкой или иглой;

метод встряхивания – жуков помещали в пробирки с 70% этанолом, после чего спиртовую взвесь просматривали для обнаружения форических клещей;

экстракция из субстрата – пробы буровой муки и мелких опилок из ходов выдерживали в экстракторах Тулгрена в течение 5–7 суток, внизу под воронкой в качестве фиксирующей жидкости использовался пропиленгликоль.

Собранных клещей фиксировали в 70% этаноле либо в этиленгликоле для последующего морфологического анализа и видовой идентификации, которые проводились в.н.с., Х-БИО ТюмГУ д.б.н. А.А. Хаустовым.

Выделение и культивирование грибных симбионтов.

Выделение культур грибных симбионтов союзного короеда из брачных камер и галерей, их культивирование на искусственной питательной среде для последующего биотестирования на фитопатогенность, а также их морфологическое определение проводилось с.н.с. Лаборатории

микробиологии и экологической биотехнологии ИЛ СО РАН к.б.н. Н.В. Пашеновой.

Содержание экспериментальных линий насекомых.

Для проведения лабораторных экспериментов, долгосрочного содержания и получения синхронизированных по возрасту и физиологическому состоянию особей были созданы и поддерживались лабораторные культуры *P. proximus*.

Исходный материал и субстрат. Культуры основывались на особях, собранных в природных популяциях Томской области. В качестве основного субстрата для содержания *P. proximus* и размножения использовались свежеспиленные отрезки стволов (длиной 20–30 см) пихты сибирской.

Отрезки древесины, заселенные жуками или отложенными яйцами, помещались в климатические камеры или термостаты. Стандартные условия инкубации составляли: температура $+ 22 \pm 2$ °С, относительная влажность воздуха 75–85%. Для хранения перезимовавших жуков и замедления метаболизма использовался температурный режим $+4...+5$ °С.

Метод «сэндвич-пластин». Для детального наблюдения за развитием преимагинальных стадий, пищевым поведением, а также для проведения контролируемых инфекционных экспериментов (например, с нематодами) широко применялась методика «сэндвич-пластин» (Керчев, 2014). Метод заключается в размещении тонкого слоя флоэмы между стеклом и перфорированной основой, что позволяет в режиме реального времени проводить наблюдение и видеофиксацию процессов, происходящих в ходах короедов, в условиях, близких к естественным.

2.5. Методы акустического анализа

Сбор насекомых и морфология стридуляционного аппарата.

Для экспериментов использовались имаго *P. proximus* полученные из свежезаселенных отрезков модельных деревьев пихты сибирской, собранных

в очагах уссурийского полиграфа в Томской области (окрестности пос. Заварзино, Кривошеино, Бакчар). Для сравнительного межвидового анализа имаго *Polygraphus subopacus* Thom., 1871 и *Polygraphus nigrielytris* Niis., 1909 были собраны на о. Сахалин (заказник «Красногорский») запись производилась на месте в уменьшенной камере (Kerchev, 2020).

Жуков выдерживали при +4°C в течение 1–2 суток до экспериментов. Половую принадлежность определяли по морфологическим признакам: наличию у самцов двух лобных бугорков (Старк, 1952).

Для визуализации структур аппарата (*pars stridens*, плектры) использовали сканирующую электронную микроскопию, рентгеновскую микротомографию.

Оборудование и программное обеспечение.

Звуковые сигналы записывали в звукоизолированной камере при температуре 20–22°C. Использовали конденсаторный микрофон Behringer ECM 8000 (частотный диапазон 15–20 000 Гц), подключенный к цифровому рекордеру Zoom R16 (частота дискретизации 44.1 кГц, разрядность 24 бита). Микрофон фиксировали на расстоянии 1,5 см от источника звука. Для записи на арене использовали аналогичную конфигурацию (через полистироловую трубку диаметром 1 см); предварительные тесты с чистым тоном (9,8 кГц) показали усиление звукового давления на 10 дБ без искажений спектрально-временных характеристик.

Для первичного анализа, измерения параметров и построения сонограмм использовали Raven Pro 1.5 (Cornell Lab of Ornithology). Дополнительно применяли пакет Avisoft SASLab Pro для узкоспециализированной обработки. Статистическая обработка данных проводилась в Statistica 8.0.

Протоколы записи в разных контекстах.

Для *P. proximus* были разработаны протоколы, моделирующие ключевые поведенческие ситуации: стресс, ухаживание, соперничество. Стрессовый контекст (рисунок 2.3) проводился с помощью аккуратной

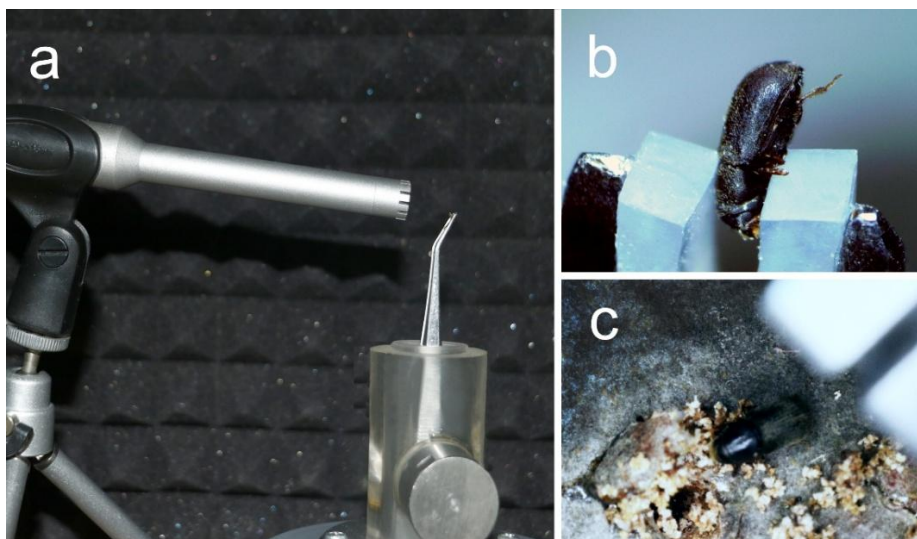


Рисунок 2.3. Схема проведения экспериментов по записи акустических сигналов уссурийского полиграфа: а–b – запись стрессовых сигналов от жука, зафиксированного в микрозажиме с силиконовыми прокладками; с – запись сигналов при взаимодействии самца и самки у входного отверстия в древесине

фиксации самца за переднеспинку в микрозажимах с силиконовыми прокладками (модифицированный метод Fleming et al., 2013) (n=15).

Для записи сигналов в контексте ухаживания (взаимодействие самец-самка) самку предварительно помещали у искусственного входного отверстия (диаметр 2 мм) в отрезке древесины пихты или на «сэндвич-пластине» (Керчев, 2014) на 24 часа (рисунок 2.3 а, b). После начала строительства галереи к входу подсаживали самца. Взаимодействие записывали в течение 24 часов (n=20 пар).

Акустические сигналы в контексте соперничества (самец-самец) к входному отверстию, занятому сложившейся парой, через 24 часа подсаживали дополнительного самца, провоцируя территориальное взаимодействие (n=20).

Сравнительный анализ межвидовых различий: записывали агонистические сигналы самцов *P. proximus*, *P. subopacus* и *P. nigrielytris* в стандартизированных условиях внутри арены-трубки (по 20 записей на вид).

Температурная зависимость сигналов.

Для оценки влияния температуры на акустическую коммуникацию *P. proximus* использовали пары жуков (самец-самка). Записи длительностью 15 минут проводили при последовательно изменяемой температуре: +5, +10, +15, +20, +25, +30, +35°C (рисунок 2.4).

Перед записью при каждом новом режиме жуки проходили 2-часовую акклиматизацию. Между сеансами насекомых индивидуально содержали при +5°C. Для контроля стабильности оборудования при каждой температуре записывали эталонный тон 9,8 кГц.

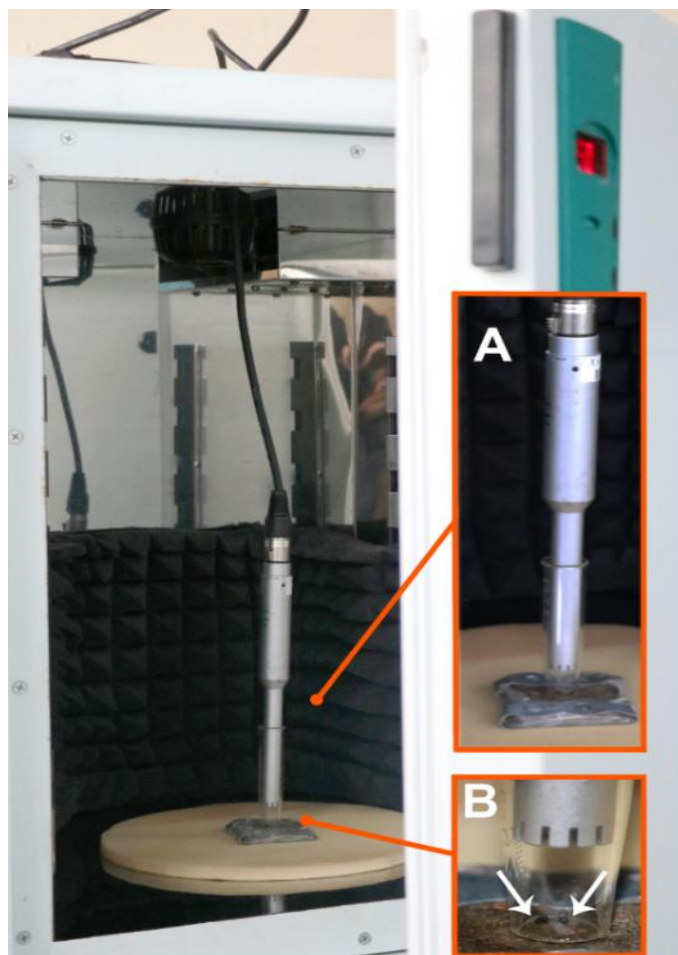


Рисунок 2.4. Экспериментальная установка внутри термостата для регистрации сигналов *P. proximus* во время взаимодействия самцов и самок (А – конденсаторный микрофон в стеклянной трубке, В – арена с жуками внутри, отмеченная стрелками)

Анализ параметров сигнала.

Анализ проводили в соответствии с устоявшейся терминологией для акустических исследований короедов (Ryker, Rudinsky, 1976; Pureswaran et al., 2016). Для каждого зарегистрированного слога (последовательность щелчков, отделенная интервалом тишины) измеряли следующие временные параметры: его длительность, количество щелчков в слоге, частота щелчков, длительность щелчка, интервал между щелчками, количество импульсов в щелчке, интервал между импульсами (рисунок 2.5).

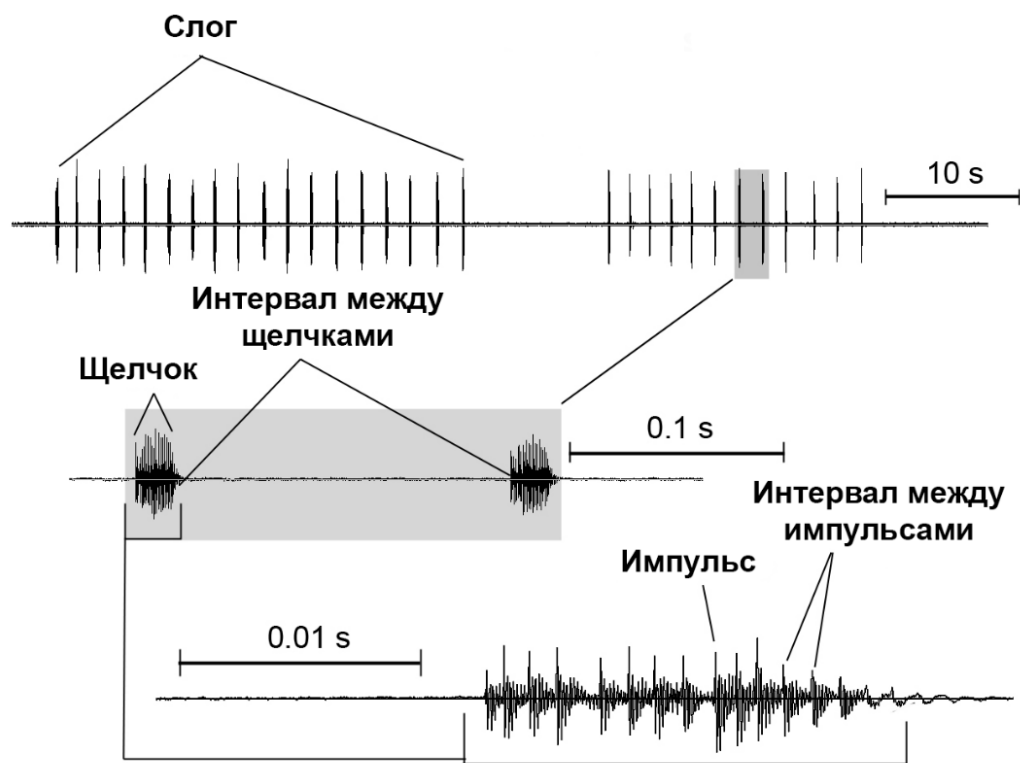


Рисунок 2.5. Графические описания временных параметров стридуляционных сигналов у четырехглазого уссурийского короеда, измеренных в этом исследовании

Спектральный анализ (512-точечное БПФ, окно Хэмминга) использовали для определения доминирующей частоты.

Для каждого поведенческого контекста (стресс, ухаживание, соперничество) и для каждого вида выбирали по 5 случайных слогов из

каждой записи (в стрессовом контексте – 10 слогов). Перед сравнением параметры усредняли в пределах одной записи.

Нормальность распределения проверяли критерием Шапиро-Уилка. Поскольку данные в большинстве случаев не соответствовали нормальному распределению, для сравнения средних значений между контекстами и видами использовали непараметрический Н-критерий Краскела-Уоллиса. При выявлении статистически значимых различий ($p < 0,05$) проводили апостериорные множественные сравнения с поправкой Данна (для контекстов) или Бонферрони (для видов).

Для оценки температурной зависимости каждого параметра сигнала вычисляли коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s).

Связь между морфометрическими параметрами стридуляционного аппарата и характеристиками сигналов оценивали с помощью парных корреляций.

Playback-эксперимент по влиянию акустических сигналов.

Для изучения влияния внутривидовых акустических сигналов на формирование и развитие микропопуляций уссурийского полиграфа был проведен лабораторный эксперимент по трансляции сигналов короедов на заселенные ими отрезки деревьев.

В качестве стимулов использовались три варианта акустического воздействия: 1) трансляция предварительно записанного сигнала соперничества самцов *P. proximus*; 2) контроль шума (трансляция белого шума – радиостанция); 3) отсутствие дополнительного акустического воздействия (тишина).

Каждая экспериментальная единица представляла собой свежий отрезок ствола пихты сибирской (горбыль), заселенный 50 парами (самка+самец) уссурийского полиграфа. Отрезки помещались в индивидуальные звукоизолированные камеры (рисунок 2.6). Акустические стимулы транслировались с помощью системы, состоящей из источника сигнала, усилителя и акустических излучателей, закрепленных на стенках камер.



Рисунок 2.6. Установка трансляции конспецифического сигнала соперничества, заселяющимся семьям уссурийского полиграфа (а – транслятор акустического сигнала; б – экспозиция короедов на пихтовых выколотках в трубках, закрытых мельничным газом)

Воздействие осуществлялось циклически в течение всего периода развития одной генерации, который составил 55 суток. Параметры звукового давления и цикличность (длительность периода звучания и паузы) подбирались на основе данных о естественной активности жуков.

По окончании эксперимента проводилось полное вскрытие всех галерей на каждом отрезке. Регистрировались следующие демографические и поведенческие параметры: длина маточных ходов (см); общая протяженность личиночных ходов (см); плодовитость (среднее число яйцевых камер на семью); смертность преимагинальных стадий (%); смертность имаго родительского поколения (%); частота случаев каннибализма.

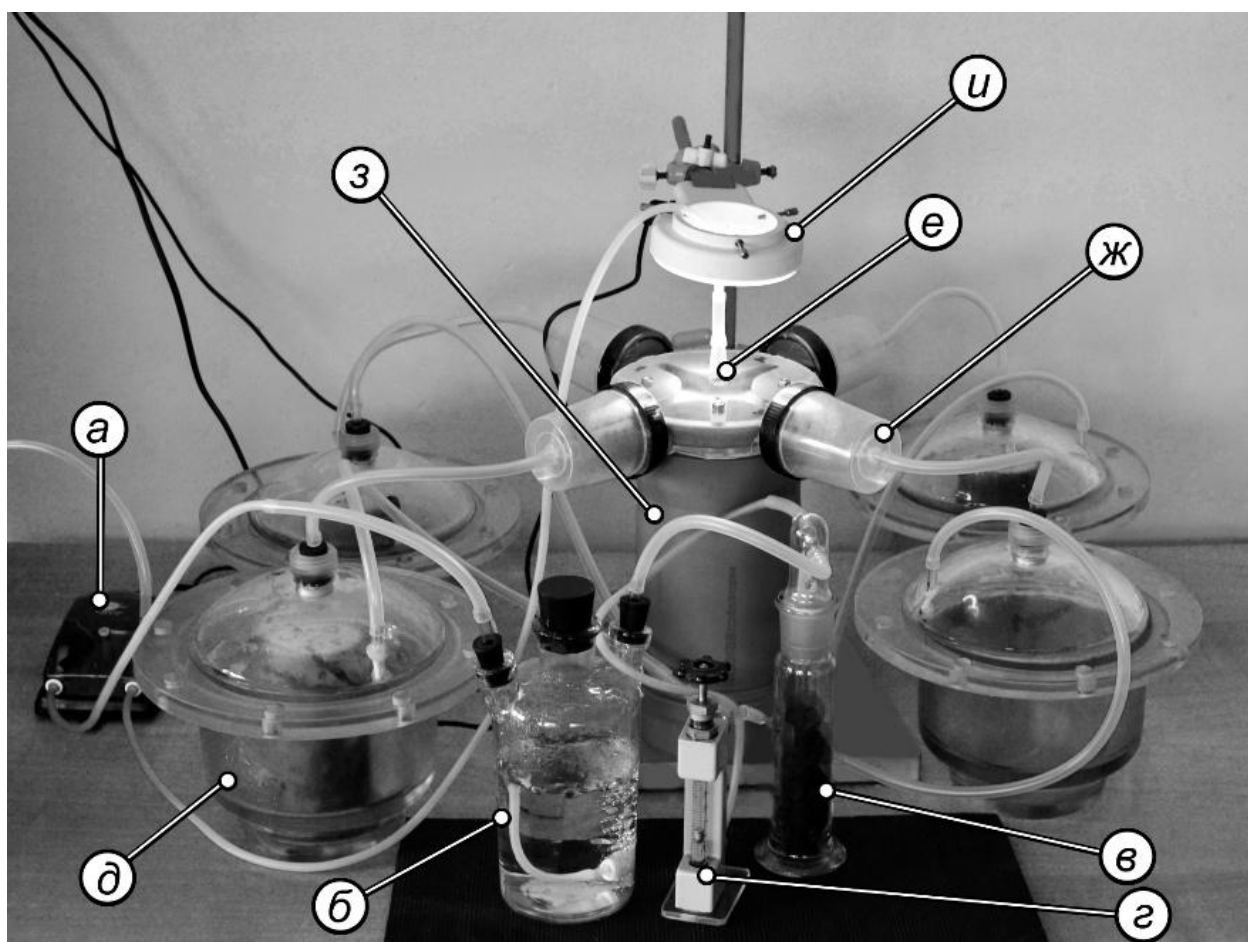
Для сравнения демографических показателей между тремя вариантами эксперимента (сигнал, шум, тишина) использовался Н-критерий Краскела-Уоллиса с последующими апостериорными попарными сравнениями. Сравнение частотных данных (например, смертности, случаев каннибализма) проводилось с помощью критерия χ^2 . Статистический анализ выполнялся в пакете Statistica 8.0.

2.6. Изучение феромонной коммуникации

Лабораторная ольфактометрия P. proximus.

В качестве тест-объектов использовали имаго *P. proximus*, собранные в сентябре 2015 г. в окрестностях г. Томска (56°27'45"N, 85°05'25"E). Жуков хранили при естественных температурах, а за неделю до эксперимента активировали при +15°C. В качестве источников запаха (одорантов) использовали свежеспиленные отрезки ствола пихты сибирской диаметром 70 мм и длиной 130 мм. За 24 часа до испытаний отрезки заселяли насекомыми, формируя четыре варианта одорантов: 1) заселенный 10 самками; 2) заселенный 10 самцами; 3) заселенный 10 парами; 4) контроль (незаселенный отрезок, чистый воздух).

Испытания проводили в ольфактометре четырехканального типа Петтерсона, модифицированном (Керчев, Поушева, 2016) для группового выпуска насекомых на световой стимул (рисунок 2.7).



а – 2-х канальный компрессор для подачи и удаления воздуха; *б* – сосуд с дистиллированной водой для очистки воздуха; *в* – склянка Дрекселя с активированным углем; *г* – ротометр; *д* – сосуд с источником запаха; *е* – 4-х канальный ольфактометр; *ж* – ловушка для насекомых; *з* – пластиковый цилиндр с насекомыми; *и* – кольцевой светодиодный источник света.

Рисунок 2.7. Экспериментальная ольфактометрическая установка:

Воздух, подаваемый компрессором, предварительно очищали, пропуская через дистиллированную воду и склянку Дрекселя с активированным углем. Ламинарный поток направляли по четырем каналам от сосудов с одорантами к центральной арене ольфактометра. Оптимальный расход воздуха на канал составил 125 мл/мин. Перед экспериментом отсутствие смешивания потоков над ареной было проверено дымовым тестом. Испытываемых жуков (30–50 особей обоего пола на один запуск) помещали в затемненный цилиндр под центральным отверстием арены. Выбираясь на свет, они попадали в зону выбора запаховых стимулов.

Дизайн эксперимента и статистический анализ.

Положение одорантов относительно каналов ольфактометра меняли (ротация производилась каждые 48 часов) для исключения позиционного эффекта. Учет жуков, выбравших тот или иной канал, проводили после каждого двухдневного цикла. Всего было проведено 15 таких циклов. Для статистической оценки предпочтений использовали критерий Фридмана. Согласованность результатов между циклами оценивали с помощью коэффициента конкордации Кендалла (W). Уровень статистической значимости устанавливали на $p \leq 0,05$.

*Полевые испытания синтетических феромонов *I. amitinus*.*

Для оценки аттрактивности коммерческих синтетических аналогов агрегационных феромонов для *I. amitinus* в 2024 г. были проведены полевые испытания в очаге массового размножения вредителя (Заварзинская лесная дача, Томская область) в период массового лёта (июнь – август).

Использовались прозрачные пластиковые ловушки барьерного типа, стандартно применяемые для отлова короедов (рисунок 2.8).



Рисунок 2.8. Диспенсер с феромоном производства ВНИИГР (А) и пластиковая ловушка барьерного типа с диспенсером в центре ловушки (Б)

В нижней части ловушки размещали диспенсер с синтетическим феромоном. Тестировались три варианта: 1) ловушки с диспенсером австрийского производства (Witasek, Австрия), 2) ловушки с диспенсером отечественного производства (ФБУ ВНИИКР, Россия), 3) контрольные ловушки без диспенсера. Каждый вариант был представлен в 5 повторностях (всего 15 ловушек).

Ловушки вывешивали на деревья лиственных пород на расстоянии не менее 50 м друг от друга для минимизации взаимного влияния. Размещение вариантов проводилось по схеме рандомизированных блоков (последовательность А-В-С-А-В-С...), где между ловушками с разными диспенсерами всегда находился контрольный вариант (рисунок 2.9).



Рисунок 2.9. Схема расположения феромонных ловушек для тестирования диспенсеров в Заварзинской лесной даче

Проверку уловов и ротацию ловушек (смещение на одну позицию по схеме для исключения эффекта локации) проводили с периодичностью 7–10 дней. При каждой проверке из ловушек извлекали и фиксировали весь улов с последующей лабораторной сортировкой, идентификацией и подсчетом целевого вида (*I. amitinus*), нецелевых видов короедов и основных энтомофагов (жуков-пестряков рода *Thanasimus* Latreille, 1806).

Для оценки различий в эффективности диспенсеров по количеству привлеченных *I. amitinus* использовали непараметрический Н-критерий Краскела-Уоллиса, так как данные по уловам не соответствовали нормальному распределению (критерий Шапиро-Уилка, $p < 0,05$). При обнаружении статистически значимых различий ($p < 0,05$) проводили апостериорные попарные сравнения с поправкой Данна. Аналогичным образом анализировали уловы нецелевых организмов для оценки селективности действия диспенсеров. Все расчеты выполнены в программе Statistica 12.0.

2.7. Биотестирование

Для оценки вирулентности энтомопатогенных грибов использовали имаго уссурийского полиграфа из природной популяции (Томская область). Применяли штамм *Beauveria bassiana* SAR-31 и, для сравнения в разных гигротермических режимах, штамм *Isaria farinosa* DXN-1 из коллекции ИСиЭЖ СО РАН.

Суспензию конидий получали смывом с 3-недельной культуры, выращенной на агаризованной среде Сабуро, и доводили дистиллированной водой с добавлением эмульгатора Tween-20 (0.03%). Концентрацию конидий определяли с помощью камеры Горяева (гемоцитометра). Для заражения жуков применяли три концентрации суспензии: 5×10^5 , 5×10^6 и 5×10^7 конидий/мл.

Инфицирование проводили методом погружения: имаго на 10 секунд помещали в суспензию конидий, после чего просушивали на фильтровальной

бумаге. Группы по 10 зараженных жуков помещали в чашки Петри (Ø 60 мм) вместе с кусочками коры пихты и увлажненным фильтром для поддержания 100% относительной влажности. Инкубацию проводили в темноте при постоянных температурах +5 и +15°C. В каждом варианте эксперимента использовали не менее 40 особей (4 биологические повторности). Учет смертности вели ежедневно в течение 45 суток.

Для статистического анализа динамики смертности строили кривые выживаемости Каплана-Мейера и сравнивали их с помощью Log-Rank теста. Значения ST_{75} (время 75%-й выживаемости) сравнивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

Биотестирование фитопатогенов.

Для оценки фитопатогенности грибов-симбионтов союзного короеда использовали метод искусственной инокуляции на деревьях кедра сибирского возрастом 30–40 лет в питомнике.

В качестве инокулюма использовали блоки агара (Ø 6 мм), вырезанные из края 10-дневной колонии гриба, выращенной на сусло-агаре. В коре тестовых деревьев с помощью стерильного пробойника формировали лунку диаметром 4 мм. В лунку помещали агаровый блок с мицелием, после чего отверстие закрывали пробкой из выбитой коры и герметизировали медицинским клеем БФ-6.

Каждый тестируемый грибной изолят вносили на 20 отдельных деревьях (20 биологических повторностей). Контрольные варианты включали ранение без инокулюма и инокуляцию блоком стерильного агара. Экспозиция составляла 5 недель.

После завершения экспозиции кору в месте инокуляции снимали и измеряли линейную длину некротического поражения флоэмы (в мм).

Для сравнения размеров некрозов, вызванных разными грибными изолятами и контролями, использовали непараметрический критерий Краскела-Уоллиса с последующим апостериорным попарным сравнением.

2.8. Морфологические и микроскопические методы

Световая микроскопия.

Световая микроскопия использовалась для первичной идентификации и документирования морфологических признаков грибных изолятов, нематод и клещей-симбионтов.

Для работы с энтомологическим материалом и препаратами использовались стереоскопические микроскопы «Микромед MC-2 Zoom» (Ningbo Sheng Heng Optics & Electronics, Китай) и «Carl Zeiss Stemi 305» (Германия). Для детального морфометрического анализа нематод и микроструктур грибов применялся световой микроскоп «Carl Zeiss Axio Imager A2» (Германия), оснащенный дифференциально-интерференционным контрастом (DIC).

Цифровая съемка проводилась с использованием интегрированных камер «TourCam» (14.0 Мп) и «AxioCam MRc5», управляемых программным обеспечением Levenhuk TourView и ZEN 2.3 (Carl Zeiss) соответственно.

Временные препараты грибов и нематод готовились в каплях воды или физраствора.

Постоянные микропрепараты клещей и нематод изготавливались с использованием среды Хойера (клещи) или метода медленного испарения в глицерин (нематоды) после фиксации в ТАФ-фиксаторе.

Статистический/аналитический подход: Полученные морфометрические данные (линейные размеры, счетные признаки) использовались для таксономической диагностики и дальнейшего статистического сравнения (описательная статистика, критерии сравнения выборок) размерных характеристик структур.

Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ).

СЭМ применялась для получения высокодетализированных изображений поверхности структур стридуляционного аппарата короедов рода *Polygraphus*, а также для изучения морфологии клещей-симбионтов.

Для изучения стридуляционного аппарата надкрылья имаго короедов осторожно диссектировали. Образцы сканировали без напыления в режиме низкого вакуума. Исследования проводились на сканирующих электронных микроскопах: настольный «Hitachi TM-3000» (Томский государственный университет) и «TESCAN MIRA3 LMU» (Тюменский государственный университет).

Линейные измерения структур (длина *pars stridens*, количество и расстояние между склеритами) выполнялись в цифровом виде непосредственно на СЭМ-изображениях с использованием программного обеспечения «Levenhuk TourView» и «ImageJ» (Fiji дистрибутив).

Измеренные параметры стридуляционного аппарата были сопоставлены с акустическими характеристиками сигналов (см. раздел 2.5) с помощью корреляционного анализа (r_s). Сравнение симметрии структур правого и левого надкрылий проводилось с использованием парного t-критерия.

Рентгеновская микротомография.

Метод использовался для неинвазивной визуализации внутреннего расположения и трехмерной структуры стридуляционного аппарата имаго короедов в естественном состоянии.

Исследование проводилось на рентгеновском микротомографе «XWT 160-TC» (X-RAY WorX, Германия). Целые фиксированные имаго сканировались с высоким разрешением для получения серий поперечных срезов.

На основе полученных срезов в специализированном ПО (CTvox) проводилась трехмерная реконструкция, позволявшая визуализировать пространственное соотношение тергита и надкрылий, несущих стридуляционные структуры.

Статистический/аналитический подход: Данный метод применялся для качественной, иллюстративной визуализации. Количественные морфометрические данные для статистического анализа получали преимущественно с помощью СЭМ.

2.9. Молекулярно-генетические методы

Тотальную ДНК выделяли из целых особей короедов, чистых культур грибных симбионтов и отдельных нематод. Для выделения ДНК из насекомых и грибов использовали коммерческие наборы DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Германия). Для работы с отдельными нематодами применяли протокол с протеиназой К с последующей очисткой фенол-хлороформной экстракцией и осаждением этанолом. На всех этапах выделения ДНК использовали отрицательные контрольные пробы (реактивы без образца) для контроля контаминации.

ПЦР, секвенирование и филогенетический анализ.

Для анализа генетической структуры популяций *P. proximus* и *I. amitinus* амплифицировали участок митохондриального гена цитохром-с-оксидазы I (COI). Использовали стандартные праймеры LCO1490 и HCO2198. Амплификацию проводили в термоциклере T100 (Bio-Rad, США) по стандартному протоколу. Очистку ПЦР-продуктов проводили с использованием набора Cleanup Standard (Evrogen, Россия). Секвенирование выполняли на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) методом Сэнгера.

Полученные последовательности редактировали и выравнивали в программе MEGA XI. Филогенетические деревья строили методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood) в MEGA XI и байесовским анализом в MrBayes 3.2. Медианные сети гаплотипов визуализировали в программе PopART 1.7. Популяционно-генетический анализ, включая расчет генетических дистанций (p-дистанции) и анализ молекулярной дисперсии (AMOVA), проводили в пакете Arlequin 3.5.

Секвенирование фрагмента COI для части образцов *I. amitinus* и последующий филогеографический анализ были выполнены в сотрудничестве с лабораторией генетики насекомых ИЦИГ СО РАН к.б.н. Р.А. Быковым и к.б.н. Ю.Ю. Илинским.

Идентификация грибных и бактериальных симбионтов. Для точной видовой идентификации изолятов грибов использовали амплификацию и секвенирование внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальной ДНК (ITS) и гена фактора элонгации 1-альфа (EF-1 α). Для идентификации и типирования эндосимбионта *Wolbachia* применяли амплификацию генов *wsp* и *ftsZ*, а также пяти генов схемы мультилокусного типирования (MLST): *gatB*, *coxA*, *hcrA*, *ftsZ*, *fbpA*. Использовали праймеры и протоколы, описанные в соответствующих руководствах. Все полученные консенсусные последовательности были депонированы в международную базу данных GenBank.

Метагеномный анализ микробиомов.

Подготовка библиотек и секвенирование. Для анализа бактериального и грибного сообществ, ассоциированных с короедами, использовали высокопроизводительное секвенирование ампликонов генов 16S рРНК (для бактерий) и ITS2 (для грибов). Из тотальной ДНК, выделенной из пулов целых имаго (по 1 особи из независимой семьи), амплифицировали целевые регионы с праймерами, сшитыми с адаптерами и индивидуальными индексными последовательностями для мультиплексирования. ПЦР-продукты очищали, нормализовали по концентрации и объединяли в пулы. Секвенирование выполняли на платформе Illumina MiSeq (Illumina, США) в режиме парных концов (2×300 п.н.) в ЦКП «Геномные исследования» СФНЦА РАН.

Биоинформатическая обработка. Первичную обработку данных (демультиплексирование, контроль качества, удаление праймеров) проводили с использованием пайплайна QIIME2 (версия 2022.8). Чтения фильтровали по качеству, объединяли в парно-концевые прочтения и деноизировали в варианты ампликонных последовательностей (Amplicon Sequence Variants, ASV) с помощью плагина DADA2. Химерные последовательности выявляли и удаляли. Таксономическую классификацию ASV проводили с помощью классификатора Naïve Bayes, обученного на базах данных SILVA v138.1 (для 16S) и UNITE v8.3 (для ITS). Перед анализом таблицы обилий ASV

нормализовали методом рарификации до одинаковой глубины секвенирования.

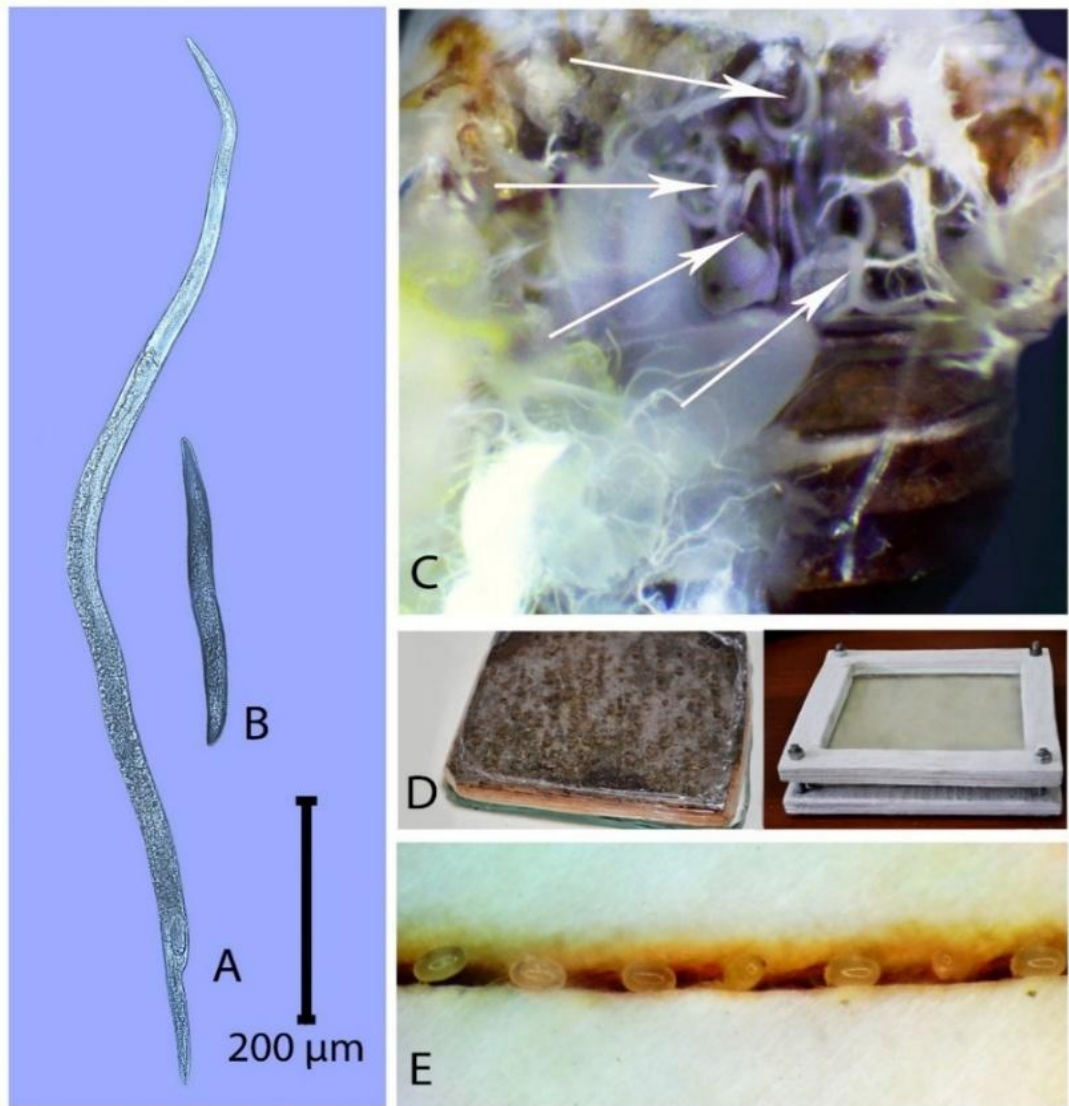
Статистический анализ молекулярных данных включал: сравнение частот гаплотипов между популяциями (критерий χ^2), оценку генетического разнообразия (индексы гаплотипического и нуклеотидного разнообразия), сравнение альфа-разнообразия микробиомов между группами (критерий Манна-Уитни, Н-критерий Краскела-Уоллиса), оценку различий в структуре сообществ (бета-разнообразие) с помощью ординации (PCoA, nMDS) и тестов PERMANOVA/ANOSIM на основе матриц расстояний Брея-Кертиса. Анализ выполняли в программах Arlequin, MEGA, R (пакеты vegan, phyloseq, ggplot2) и Statistica 12.0.

2.10. Биохимические анализы

Для изучения влияния эндопаразитических нематод *Sychnotylenchus sp.* на иммунитет и выживаемость хозяина была создана чистая линия жуков. Яйца, отобранные из галерей, последовательно обрабатывались 3% раствором перекиси водорода для стерилизации поверхности от яиц или личинок нематод, после чего тщательно промывали в дистиллированной воде.

Обработанные яйца помещались на стерильную флорку в сэндвич-пластины (рисунок 2.10).

Статус линий контролировали методом световой микроскопии. Сравнение показателей между нематодо-свободной и инфицированной линиями проводили с использованием непараметрических критериев (Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса). Смертность в инфекционных экспериментах анализировали с построением кривых выживаемости Каплана-Мейера и применением Log-Rank теста.



А) самка *Sychnotylenchus* sp.; В) ювенильная (личиночная) стадия нематоды из гемоцеля (полости тела) короеда; С) препарирование уссурийского полиграфа, зараженного нематодами; D) фрагмент флоры пихты, закрепленный на стекле, и "сэндвич-пластина" в собранном виде, подготовленная для выращивания короедов; Е) яйца короеда в надрезе флоры

Рисунок 2.10. Выращивание культуры короедов и экспериментальное заражение нематодами *Sychnotylenchus* sp. на сэндвич-пластинах

Для получения инфицированной линии в те же пластины инокулировались ювенильные стадии нематод, выделенные из гемоцеля зараженных особей.

Для оценки физиологической реакции короедов на заражение нематодами гемолимфу получали проколом межсегментальной мембраны

между первым и вторым тергитами брюшка с помощью стерильной стеклянной микрокапиллярной трубки. Для предотвращения свертывания и меланизации гемолимфы собирали в охлажденные микроцентрифужные пробирки, содержащие кристаллик фенилтиомочевины.

Активность ключевых ферментов, ассоциированных с иммунным ответом и детоксикацией, определяли спектрофотометрически: фенолоксидаза (ФО): по накоплению продуктов окисления L-3,4-дигидроксифенилаланина (L-ДОФА) при 490 нм модифицированный метод (Ashida and Söderhäll, 1984); глутатион-S-трансфераза (GST): по конъюгации восстановленного глутатиона с 1-хлор-2,4-динитробензолом, измеряя увеличение оптической плотности при 340 нм (Habig et al., 1974); неспецифические эстеразы: по гидролизу 1-нафтилацетата с последующим образованием окрашенного комплекса с диазониевой солью Fast Blue B при 550 нм (Van Asperen, 1962).

Активность ферментов выражали в единицах изменения оптической плотности за минуту инкубации, отнесенных к содержанию белка (нкат/мг белка). Концентрацию белка в гемолимфе определяли по методу Брэдфорда (Bradford, 1976) с использованием бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта.

Статистический анализ. Для сравнения активности ферментов между нематодо-инфицированными и нематодо-свободными жуками использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни. Уровень значимости принимали равным $p < 0,05$.

2.11. Методы экологического и пространственного анализа

Картографирование и ГИС-анализ распределения инвазивных видов.

Материал и источники данных. Для реконструкции ареалов и анализа пространственной динамики инвазии *P. proximus* и *I. amitinus* использовался комплекс источников: собственные полевые данные (2008–2023 гг.) с точной

GPS-привязкой (15 субъектов РФ); официальные данные государственного лесопатологического мониторинга (ФБУ «Рослесозащита») и Россельхознадзора; научные публикации и отчеты с указанием географических координат находок; данные глобальных баз (GBIF) для первичных ареалов. Для *P. proximus* проводился дистанционный мониторинг с использованием беспилотного летательного аппарата (БПЛА) Supercam S350f, оснащенного камерой SONY A6000. Аэрофотосъемки в видимом спектре проводились в 2019 г. с высоты 500 м над очагами усыхания в Томской области в окрестностях с. Итатки. Снимки были любезно предоставлены ООО «Идорсофт» в формате собранной ортофотомозаики. Мультиспектральная аэрофотосъемка на дрон DJI P4 Multispectral проводилась начиная с 2019 г. автором самостоятельно.

Для оценки дальности разлета имаго *P. proximus* использовался метод ближайшего соседа. На ортофотоснимках выделяли деревья категории V (свежий сухостой) и категории VI (старый сухостой). Для 100 случайно выбранных деревьев категории V измеряли расстояние до 5 ближайших деревьев категории VI. Статистика (медиана, квартили) рассчитывалась в R.

Для визуализации локального риска заселения неповрежденных деревьев в очаге использовался метод обратно взвешенных расстояний (ОВР) в ArcGIS, с параметром Power=3, где в качестве опорных точек выступали усохшие деревья.

Описательная статистика (медиана, квартили) расстояний разлета. Проверка распределения данных с помощью критерия Шапиро-Уилка. Ввиду ненормальности распределений для сравнений использовались непараметрические методы.

Биоклиматическое моделирование.

Моделирование потенциальных ареалов видов *P. proximus* и *I. amitinus* проводили с использованием алгоритма максимальной энтропии, реализованного в программе MaxEnt (версия 3.4.4) (Anderson et al., 2003; Phillips et al., 2006). Для каждого вида был проведен сравнительный анализ

моделей, построенных для разных частей ареала, с целью выявления возможных изменений (сдвигов) реализованной климатической ниши в ходе инвазии.

Для всех моделей применяли случайное разбиение точек на обучающую (75%) и тестовую (25%) выборки. В качестве фоновых (background) использовали 10000 случайно сгенерированных точек в пределах исследуемого региона (Северная Евразия).

Для *P. proximus* использовали набор из 168 географических точек, включающих находки как в первичном (Дальний Восток России), так и в инвазионном (Сибирь, Урал) ареалах (рисунок 2.11).

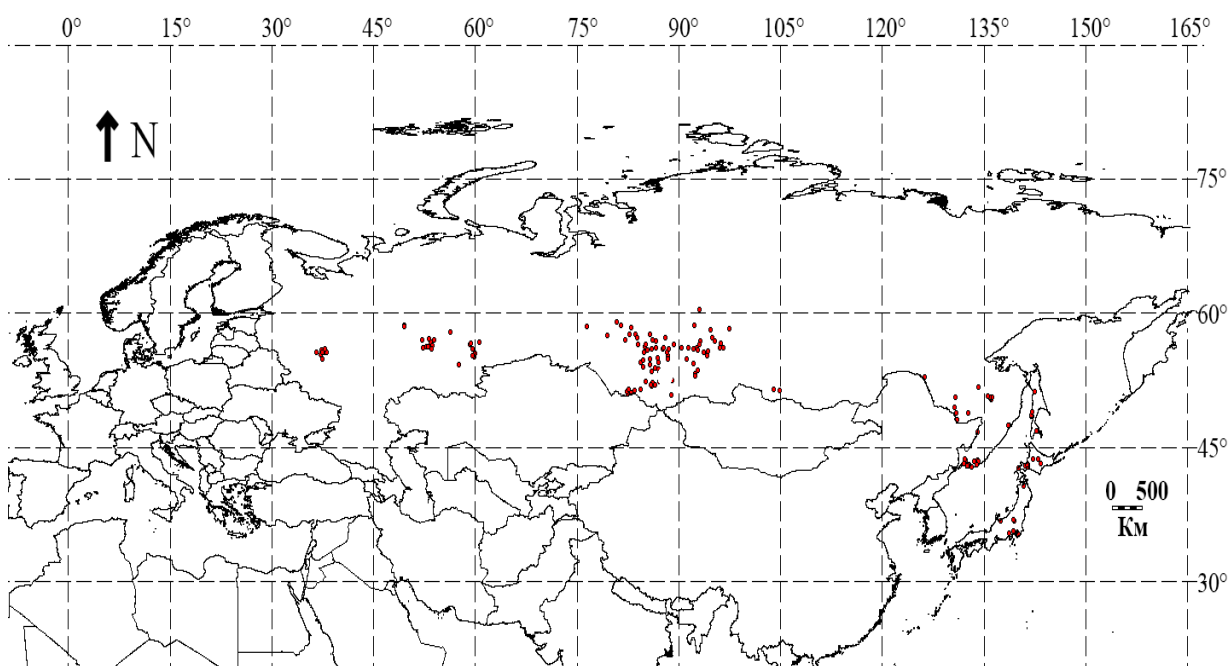


Рисунок 2.11. Наборы точек обитания *P. proximus*, использованных для биоклиматического моделирования в MaxEnt

Данные получены в результате собственных полевых сборов (2008–2023 гг.), а также из литературных источников и базы данных GBIF (The International Barcode of Life Consortium A, B) после верификации и прореживания для устранения пространственной автокорреляции. Для *I. amitinus* построили три независимые модели: для первичного (европейского)

ареала (150 точек), инвазионного (сибирского) ареала (23 точки) и объединенную модель (173 точки) (рисунок 2.12).

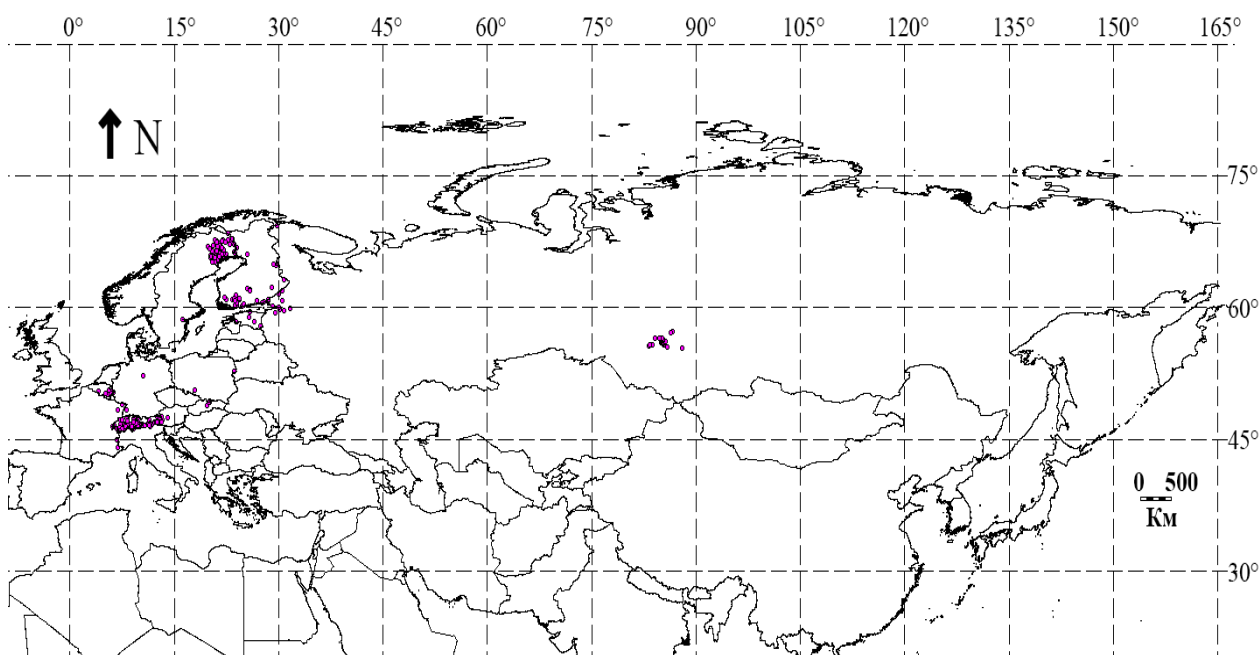


Рисунок 2.12. Наборы точек обитания *I. amitinus*, использованных для биоклиматического моделирования в MaxEnt

В качестве предикторов использовали 19 биоклиматических переменных из базы данных WorldClim версии 2.1 с пространственным разрешением 30 угловых секунд ($\sim 1 \text{ км}^2$). Для снижения мультиколлинеарности и оптимизации моделей проводили предварительный анализ корреляций между переменными (пакет Statistica 12.0) и их значимости в тестовых прогонах MaxEnt. В финальные модели для *P. proximus* были включены переменные: средняя температура самого теплого квартала (bio10), осадки самого теплого квартала (bio18), сезонность температуры (bio4), минимальная температура самого холодного месяца (bio6), сезонность осадков (bio15) и осадки самого сухого квартала (bio17). Для *I. amitinus* ключевыми предикторами стали: осадки самого сухого месяца (bio14), среднегодовая температура (bio1), минимальная температура самого холодного месяца (bio6), сезонность температуры (bio4), сезонность осадков (bio15) и осадки самого теплого квартала (bio18).

Параметры моделирования и валидация. Моделирование выполняли со следующими настройками: регуляризационный множитель (β) = 0,05, максимальное число итераций = 500. Качество моделей оценивали по площади под ROC-кривой (Area Under the Curve, AUC) для тестовых данных. Значения тестового AUC для всех моделей превышали 0,95, что соответствует отличной предсказательной способности. Для определения относительного вклада каждой переменной использовали процедуру jackknife-анализа, встроенную в MaxEnt.

Пост-обработка и оценка нишевого сдвига. Выходные растры логистической вероятности (0–1) визуализировали и классифицировали в программе QGIS 3.x. Для *P. proximus* дополнительно строили интегральную карту риска путем аддитивного наложения растров вероятности для вида и его основного растения-хозяина в инвазионном ареале – пихты сибирской. Нишевый сдвиг у *I. amitinus* оценивали качественно путем сравнения значимости (permutation importance) и кривых отклика ключевых климатических переменных в моделях, построенных для разных частей ареала.

Анализ структуры консорций.

Для реконструкции исходного (доинвазионного) состояния консорций пихты сибирской *Abies sibirica* и кедра сибирского *Pinus sibirica* был проведен критический анализ исторических литературных источников и архивных данных. В качестве ключевых использованы работы, содержащие систематические данные по видовому составу и экологии стволовых дендрофагов в нативных лесах Сибири (Криволуцкая, 1965; Коломиец, 1971 и др.). Критерием включения вида в историческую матрицу являлось прямое указание авторов на трофическую связь с пихтой или кедром в пределах изучаемого региона.

Собственные данные по видовому составу консорций (2012–2023 гг.) были получены в результате детального энтомологического обследования модельных деревьев на постоянных пробных площадях (см. раздел 2.2.2). Для

каждого вида-консорта фиксировали следующие экологические атрибуты: *встречаемость* – доля обследованных деревьев определенной категории состояния, на которых был отмечен вид (%); *трофическая группа* – по типу питания (ксилофаг, мицетофаг, хищник, паразитоид и т.д.); *фенологическая группа* – по времени заселения дерева относительно динамики его ослабления (пионеры, вторичные, сапрофаги); *приуроченность к категории состояния дерева* – на основе данных о заселении деревьев I-VI категорий по 6 балльной шкале.

Для количественной оценки сходства и различия консорций на разных уровнях организации (индивидуальное дерево, древостой, регион) и во временном градиенте (до/после инвазии) использовался следующий набор индексов, рассчитанных в программном пакете PAST 4.06: альфа-разнообразие (в пределах одной консорции/популяции) оценивали с помощью индексов Шеннона (H') и Симпсона (D); бета-разнообразие (изменение видового состава по градиенту среды – от здоровых к усохшим деревьям) рассчитывали как индекс Уиттекера (β_w); сходство конкретных пар сообществ (например, консорции деревьев разных категорий состояния) оценивали с помощью меры Ратледжа.

Для выявления силы связи между жизненным состоянием дерева (независимая переменная) и вероятностью его заселения конкретными видами дендрофагов использовался анализ таблиц сопряженности с критерием χ^2 . Теснота установленной связи оценивалась с помощью коэффициента V Крамера.

Влияние таксационных характеристик древостоя (доля пихты/кедра, средний диаметр, полнота) на структуру консорции анализировали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s). Для визуализации градиента изменений в комплексе видов по мере ослабления дерева-ядра использовали кластерный анализ (метод UPGMA) на основе матрицы меры Ратледжа.

На основе интеграции данных о встречаемости видов на деревьях разного состояния, их экологических характеристик и литературных данных была разработана графическая модель «скользящей устойчивости». Алгоритм построения включал: 1) ранжирование видов-консортантов по их способности заселять деревья в последовательности от ослабленных (категория II-III) к отмирающим (V-VI); 2) распределение видов по «ступеням» устойчивости дерева-ядра, где каждая ступень соответствует сужению круга физиологически доступных для заселения видов; 3) визуализацию модели в виде ступенчатой диаграммы, где на оси Y отложены виды, а на оси X – категории состояния дерева, с использованием программ для векторной графики (Adobe Illustrator).

Статистическая обработка в данном разделе включала расчет описательной статистики, непараметрические критерии сравнения (Краскела-Уоллиса), корреляционный анализ (r_s), анализ таблиц сопряженности (χ^2 , V Крамера), а также многомерные методы (кластерный анализ, расчет мер сходства).

2.12. Заключение по Главе 2

Изложенный в главе комплексный методологический подход позволил реализовать концепцию многоуровневого исследования инвазионного процесса. Для анализа данных, полученных с помощью описанных методов, применялся комплекс статистических подходов, адекватных природе выборок и поставленным задачам. В связи с несоответствием большинства биологических данных нормальному распределению (проверка критерием Шапиро-Уилка, $p < 0,05$) преимущественно использовались непараметрические методы (критерии Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса, Спирмена, χ^2 , Log-Rank test), а также многомерный анализ (PERMANOVA, кластерный анализ). Все расчеты выполнялись в специализированном ПО (Statistica, R, PAST, ГИС-пакеты).

На уровне вида-детерминанта применение филогеографического анализа, детального демографического учета и экспериментов по коммуникации (ольфактометрия, акустический анализ) дало возможность оценить адаптивный потенциал *P. proximus* и *I. amitinus*, выявить пути их расселения и механизмы, обеспечивающие успех колонизации новых территорий.

На уровне симбиотических комплексов сочетание классических методов микологии, акарологии и паразитологии с высокопроизводительным метагеномным секвенированием обеспечило сравнительный анализ структуры и функционирования микроценозов короедов в контрастных условиях первичного и инвазионного ареалов, выявив закономерности ко-инвазии и трансформации симбиотических связей.

На уровне экосистемы создание сети постоянных пробных площадей, многолетний мониторинг и применение методов экологической статистики позволили количественно оценить глубину трансформации аборигенных консорциев пихты и кедра, разработав модели их «скользящей устойчивости» под влиянием инвазии.

Для интегральной оценки и прогноза использование методов биоклиматического моделирования (MaxEnt) и мониторинга на «дозорных растениях» (*sentinel plants*) обеспечило переход от фундаментального понимания механизмов инвазии к прикладным оценкам инвазионного риска и пространственного прогноза.

Таким образом, разработанная и апробированная методология представляет собой целостный инструментарий для изучения биологических инвазий как комплексного явления, охватывающего изменения на уровне организма, популяции, симбиотической системы и биоценоза. Полученные с её помощью результаты, излагаемые в последующих главах, обеспечивают новое понимание роли инвазивных короедов-дендрофагов как драйверов масштабных трансформаций лесных экосистем Северной Евразии.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ КОРОЕДОВ – ДОМИНАНТОВ ИНВАЗИОННЫХ МИКРОЦЕНОЗОВ

3.1. Введение к Главе 3

Как было обосновано в первой главе, современный подход к изучению инвазий стволовых дендрофагов требует перехода от анализа отдельных видов-вселенцев к исследованию целостных биологических систем – инвазионных микроценозов (Kerchev et al., 2021). В такой системе короед выступает в роли детерминанта (эдификатора) и ключевого вектора переноса, формируя вокруг себя устойчивое сообщество симбионтов, паразитов и хищников, совместно проникающих в новую экосистему и трансформирующихся в ней.

Для эмпирической проверки этой концепции, выявления общих закономерностей и разработки методологии необходим выбор репрезентативных модельных объектов. В качестве таковых в настоящей работе были выбраны два инвазионных вида короедов, недавно проникших в темнохвойные экосистемы Сибири: уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 – дальневосточный эндемик, ставший одним из основных факторов гибели пихтарников по всей Сибири (Baranchikov et al., 2010; Кривец и др. 2015; Кривец и др., 2024), и союзный короед *Ips amitinus* Eichhoff, 1872 – вид центральноевропейского происхождения, впервые обнаруженный в кедровых лесах Западной Сибири в 2019 г. (Керчев и др., 2019; Керчев и др., 2021).

Выбор данной пары видов в качестве моделей отвечает ряду критически важных критериев, позволяющих решить поставленную научную проблему: 1) виды представляют два удаленных и различающихся по фауне региона-донора (Дальний Восток и Центральная Европа), что позволяет исключить региональную специфику и выявить инвариантные закономерности процесса инвазии микроценоза, не зависящие от исходной биогеографической

провинции; 2) потенциал как ядра сложного симбиотического комплекса – согласно литературным данным и предварительным исследованиям, оба вида тесно ассоциированы с комплексами других организмов (Пашенова и др., 2012; Пашенова и др., 2017; Vykov et al., 2020; Khaustov, Kerchev, 2020), а их инвазия по определению является коинвазией множества видов, что делает их идеальными объектами для изучения формирования и трансформации микроценозов; 3) возможность сравнительного анализа сообществ из первичного и вторичного ареалов; 4) высокая актуальность и вредоносность в регионе-реципиенте (Пашенова и др., 2017; Khaustov, 2017; Klimov & Khaustov, 2018; Vykov et al., 2020); оба вида находятся в фазе активной экспансии в Западной Сибири (Кривец и др., 2015; Керчев и др., 2021; Кривец и др., 2024), их массовость обеспечивает доступность материала, а экономическая и экологическая значимость подчеркивает практическую ценность работы.

Таким образом, *P. proximus* и *I. amitinus* образуют уникальную модельную пару, позволяющую реализовать комплексный подход, заявленный в диссертации. Их параллельное изучение дает возможность абстрагироваться от частных особенностей конкретной инвазии и выйти на уровень общих механизмов, управляющих становлением инвазионных биологических систем.

Цель настоящей главы – дать характеристику *P. proximus* и *I. amitinus* как видов-детерминантов инвазионных микроценозов, установив их таксономическую позицию, биолого-экологические особенности и реконструировать ход инвазионного процесса на основании генетических маркеров. Структура главы построена по единому плану для каждого модельного вида: от общего обзора рода к детальной характеристике вида, анализу его инвазионной истории и генетического портрета популяций первичного и вторичного ареалов. Глава завершается сравнительным заключением, в котором суммируются общие черты и различия двух инвазий в контексте поставленной цели.

3.2. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894

3.2.1. Род *Polygraphus* Erichson, 1836: таксономия и экологическая характеристика

Триба Polygraphini *sensu stricto* на сегодняшний день включает 154 описанных вида; большинство из них (100) включены в род *Polygraphus* Erichson, 1836 (Wood and Bright 1992; Alonso-Zarazaga and Lyal 2009).

Самые древние палеосвидетельства рода *Polygraphus* относятся к первой четверти Эоцена (56–33,9 млн л.н.) из янтаря в восточной части Северной Америки (Legalov, 2022). Однако наибольшее разнообразие наблюдается в Афротропиках, где в настоящее время описано 44 вида. По морфологии среди афротропических видов распространены плезиоморфные признаки (цельные глаза, булава усиков менее компактная, длинная и узкая, характерная для ранних короедов). Большинство из них питается на лиственных породах (Wood and Bright 1992).

Ориентальный регион населяют тринадцать видов *Polygraphus*, из которых восемь зарегистрированы в Индии: *Polygraphus anogeisi* Wood, 1988; *Polygraphus aterrimus* Strohmeier, 1908; *Polygraphus difficilis* Wood, 1988; *Polygraphus longifolia* Stebbing, 1903; *Polygraphus major* Stebbing, 1903; *Polygraphus pini* Stebbing, 1904; *Polygraphus setosus* Schedl, 1979 и *Polygraphus trenchi* Stebbing, 1905 (Stebbing, 1914; Maiti and Saha, 2009; Knížek, 2011). Все перечисленные короеды, за исключением *P. anogeisi*, характерного представителя тропических и субтропических лесов, встречаются в Гималаях и питаются различными хвойными деревьями: пихтой, кедром, лиственницей, елью и сосной (Stebbing, 1914; Wood and Bright, 1992; Maiti and Saha, 2009; Khanday et al., 2020). В Неарктике – только три вида, в Палеарктике насчитывается 40 видов с явным перевесом по количеству видов в дальневосточном регионе (Wood and Bright 1992; Alonso-Zarazaga and Lyal 2009; Knizek 2011).

Виды *Polygraphus* преимущественно флэмофаги с полигамными системами спаривания (Kirkendall et al., 2015). Почти все голарктические и ориентальные виды размножаются на Pinaceae, но несколько видов нападают только на покрытосеменные (Nobuchi 1979; Wood & Bright 1992; Krivolutskaya 1996). Единственный вид *P. grandiclava* Thomson питается как хвойными, так и цветковыми деревьями рода *Prunus* (Avtzis et al., 2008).

Среди наиболее экономически значимых видов этой группы можно выделить североамериканский вид *Polygraphus rufipennis* (Kirby, 1837), вызывающий значительную гибель деревьев ели (*Picea*), ослабленных засухами или дефолиацией (Raske and Sutton, 1986; Bowers et al., 1996). В пределах ориентального региона особое хозяйственное значение представляют *P. longifolia* и *P. major* повреждающие сосны *Pinus roxburghii* и *Pinus wallichiana* в Северной Индии и Непале, где их вспышки усугубляют последствия лесных пожаров (Maiti & Saha, 2009; Khanday et al., 2020). Виды способны атаковать здоровые деревья в условиях повышенной плотности популяции (Stebbing, 1914).

В европейских темнохвойных лесах среди значимых стволовых вредителей ели обыкновенной (*Picea abies*) можно указать *Polygraphus poligraphus* (Linnaeus, 1758). Он усиливает повреждения в насаждениях, уже ослабленных короедом-типографом *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) и климатическими стрессами (Holuša et al., 2012). Его вспышки стали более частыми и интенсивными в условиях учащения засух (Marini et al., 2013), хотя вид самостоятельно не достигает экономического порога вредоносности (Kirisits, 2004).

Для ипидофауны Российской Федерации характерны 9 видов представителей рода *Polygraphus* (рисунок 3.1):

1. *P. proximus* Blandford, 1894 (= *P. abietis* Kurentsov, 1941; = *P. horyurensis* Murayama, 1937)– уссурийский полиграф, пихтовый полиграф (рисунок 3.1 а)

2. *P. nigrielytris* Niisima, 1913 – черный полиграф (рисунок 3.1 б)

3. *P. poligraphus* (Linnaeus, 1758) (= *P. pubescens* (Fabricius, 1792); = *P. griseus* Eggers, 1923) – пушистый полиграф (рисунок 3.1 с)

4. *P. punctifrons* Thomson, 1886 (= *P. seriatus* Reitter, 1913; *P. punctifrons krivolutzkianus* Stark, 1956) – большой еловый полиграф (рисунок 3.1 d)

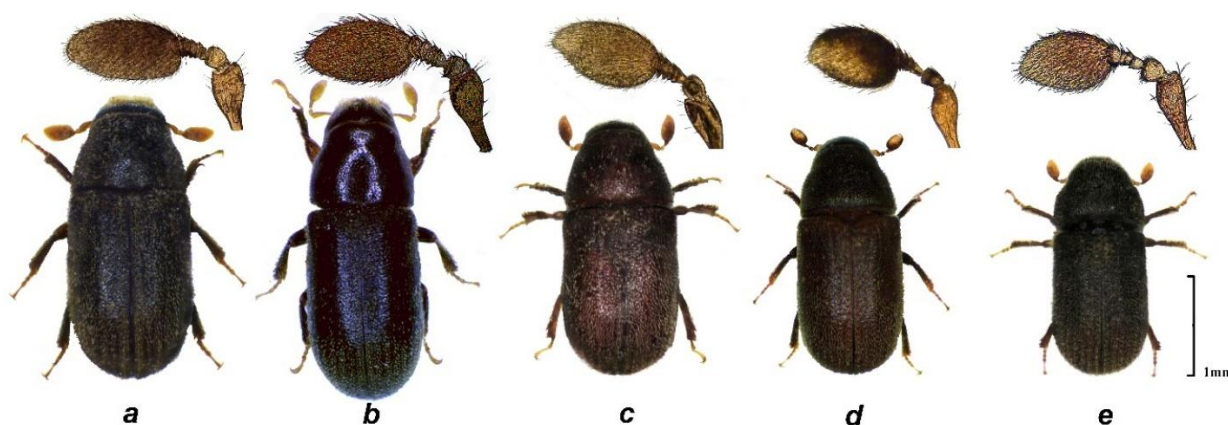
5. *P. subopacus* Thomson, 1871 (= *P. sachalinensis* Eggers, 192; *P. sachalinensis fontinalis* Kurentsov, 1941) – матовый еловый полиграф (рисунок 3.1 e)

6. *P. jezoensis* Niisima, 1909 – японский полиграф, еловый полиграф

7. *P. shariensis* Niisima, 1941 – не имеет русского названия

8. *P. ssiori* Niisima, 1909 – не имеет русского названия

9. *P. gracilis* Niisima, 1909 – изящный полиграф (Киселева, 1946; Старк, 1952; Криволюцкая, 1965; Мандельштам, 2001; Мандельштам, 2013).



a – *P. proximus*; b – *P. nigrielytris*; c – *P. poligraphus*; d – *P. punctifrons*; e – *P. subopacus* (фото: И.А. Керчев)

Рисунок 3.1. Представители рода *Polygraphus* Erichson, 1836, обитающие в лесах на территории Российской Федерации

Две трети встречающихся на территории нашей страны видов этого рода – дальневосточные эндемики. Для большинства из них основной кормовой породой являются ели *Picea*, но также они спорадически встречаются и на других хвойных породах (преимущественно соснах *Pinus*). Единственный среди представителей этого рода нашей стране – черный полиграф *P.*

nigrielytris обитает на лиственных: рябине смешанной *Sorbus commixta* на островах Сахалин и Хоккайдо, а также на о. Кунашир отмечался на ольхе (Криволуцкая, 1958).

Симбиотические взаимоотношения короедов этого рода наиболее изучены на уровне взаимодействия с грибными симбионтами (*Ophiostomatales*) у *P. proximus* и *P. poligraphus* (Yamaoka et al., 2004; Krokene, Solheim, 1996; Repe et. al., 2013; Wang et al., 2024). По остальным видам данных крайне мало. Для подавляющего большинства видов, обитающих на территории Российской Федерации, как и во всем роде характерна полигамия (2–5 самок в галерее на 1 самца) за исключением *P. proximus* (Керчев, 2014) и *P. nigrielytris* (личные неопубликованные данные).

В Евразии в настоящее время наиболее вредоносным видом в этом роде является *P. proximus* – короед дальневосточного происхождения. За последние два десятилетия он стал основной причиной масштабной деградации лесов из сибирской пихты *Abies sibirica* на территории, превышающей площадь 4900000 км² (Баранчиков и др., 2011; Кривец и др. 2015).

3.2.2. Биология уссурийского полиграфа

P. proximus – жук короткоовальный, широкий, темно-бурый, с более темной, почти черной переднеспинкой, черной головой и желтыми ногами и усиками; бедра ног немного темнее, чем голени и лапки. Голова широкая и короткая, в густых ясных точках, по бокам сливающихся и образующих морщинки. Длина тела составляет 2,5–3,3 мм (рисунок 3.2).

Его естественный ареал охватывает Дальний Восток России (Хабаровский и Приморский края, Сахалин, Южные Курилы), Японию, Корею и северо-западные регионы Китая (провинции Хэйлунцзян и Цзилинь) (Керчев, 2014; Takagi, 2022). В Приморском крае основной стацией обитания

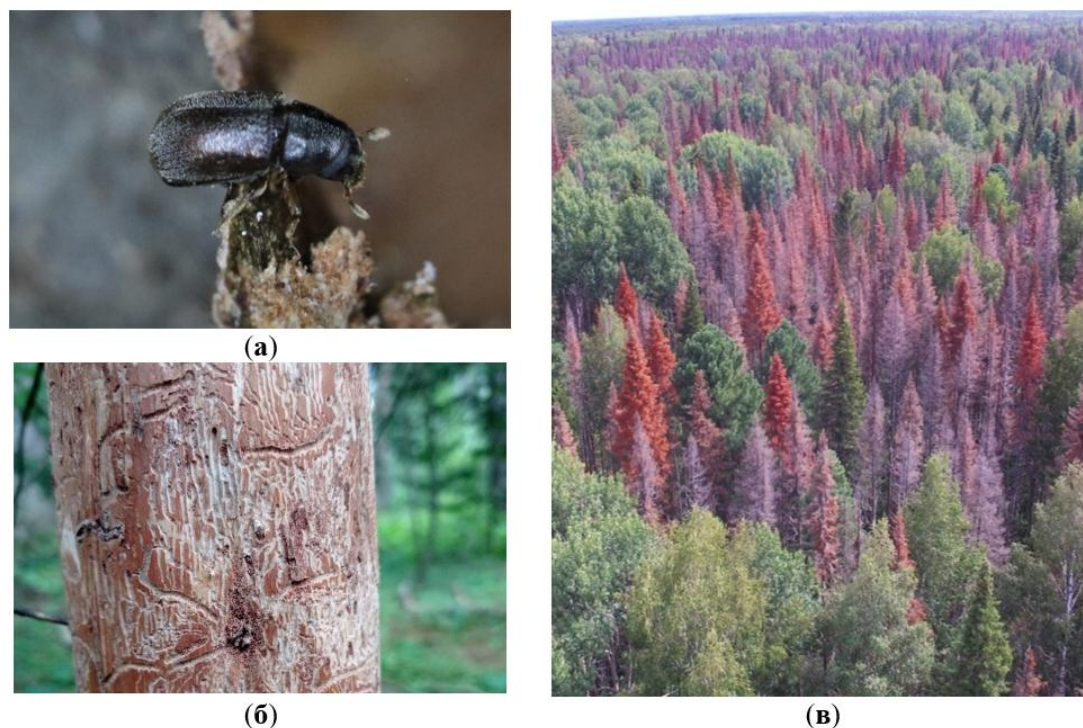


Рисунок 3.2. Уссурийский полиграф *P. proximus*:

(а) имаго на пихте сибирской, Томская область, 2021 г.;

(б) маточные и личиночные ходы с куколочными камерами на стволе *A. sibirica*, Томская область, 2021 г.; (в) очаг *P. proximus* в темнохвойном лесу у пос. Парбиг, Томская область, июль 2017 г. (Фото: И.А. Керчев)

уссурийского полиграфа является елово-пихтовая тайга, начинающаяся с высоты 700–800 м над ур. м., реже *P. proximus* встречается в елово-кедровых и кедрово-еловых насаждениях с примесью пихты и поднимается до высот в 1300–1400 м над ур. м. (Куренцов, 1950; Криволуцкая, 1958; 1973; 1996). В горных районах вид встречается на высотах от 300 до 1490 м над уровнем моря (Керчев, 2014)., а на Сахалине и Курилах – встречается вплоть до прибрежных древостоев (Krivolutskaya, 1973).

В первичном ареале является неагрессивным флэофагом, питающимся преимущественно на хвойных деревьях рода *Abies* Mill. Однако периодически вспышки массового размножения отмечаются и в естественном ареале в Японии (Tokuda et al., 2008; Takagi et al., 2018; 2021).

С конца 2000-х гг. *P. proximus* впервые был обнаружен в искусственных посадках интродуцированных пихт в европейской части России, а в последующем было установлено обширное расселение по естественным пихтарникам Сибири, где он вызывает массовую гибель новой кормовой породы – пихты сибирской *A. sibirica* (Baranchikov et al., 2011).

Важным фактором при выборе дерева-хозяина является его размер: несмотря на редкие случаи заселения молодых пихт диаметром от 3 см, жук явно предпочитает достаточно крупные деревья (средний диаметр заселенных стволов – около 20 см) (Керчев, 2014).

Жизненный цикл и репродуктивное поведение.

В естественных условиях *P. proximus* имеет два поколения в год. Лёт первого поколения происходит в мае–июле, второго – в августе–сентябре (Керчев, 2014). Жуки зимуют под корой, выдерживая морозы до $-37,3^{\circ}\text{C}$. В Западной Сибири *P. proximus* – один из первых короедов, начинающих лёт весной (при температуре выше $+15^{\circ}\text{C}$). Вид проявляет бивольтинность, но второе поколение часто не успевает завершить развитие из-за климатических условий (Криволицкая, 1958; Кривец, 2012; Керчев, 2014).

Репродуктивное поведение вида имеет ряд особенностей. Несмотря на то, что ранее исследователи предполагали полигамный состав семьи из-за наличия двух маточных ходов (Yamaguchi, 1963; Кривец, 2012), дальнейшие наблюдения показали, что семья у *P. proximus* моногамна (Керчев, 2014). Наблюдения японских исследователей в его первичном ареале подтвердили это и уточнили, что инициирование поселений как правило происходит самцами (Köbayashi & Takagi, 2020).

При образовании семьи самец прогрызает входное отверстие в коре и привлекает самку феромонами (Viklund et al., 2022). После формирования пары самка прокладывает одно- или двусторонний маточный ход, где откладывает в среднем 45 яиц (Керчев, 2014; Takei et al., 2021).

Как указывалось в предыдущих исследованиях (Керчев, 2013) помимо системы галерей, сформированных парой самца и самки дополнительные

ходы создаются свободными самками, пытающимися проникнуть в уже занятую брачную камеру. Эти ходы короткие, без яйцевых камер, и напоминают минирные, образуемые при дополнительном питании. Последующие исследования в первичном ареале показали, что при вскрытии галерей через некоторое время после заселения до 70,4% не содержат самцов, а 26,6% – самок, что свидетельствует о способности жуков к повторному заселению (Kōbayashi & Takagi, 2020). Однако вопрос о возможности родительским поколением жуков создавать дополнительные кладки после первоначального размножения остался открытым (Takagi & Yamanaka, 2024). При этом, учитывая особенности полового аппарата самки, а именно наличие сперматеки, можно предположить, что для повторного втачивания и откладки яиц ей не требуется обязательное повторное оплодотворение (рисунок 3.3).

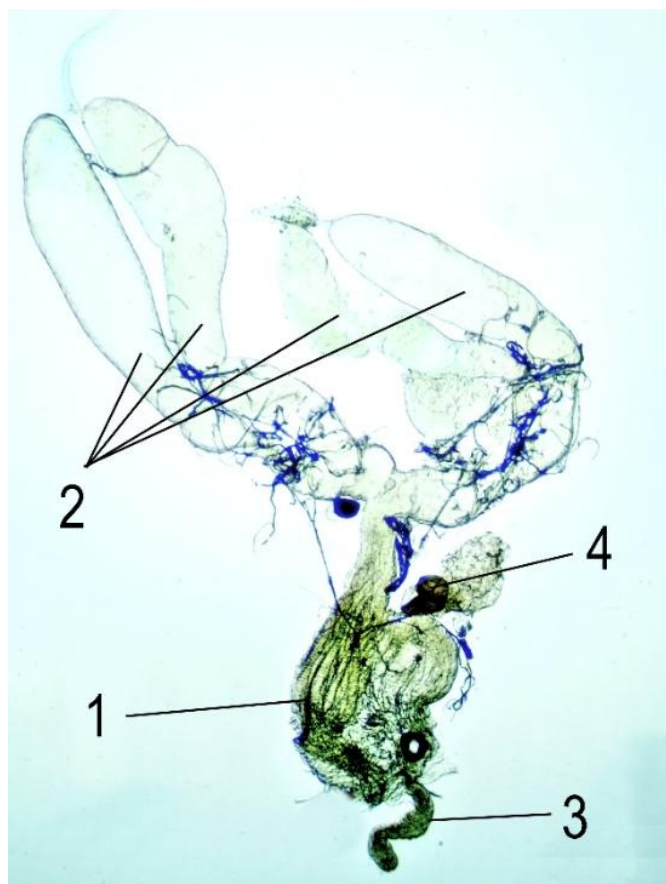


Рисунок 3.3. Половая система самки уссурийского полиграфа: 1 – влагалище, 2 – яйцевые трубки (панаического типа), 3 – придаточная железа, 4 – сперматека

Наблюдения в городских посадках пихты, удаленных от естественных насаждений на несколько километров в г. Томске, показали, что жуки легко преодолевают расстояние в несколько километров (Керчев, 2014). Дальнейшие эксперименты, основанные на подходе выпуска и повторного отлова жуков подтвердили это наблюдение. Так было показано, что жуки способны преодолевать в поисках кормового дерева до 1500 м, тогда как модельные расчеты указывают на потенциальную возможность полетов на 3–5 км (Demidko et al., 2024). При этом количество заселенных деревьев экспоненциально уменьшается с увеличением расстояния от места выпуска. Любопытно, что направление ветра не оказывает значительного влияния на расселение, что противоречит данным по другим видам короедов (Demidko et al., 2024). При этом среднее расстояние разлета жуков в очагах при условии достаточного количества пихты в насаждении вероятнее всего, как это было установлено при картировании заселения деревьев, составляет в среднем около 60 м (Керчев, 2017) что будет подробнее изложено в Главе 4.

Колонизации деревьев *P. proximus* также способствуют его симбиотические взаимосвязи с офиостомовыми грибами (Пашенова и др. 2012), проникшими в Сибирь вместе с жуком и способными развиваться на тех же неспецифичных видах деревьев (Баранчиков, 2010).

Самка откладывает яйца в специальные камеры, выгрызаемые в стенках маточного хода, их средняя плодовитость около 45 яиц. Личинки питаются лубом, тщательно заделывая свои ходы буровой мукой, что, вероятно, служит защитой от хищников (Подробнее о взаимодействии с энтомопатогенами и социальном иммунитете см. Глава 5). Полный цикл развития (от яйца до взрослого жука) занимает около 50 дней (Керчев, 2013).

P. proximus демонстрирует высокую экологическую пластичность, что позволяет ему успешно осваивать новые территории. Моногамный состав семьи, сложная система коммуникации и эффективная стратегия размножения способствуют его устойчивому распространению в новых регионах.

Связь с кормовыми породами.

Уссурийского полиграфа можно охарактеризовать как классический пример олигофага с выраженной специализацией к растениям рода *Abies* (рисунок 3.4).

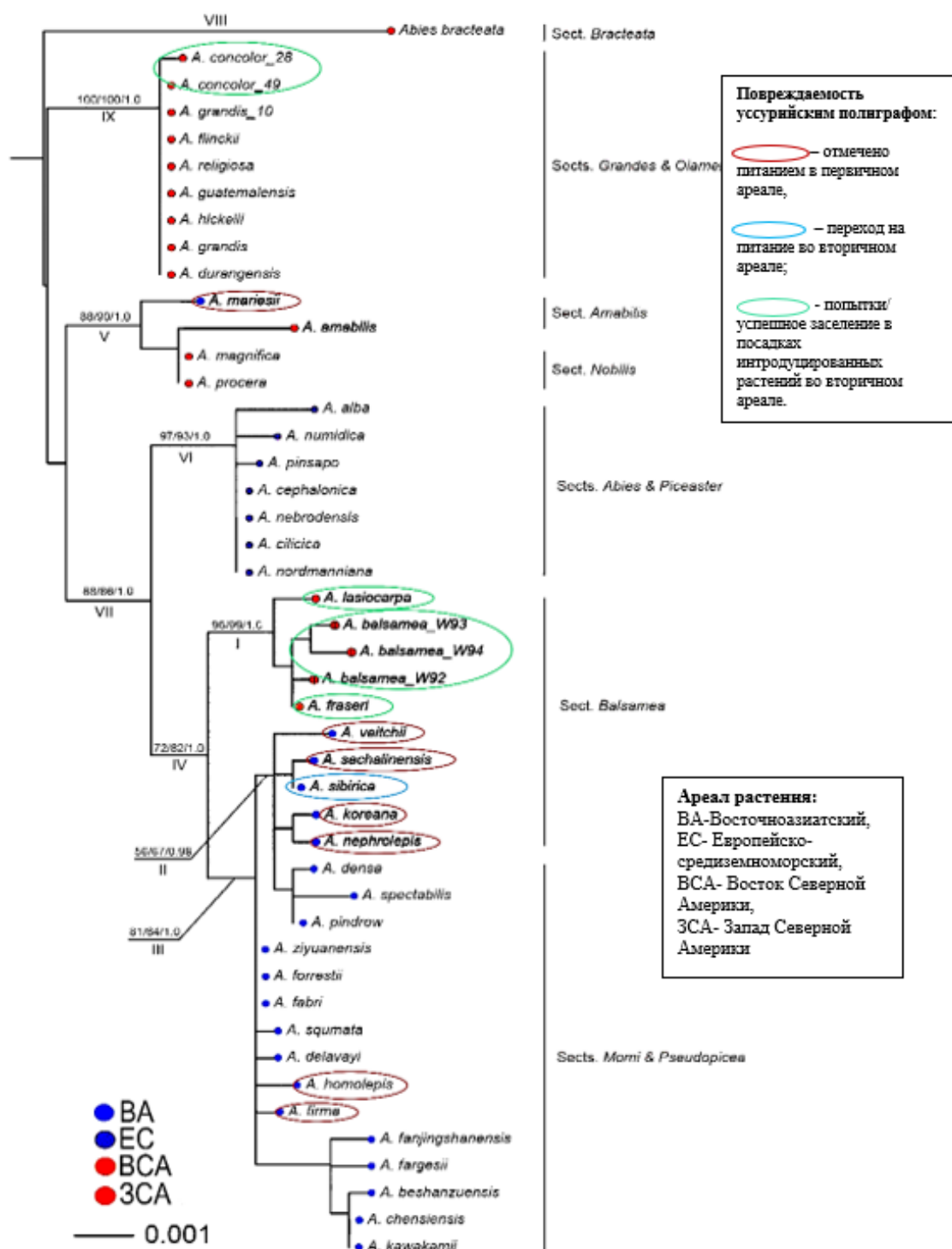


Рисунок. 3.4. Филогенетическая структура рода *Abies* mill. по объединенным хлоропластным регионам rpl16, rps12-rpl20 и trnT-F (Xiang et al., 2015 с изменениями)

Многолетние исследования в различных частях его ареала выявили сложную систему пищевых предпочтений, где филогенетическая близость растений-хозяев играет важную, но не исключительную роль. Основу пищевого спектра *P. proximus* составляют восемь видов пихт. В первичном ареале это: *Abies firma* (пихта твёрдая), *A. holophylla* (пихта цельнолистная), *A. homolepis* (пихта равночешуйчатая), *A. mariesii* (пихта Мариса), *A. nephrolepis* (пихта белокорая), *A. sachalinensis* (пихта сахалинская) и *A. veitchii* (пихта Вича); в регионе инвазии короед освоил единственный в этом регионе, но обладающий самым большим ареалом вид – *A. sibirica* (Криволуцкая, 1958; Nobuchi, 1966; Керчев, 2014; Takagi, 2022; 2023).

По литературным данным анализ трофических предпочтений короеда в разных частях первичного ареала выявил существенные межпопуляционные различия.

Например, японские популяции короеда в фазе депрессии демонстрируют явное предпочтение *A. veitchii*, тогда как *A. firma* является наименее предпочтительной (Takagi, 2024). При повышении плотности популяции до вспышечного состояния спектр заселяемых видов заметно расширяется, включая менее предпочитаемые в нормальных условиях виды (Tokuda et al., 2008).

При рассмотрении филогенетического древа рода пихта можно отметить, что наиболее интенсивному заселению подвергаются виды из секции *Balsamea* (рисунок 3.4).

Особый интерес представляет процесс адаптации *P. proximus* к новым кормовым объектам в ходе инвазии. В Сибири вид успешно перешел на питание *A. sibirica*, что вероятнее всего объясняется филогенетической близостью этого вида к дальневосточным пихтам из секции *Balsamea* (Керчев, 2014). В Московской области *P. proximus* давал локальные очаги массового размножения в искусственных насаждениях двух основных представителей этой секции: *A. sibirica* и *A. balsamea* (Чилахсаева, 2008). Выбор инвайдером именно этих видов деревьев в качестве новых кормовых объектов

закономерен, поскольку они филогенетически близки к *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis*, относясь к той же секции, что подтверждается анализом ITS-регионов (Xiang et al., 2015).

В ботанических коллекциях ГБС РАН им. Н.В. Цицина отмечены значительные повреждения североамериканских видов пихт: *A. lasiocarpa* (= *A. arizonica*), *A. balsamea*, *A. fraseri*, а также восточноазиатской *A. veitchii* (Серая и др., 2014). В то же время европейские виды *A. alba* и *A. nordmanniana* остались неповрежденными, что подтверждает значение филогенетического фактора в выборе хозяина.

Трофические предпочтения уссурийского полиграфа с помощью полевых наблюдений и экспериментов оценивались среди четырех аллопатрических видов *Abies* из трех секций, но произрастающих по обе стороны пролива Цугару (линия Блакистона) в Японии. В результате было установлено, что *A. sachalinensis*, единственный вид, произрастающий к северу от пролива (на Хоккайдо), подвергалась меньшему заселению, чем пихта Вича (*A. veitchii*) – как на Хоккайдо, так и на Хонсю; жуки также чаще атаковали пихту твёрдую *A. firma* (секция *Momi*), чем *A. sachalinensis* (секция *Balsamea*). Хотя пихта равночешуйчатая (*A. homolepis*) тоже принадлежит к секции *Momi*, *A. firma* и *A. veitchii* подвергались более интенсивному заселению (Takagi, 2024). Таким образом, это указывает на отсутствие у *P. proximus* узкой специализации к отдельным видам пихт в пределах первичного ареала.

В единичных случаях отмечалось заселение *P. proximus* на хвойных деревьях родов: *Picea* (ель), *Pinus* (сосна), *Larix* (лиственница), *Tsuga* (тсуга) (Таблица 3.1).

Такие случаи характерны для трех основных ситуаций: 1) крайне высокой численности популяции вредителя; 2) дефицита основных кормовых видов; 3) ослабленного состояния потенциальных деревьев-хозяев.

Таблица 3.1. Виды деревьев, для которых отмечены трофические связи с *P. proximus*.

Семейство	Род	Вид – растение Хозяин	Ареал совместного обитания
Pinaceae	<i>Abies</i> Mill.	¹ <i>A. nephrolepis</i> Maxim.	Приморский край, Япония
		² <i>A. holophylla</i> Maxim.	Приморский край
		¹ <i>A. mariesii</i> Mast.	Япония
		¹ <i>A. firma</i> Sieb. et Zucc.	Япония
		² <i>A. sachalinensis</i> Mast.	Сахалин
		³ <i>A. homolepis</i> Sieb et Zucc.	Япония (Хонсю, Сикоку)
		³ <i>A. veitchii</i> Lindl.	Япония (Хонсю, Сикоку)
		⁶ <i>A. sibirica</i> Ledeb.	Сибирь, Московская область
		⁶ <i>A. balsamea</i> Mill.	Московская область
		<i>A. lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.	Московская область
		<i>A. fraseri</i> (Pursh) Poir., 1817	Московская область
		<i>A. concolor</i> (Gordon) Lindl. ex Hildebr. (1861)	**Сибирь (Томская обл. ст. Кедр)
	<i>Picea</i> A. Dietr.	¹ <i>P. jezoensis</i> Carr.	Япония (Хоккайдо)
		³ <i>P. glehnii</i> Mast.	Япония
		⁴ <i>P. abies</i> Karst.	Ленинградская область
		** <i>P. obovata</i> Ledeb.	Сибирь
	<i>Pinus</i> L.	¹ <i>P. densiflora</i> Sieb. et Zucc.	Приморский край
		³ <i>P. koraiensis</i> Sieb. et Zucc.	Приморский край
		** <i>P. sibirica</i> Du Tour	Сибирь
		** <i>P. sylvestris</i> L.	Сибирь
	<i>Larix</i> Mill.	¹ <i>Larix gmelinii</i> Kuzen.	Япония (Хоккайдо)
		* <i>L. sibirica</i> Ledeb.	Сибирь
	<i>Tsuga</i> Carr.	³ <i>T. sieboldii</i> Carr.	Япония
Cupressaceae	<i>Cryptomeria</i> D. Don	⁵ <i>C. japonica</i> D. Don	Япония

¹Yoshinao Nijima, ²Г. О Криволуцкая, ³Akira Nobuchi, ⁴М. Ю. Мандельштам, ⁵Eckehard G. Bockerhoff, ⁶Е.А. Чиласхаева. ⁷Л.Г. Серая * Виды, проверенные в лабораторных условиях в качестве кормовых растений, ** подтвержденные полевыми наблюдениями.

Так, например, ранее было показано, что в Сибири в условиях высокой численности вредителя отмечены единичные поселения *P. proximus* на: *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris* (Керчев, 2012).

Важными факторами выбора растения-хозяина, помимо его видовой принадлежности, являются: размер дерева, хотя при высокой численности популяции возможны исключения); физиологическое состояние (первично

заселяются ослабленные деревья, при массовых размножениях – здоровые); фаза популяции жука (в период собственно вспышки спектр заселяемых видов расширяется).

Трофическая стратегия *P. proximus* сочетает выраженную специализацию к роду *Abies* со значительной пластичностью, позволяющей виду осваивать новые виды пихт в процессе инвазии; расширять спектр хозяев при изменении условий; использовать альтернативные кормовые объекты в экстремальных ситуациях. Эта особенность играет ключевую роль в его успешном распространении за пределы естественного ареала (подробнее в Главе 6).

3.2.3. Инвазионный статус и пути расселения

Уссурийский полиграф представляет собой классический пример успешной и масштабной инвазии стволового вредителя в пределах одного континента. Его проникновение в Сибирь и последующая экспансия, начавшаяся по всем признакам значительно раньше союзного короеда. В итоге на данный момент мы имеем обширный массив данных о его распространении, что наглядно демонстрирует охват подавляющей части ареала его новой кормовой породы, а также пристальное внимание со стороны инициативных исследователей и профильных организаций: (Чилахсаева, 2008; Баранчиков, Кривец, 2010; Baranchikov et al., 2010; Gninenko et al., 2010; Баранчиков и др., 2011; 2013; 2020; Керчев, Кривец, 2011; Акулов, Мандельштам, 2012; Тараскин, 2013; Керчев, 2014; Кривец и др., 2014; 2019; Серая и др., 2014; 2015; Ефременко, Демидко, 2019; Bystrov, Antonov, 2019; Дедюхин, Титова, 2021; Керчев и др., 2022; Бисирова и др., 2023; Кобзарь и др., 2023). В том числе истории распространения вредителя в разных регионах России посвящен ряд обзоров (Уссурийский полиграф..., 2015; Кривец и др., 2015; 2018; Chilakhsaeva et al., 2019; Кривец и др., 2019; Soldatov et al., 2019),

а также отмечено проникновение в приграничные северо-восточные территории Республики Казахстан (Kirichenko et al., 2024).

Среди всех литературных упоминаний обнаружения уссурийского полиграфа вне его естественного ареала, пожалуй, самая ранняя, в Ленинградской области в 1981 г., изначально была интерпретирована как результат непреднамеренного завоза этого вида (Мандельштам, Поповичев, 2000). Однако, по последним данным, вид исключён из фауны региона как ошибочно указанный (Мандельштам, Селиховкин, 2020), поэтому к настоящему моменту Ленинградская область уже не рассматривается в составе его инвазионного ареала (Кривец и др., 2024).

Как инвазионный вид для России *P. proximus* впервые был отмечен в 2006 г. в поврежденных им искусственных насаждениях пихты сибирской и североамериканской пихты бальзамической *A. balsamea* в центральной части Московской области (Чилахсаева, 2008), позднее выявлен и в других районах.

В Томской области *P. proximus* впервые был случайно обнаружен в 2008 г. в ловушках при испытании различных феромонных смесей для мониторинга местных видов короедов в лесах Томского р-на. К настоящему времени в результате многолетних исследований полиграф найден во всех муниципальных районах и лесничествах области за исключением самого северного – Александровского р-на.

Наиболее широко инвайдер расселился в южной части области – в Бакчарском, Зырянском, Первомайском, Тегульдетском, Томском районах (Кривец и др., 2015; 2024). Здесь выявлены многочисленные локальные очаги массового размножения вредителя и погибшие от него древостои в эксплуатационных лесах. Усыхание пихты наблюдалось и на особо охраняемых территориях регионального значения (в Калтайском, Ларинском, Поскоевском, Томском, Южнотаежном государственных заказниках, Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета), в искусственных насаждениях населенных пунктов (г. Томск, с. Кривошеино).

Ареал *P. proximus* в Томской области охватывает территорию от границы подтайги с лесостепью на юге до среднетаежной подзоны таежной зоны Западно-Сибирской равнины на севере.

В Красноярском крае *P. proximus* впервые идентифицирован в 2009 г. в Боготольском и Козульском районах, на территории одноименных лесничеств. За прошедшее время число муниципальных районов, в которых фиксируется вредитель, увеличилось до 34 (из 44 районов края), число лесничеств – до 40 (из 62 лесничеств), а площадь поврежденных насаждений с 1,9 тыс. га до 561,8 тыс. га. Чужеродный короед расселился от южной до восточной и западной границы края по всем равнинным и предгорным лесам с участием пихты и активно продвигается в северном направлении (Полиграф уссурийский продолжает распространение..., 2022). Региональный ареал охватывает лесные районы таежной зоны (Нижнеангарский, Среднесибирский плоскогорный, Западно-Сибирский южно-таежный равнинный), Среднесибирский подтаежно-лесостепной район лесостепной зоны, Алтае-Саянский горно-таежный и Алтае-Саянский горно-лесостепной районы Южносибирской горной лесорастительной зоны.

Крупный очаг уссурийского полиграфа образовался на территории ООПТ федерального значения – национального парка “Красноярские Столбы”, в котором пихтовые древостои повреждены к настоящему времени на площади более 26 тыс. га (55% от всей лесной территории резервата) (Полиграф уссурийский – главный фактор..., 2022).

В Кемеровской области уссурийский полиграф впервые был отмечен в 2010 г. в Тисульском р-не (Гниненко, Клюкин, 2011). К настоящему времени уссурийский полиграф найден в 17 муниципальных районах – на территории 19 лесничеств лесного фонда, в государственном природном заповеднике “Кузнецкий Алатау” и Шорском национальном парке. В Горной Шории поднимается до верхней границы произрастания пихты (гора Мустаг в окрестностях пос. Шерегеш, 1490 м над ур. м.) (Керчев, 2014). На данный момент короед встречается во всех представленных на территории области

лесных районах и лесорастительных зонах (Западно-Сибирском южно-таежном равнинном районе таежной зоны, Западно-Сибирском подтаежно-лесостепном районе лесостепной зоны, Алтае-Саянском горно-таежном районе Южно-Сибирской горной зоны).

В Новосибирской области, бо́льшая часть которой относится к лесостепной зоне, уссурийский полиграф встречается фрагментарно. На землях лесного фонда он регистрируется с 2011–2012 гг. – на северо-востоке, в южно-таежных темнохвойных лесах Колыванского р-на, и на юго-востоке, в Тогучинском и Маслянинском районах, в осиново-пихтово-березовых (черневых) лесах низкогорий Салаирского кряжа. Полиграф проник также в искусственные пихтовые насаждения населенных пунктов, прилегающих лесостепных районов – Мошковского (пос. Мошково) и Новосибирского (г. Новосибирск), встречается в коллекционных посадках пихты сибирской в Центральном Сибирском ботаническом саду СО РАН – особо охраняемой территории федерального значения.

В Алтайском крае *P. proximus* впервые зарегистрирован в 2012 г., уже в действующих на тот момент очагах массового размножения. В настоящее время распространился на территории 16 муниципальных районов, 9 лесничеств восточной, юго-восточной и южной части края, относящихся к Алтае-Саянскому горно-таежному району. Встречается в черневых лесах Салаирского кряжа, предгорных, низкогорных и среднегорных лесах Алтая с различным участием пихты в составе древостоев. Также чужеродный вид обнаружен, на самом юге Алтайского края в Тигирецком государственном природном заповеднике, у государственной границы с Казахстаном, на части территорий Краснощековского, Змеиногорского, Третьяковского, Курьинского и Чарышского районов. Встречается здесь локально на протяжении всего лесного пояса, от реликтовой черневой тайги с преобладанием осиново-пихтовых высокотравных лесов до кедрово-пихтовых редколесий.

В Республике Алтай полиграф с 2011 г. регистрируется в северо-восточной Прителецкой части региона, на территории 3 муниципальных районов и соответствующих лесничеств. Массово заселяет пихту в горно-черневом высотном поясе. Реже встречается в горно-таежном поясе, до верхней границы произрастания пихты (водораздел р. Иогач и Левый Самыш. Также *P. proximus* найден в пихтовых насаждениях населенных пунктов: пос. Турочак; пос. Артыбаш; г. Горно-Алтайск и в прилегающей к Телецкому озеру части Алтайского государственного биосферного заповедника в Турочакском р-не (окрестности с. Яйлю). В связи с труднодоступностью для наземных обследований горных территорий распространение уссурийского полиграфа в Республике Алтай изучено недостаточно.

В Республике Хакасия первые находки уссурийского полиграфа датируются 2013 г. (Баранчиков и др., 2013). Он встречается в низкогорьях Кузнецкого Алатау, на территории 3-х муниципальных районов и 4-х лесничеств, относящихся по лесорастительному районированию к Алтае-Саянскому горно-таежному району Южно-Сибирской горной зоны. Северная и западная точка обнаружения *P. proximus* в Хакасии находится, на самой границе Республики с Тисульским р-ном Кемеровской области.

В Европейской части России после первой находки уссурийского полиграфа на территории Москвы в искусственных посадках интродуцентов вид не обнаруживался на протяжении нескольких лет, пока не был зарегистрирован новый локальный очаг размножения в 2012–2014 гг. в коллекции Главного ботанического сада РАН (Серая и др., 2014). В коллекционных посадках короед заселил, а также атаковал 11 разных видов рода *Abies* Mill., и особенно сильные повреждения нанёс пихте сибирской. Очаг был ликвидирован с использованием химических средств защиты растений (Серая и др., 2014; 2015). Возникновение нового очага в 2018 г. в дендропарке Бирюлево в Москве подтверждает, что *P. proximus* остается постоянным компонентом биоты мегаполиса, по-видимому, сохраняясь на елях.

Следующим регионом обнаружения *P. proximus* стала Иркутская область. Здесь он был впервые обнаружен в 2017 г. в Южном Прибайкалье, в предгорьях северного макросклона хребта Хамар-Дабан, близ пос. Утулик Слюдянского района (ФГБУ “ВНИИКР”. О результатах 5-летних исследований..., 2017; Быстров и др., 2019; Bystrov, Antonov, 2019). На территории региона сформировался быстро растущий очаг инвазионного вредителя с массовой гибелью пихты сибирской, общая площадь которого по данным государственного лесопатологического мониторинга в 2022 г. составляла 1655, 3 га (Балданова, Титов, 2023). В 2022 г. еще одно местонахождение *P. proximus* в Слюдянском р-не установлено в лесных массивах рекреационного экопарка “Озера на Снежной” и его окрестностях (Кобзарь и др., 2023).

В Удмуртской Республике *P. proximus* впервые был обнаружен в 2019 г. (Дедюхин и Титова, 2021) в 4-х муниципальных районах, а к 2022 г уже в 9 районах центральной и южной части Республики. Локальные очаги инвазионного короеда были зарегистрированы на землях лесного фонда; в пригородных и городских лесах Ижевска; на особо охраняемой территории федерального значения “Нечкинский национальный парк”.

В этом же 2019 г. уссурийский полиграф был найден также на северо-востоке Республики Татарстан, на границе с Алнашским р-ном Удмуртии, что может указывать на источник проникновения. Очаг короеда возник на площади 4,4 га в Агрызском участковом лесничестве. Установленная карантинная фитосанитарная зона по уссурийскому полиграфу была упразднена в 2022 г., в связи с ликвидацией очага и отсутствием карантинного объекта в течение 2-х лет подряд (В Республике Татарстан..., 2022). При этом территория Республики остается в составе вторичного ареала полиграфа из-за реальной опасности его повторного расселения из сопредельных районов Удмуртии.

В Республике Бурятия поисковые исследования, проведенные в 2014 г. сотрудниками ИМКЭС СО РАН на Хамар-Дабане, в Бабушкинском

лесничестве и Байкальском государственном природном заповеднике, не выявили присутствие полиграфа, что, по-видимому, было обусловлено крайне низкой его численностью в регионе или полным отсутствием на тот момент. По устному сообщению, сотрудника заповедника Н.А. Беловой первые признаки его проникновения в пихтовые леса ООПТ были замечены в 2020 г.

Специально организованные исследования в 2021 г. позволили подтвердить начавшуюся экспансию *P. proximus* в темнохвойную тайгу Бурятии (Kerchev et al., 2023). В результате осмотра большого количества ослабленных и ветровальных деревьев уссурийский полиграф был найден в 3-х точках бурятской части Хамар-Дабана (рисунок 3.5): на склоне г. Мамай (в



Рисунок 3.5. Карта трансект и находок колоний ФФББ в темнохвойных лесах Хамар-Дабана

60 км от первой находки в Утулике Иркутской области); в долине р. Осиновка Мишихинская; самая высокая точка – 1030 м над ур. м. на склоне долины р. Большой Мамай.

В данных насаждениях чужеродный вид имеет еще разреженную популяцию. Встречаемость вида составила на ветровальных и буреломных деревьях 2%, на стоячих 1%, что является очень низким значением.

Разница популяционных показателей (таблица 3.2) и заселение короедом стоячих деревьев указывает на недавнее проникновение вида и стремительные темпы роста его численности.

Таблица 3.2. Демографические показатели уссурийского полиграфа на объектах мониторинга в пихтовых лесах Хамар-Дабана (приведены медианные значения)

Трансекта /год гибели дерева	Показатели					
	Встречаем ость, количество деревьев, % от общего отпада	Плотнос ть поселен ия на дереве, семей/д м ²	Продукция, шт./дм ² боковой поверхност и ствола	Энерги я размно -жения	Средняя плодови -тость, яиц / самку, шт.	средняя длина маточных ходов в семье, см
Берег реки Большой Мамай / 2020	1%	1	44	22	75 45–81	6,5 4,5–7,5
Склон горы Мамай/ 2021	2%	2,5 1,5–4,2	33 24–50	6,6	71 46–91	4,8 2–10,6
р. Осиновка Мишихинская (буферная зона Байкальского заповедника)/ 2021	0,5%	0,1	1,4 0,8–2	26	53,3 31–72	6,1 2,5–8,6

При количественных учетах, несмотря на малые объемы выборок, в целом, можно сделать вывод, что они все же отражают состояние популяции *P. proximus* и указывают на тренды динамики его распространения и роста численности.

При этом стоит отметить, что самое старое буреломное дерево на берегу реки Большой Мамай с единичными следами ходов уссурийского полиграфа было заселено короедом за год до обследования. Обнаруженные на этом же

маршруте буреломное дерево, заселенное в 2021 г., было уже полностью отработано уссурийским полиграфом.

В Пермском крае уссурийский полиграф впервые выявлен в 2022 г., в поврежденных им городских лесах г. Перми и 5 лесничествах, а к 2023 г. его распространение было подтверждено уже в 6 муниципальных образованиях и 7 лесничествах. Инвазией полиграфа охвачена территория Прикамья от Чусовского лесничества на севере (среднеуральский таежный лесной район Европейской части РФ) до Чайковского лесничества на юге (район хвойно-широколиственных лесов).

В 2023 г. было также подтверждено наличие уссурийского полиграфа в Республике Башкортостан. Инженер-лесопатолог Российского центра защиты леса А.А. Мещериков в июле 2022 г. наблюдал недалеко от железнодорожной станции в пос. Инзер Белорецкого р-на на востоке Башкирии сильное усыхание лесного массива пихты, которое он предположительно связал с уссурийским полиграфом. Работавшие в очаге по этому сигналу лесопатологи республиканского центра защиты леса определили вредителя как пушистого полиграфа (*P. poligraphus*). Проведенное в 2023 г. специалистами Инзерского лесничества детальное обследование насаждений выявило типичные признаки повреждения деревьев уссурийским полиграфом, а определение систематической принадлежности вредителя энтомологами ИМКЭС СО РАН И.А. Керчевым и С.А. Кривец подтвердило предположение об инвазии *P. proximus* в еще один регион России. Уссурийский полиграф найден в Башкирском Предуралье (южноуральский лесостепной лесной район), на территории Инзерского участкового лесничества и в Ямаштинском лесничестве Южно-Уральского государственного природного заповедника.

В 2022 г. впервые установлено проникновение *P. proximus* на особо охраняемую природную территорию федерального значения “Национальный парк “Таганай”, расположенный в Челябинской области, в северной части средневысотных горных хребтов восточного макросклона Южного Урала, где пихта является одной из основных лесообразующих пород и произрастает в

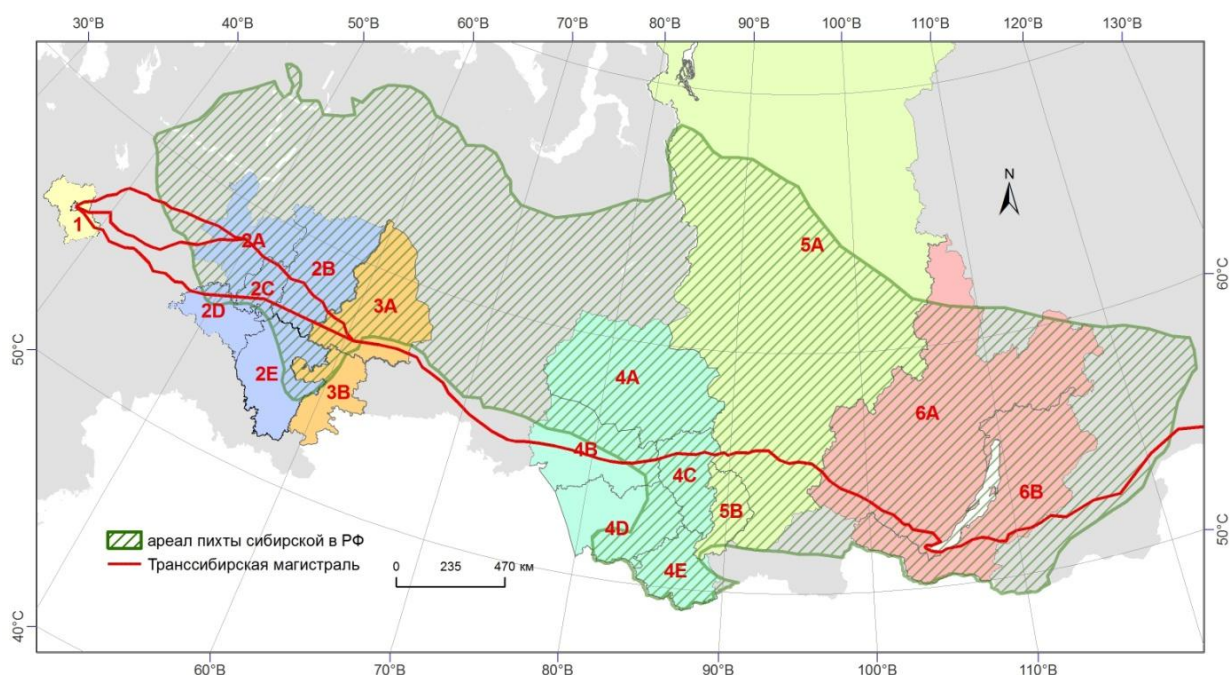
составе пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов. Систематическая принадлежность короеда была определена энтомологами Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН. Проведенные в 2023 г. исследования выявили уссурийского полиграфа в Юрминском, Таганайском, Шумгинском и Чернореченском лесничествах национального парка, на высоте от 428 до 906 м над ур. м.

Уссурийский полиграф найден в насаждениях разного породного состава, с участием пихты в составе древостоев от единичных деревьев до 70% и средним возрастом от 70 до 140 лет. Наиболее часто встречался в южной части национального парка, где образовал локальные очаги массового размножения с сильным усыханием пихтовых древостоев.

В 2023 г. официально признана инвазия уссурийского полиграфа на территории Кировской области (Лесопатологи филиала ..., 2023; на территории г. Кирова..., 2023). Усыхание пихты с признаками повреждения, типичными для *P. proximus*, наблюдалось в 2022 г. в черте г. Кирова на площади 6,8 га. Ослабление насаждения произошло из-за воздействия ураганных ветров в 2019 г. и засушливого лета в 2021–2022 гг., что способствовало образованию локального очага массового размножения стволового вредителя, который сначала был определен как пальцеходный лубоед *Xylechinus pilosus* (Ratzeburg, 1837) (Уссурийский полиграф не обнаружен..., 2022). Достоверная идентификация чужеродного вредителя в 2023 г. стала возможна благодаря контактам лесопатологов Нижегородского филиала ФГУ “Рослесозащита” и энтомологов ИМКЭС СО РАН.

В 2023 г. массовое повреждение пихты уссурийским полиграфом в Челябинской области обнаружено также в окрестностях г. Нязепетровска. В этом же году *P. proximus* найден на Среднем Урале, в Свердловской области: в лесах близ г. Нижние Серги и в природном парке “Оленьи Ручьи”. В Екатеринбурге, в Ботаническом саду Уральского отделения РАН, полиграф повредил коллекционные посадки пихты сибирской и пихты сахалинской *A. sachalinensis*.

Таким образом согласно последним данным, в пределах естественного произрастания пихты сибирской на территории Российской Федерации инвазионный ареал уссурийского полиграфа охватывает восточную часть Приволжского федерального округа, часть Уральского федерального округа и часть Сибирского федерального округа от Приобья до Байкала (рисунок 3.6).



1. Московский кластер. 2. Приволжский кластер (2А – Кировская область, 2В – Пермский край, 2С – Удмуртская Республика, 2D – Республика Татарстан, 2Е – Республика Башкортостан). 3. Уральский кластер (3А – Свердловская область, 3В – Челябинская область). 4. Приобский кластер (4А – Томская область, 4В – Новосибирская область, 4С – Кемеровская область, 4D – Алтайский край, 4Е – Республика Алтай). 5. Енисейский кластер (5А – Красноярский край, 5В – Республика Хакасия). 6. Байкальский кластер (6А – Иркутская область, 6В – Республика Бурятия)

Рисунок 3.6. Структура современного вторичного ареала уссурийского полиграфа в России: (по: Кривец и др., 2024)

За пределами естественного распространения *A. sibirica* существует изолированная популяция *P. proximus* в Центральном федеральном округе (Кривец и др., 2024).

Расположение большинства регионов инвазии связано с Транссибирской железнодорожной магистралью, что позволяет считать ее основным путем для антропогенного заноса *P. proximus* с лесоматериалами из восточных районов страны (Баранчиков и др., 2014).

Наибольшие площади поражения пихтовых лесов приходятся на крупные сибирские кластеры – Приобский и Енисейский, которые расположены в срединной части ареала пихты сибирской с самыми большими площадями, занятыми этой древесной породой. Данные территории характеризуются широким распространением уссурийского полиграфа, ранним формированием очагов его массового размножения в таежных экосистемах, начиная с середины первого десятилетия XXI века, и наибольшими масштабами усыхания пихтовых лесов (Кривец и др., 2018). Установленный к настоящему времени вторичный ареал уссурийского полиграфа охватывает 18 субъектов Российской Федерации и значительную часть ареала пихты сибирской (рисунок 3.6). Общий неоареал *P. proximus*, с учетом наличия московского эксклава, занимает территорию от 59° с. ш. на севере до 50° с. ш. на юге и от 36° в. д. на западе до 105° в. д. на востоке. Существование долготного разрыва ареала полиграфа к востоку от Урала до Приобья, в Тюменской и Омской областях, по-видимому, объясняется отсутствием исследований в этих регионах (Кривец и др., 2024).

Таким образом, инвазия *P. proximus* в России демонстрирует модель многоочаговой, ступенчатой экспансии, движущей силой которой является сочетание антропогенного заноса по основным транспортным артериям (Транссиб) и последующего естественного расселения в условиях обширной кормовой базы (пихта сибирская) и благоприятного климатического тренда (Керчев и др., 2017). Сформировавшиеся географические кластеры различаются времени становления, источникам инвазии и интенсивности процесса, что создаёт уникальную возможность для сравнительного изучения разных фаз инвазионного цикла. Полученное пространственное отображение распространения вредителя выдвинуть ключевые гипотезы о происхождении

кластеров, которые могут быть верифицированы с помощью анализа генетической структуры его популяций.

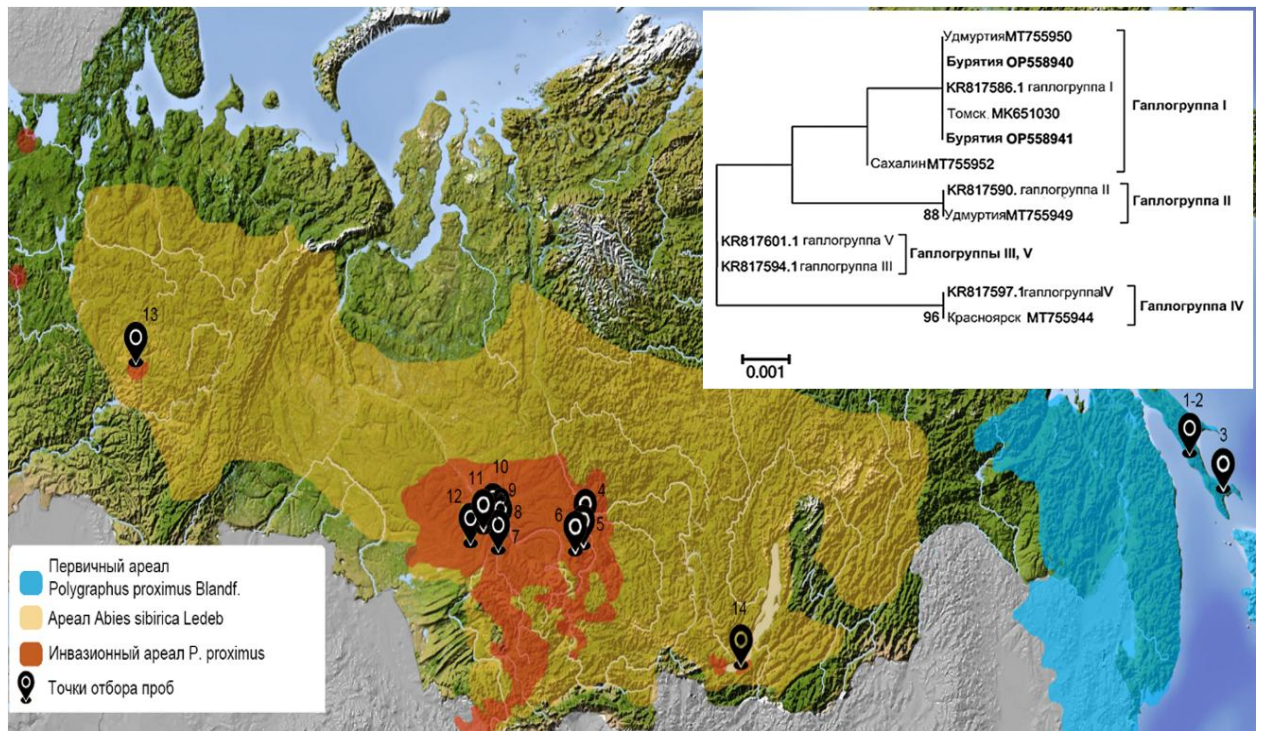
3.2.4. Генетическая структура популяций уссурийского полиграфа в первичном и вторичном ареалах

Дендрохронологические исследования указывают на проникновение *P. proximus* в леса Красноярского края в 1970-е гг. (Баранчиков и др., 2014). В Томской области, также по данным дендрохронологии, вид появился приблизительно в середине 1990-х (Демидко, 2014), а на южное побережье Байкала он ориентировочно проник в 2005-2006 гг. (Ефременко, Демидко, 2019).

Ранее для уссурийского полиграфа было установлено отсутствие перекрывающейся изменчивости между популяциями в Западной и Восточной Сибири, что указывает на факт независимого завоза *P. proximus* в эти регионы из двух разрозненных популяций в первичном ареале на Дальнем Востоке. При этом наиболее вероятным регионом-донором инвазии является Хабаровский край (Kononov et al., 2016). Расположение большинства регионов, охваченных инвазией, связано с Транссибирской железнодорожной магистралью, что позволяет считать ее основным путем для антропогенного заноса вредителя с лесоматериалами из восточных районов страны. Дальнейшее его распространение на сопредельные территории и внутри регионов происходит по местным транспортным коридорам и в процессе естественного расселения взрослых жуков.

С момента проведения первого, наиболее полного анализа генетической структуры популяций уссурийского полиграфа (Kononov et al., 2016), отмечено его проникновение в новые регионы (Baranchikov et al., 2020; Kerchev et al., 2023), где, судя по результатам генетического анализа, в результате ступенчатой инвазии регионом-донором уже становятся популяции вторичного ареала. Так, например, после обнаружения *P. proximus*

в Удмуртии, с помощью анализа жуков из этого региона нами была показана генетическая идентичность (рисунок 3.7) этой популяции с западносибирской (Bykov et al., 2020; Kerchev et al., 2023).



Районы: 1 - Томаринский-1; 2 - Томаринский-2; 3 - Южно-Сахалинск (Сахалинская обл.); 4 - Большемуртинский р-н; 5 - Емельяновское лесничество; 6 - Козульское лесничество (Красноярский край); 7 - Томский р-н; 8 - Кривошеинский р-н; 9 - Молчановский р-н; 10 - Верхнекетский р-н; 11 - Чаинский р-н; 12 - Бакчарский р-н (Томская обл.); 13 - Малопургинский р-н (Удмуртия) (Bykov и др., 2020); 14 – Бурятия. На врезке 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)

Рисунок 3.7. Карта естественного и инвазионного ареалов *P. proximus* и ареала *A. sibirica* с указанием мест отбора проб

Еще одним примером служит обнаружение небольшой популяции *P. proximus* в 2021 г. при повторных обследованиях пихтовых лесов Хамар-Дабана (Республика Бурятия) (Kerchev et al., 2023). Филогенетический анализ показал, что эта популяция, вероятно, продвигающаяся с западного побережья

Байкала (Иркутской области), также берет свое начало в Западной Сибири. Полученные результаты свидетельствуют о важной роли действующих очагов вредителя вдоль железнодорожных магистралей Томской и Кемеровской областей в качестве «вторичных регионов-доноров» для ступенчатой инвазии как в западном, так и в восточном направлениях.

Популяционные показатели *P. proximus* во всех точках обнаружения на Хамар-Дабане на момент обследования свидетельствовали о неполной реализации видом возможностей по освоению пригодного кормового субстрата, что, вероятно, связано с его недавним проникновением в этот регион. Значения продукции (см. таблицу 1, подглава 3.1.3) были близки к максимальным для вида (Кривец и др., 2018), а плотность поселения ниже средних значений, что указывает на нахождение популяции в начальной фазе нарастания численности. Разрозненность находок, низкие значения встречаемости даже на необратимо-ослабленных деревьях, при очень высоких значениях энергии размножения указывают на диффузный характер его расселения. Таким образом, при существующих темпах роста численности и наличии благоприятных погодных условий можно прогнозировать формирование обширных очагов массового размножения вредителя в этом регионе уже в ближайшем десятилетии (Kerchev et al., 2023).

Таким образом, сформировавшиеся инвазионные кластеры при общей причине образования – случайном заносе по Транссибу и последующей ступенчатой инвазии – обладают особенностями, обусловленными характером кормовой базы, временем проникновения и источниками формирования. В западносибирском (Приобском) кластере роль первичного региона-реципиента инвазии и остальных регионов, в которых популяции имеют сходный набор гаплотипов, вероятнее всего, сыграла Кемеровская область, расположенная ближе всех к Транссибирской магистрали. В восточносибирском (Енисейском) кластере, популяции которого принадлежат к другой генетической группе (Konoov, 2016), первичным регионом-

реципиентом и донором для Хакасии, вероятнее всего, можно считать Красноярский край.

Обнаружение уссурийского полиграфа в регионах с разной, даже незначительной, площадью пихтовых лесов позволяет предположить дальнейшее расширение его ареала на запад и север европейской части России – на части территорий Нижегородской области, республик Марий Эл и Коми, в пихтовые насаждения Вологодской области и Республики Чувашия. В Уральском федеральном округе возможно продвижение границы ареала уссурийского полиграфа на север в Ханты-Мансийский автономный округ, в Сибири – на восток Иркутской области и Республики Бурятия. Из-за наличия очагов массового размножения можно прогнозировать увеличение площадей региональных ареалов во всех административных субъектах Приволжского кластера, в Свердловской и Челябинской областях Уральского кластера.

3.3. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872)

3.3.1. Обзор рода *Ips* De Geer, 1775: таксономия и экологическая характеристика

Триба Iprini, к которой относится род *Ips*, насчитывает около 230 видов (Kirkendall et al., 2015). В Палеарктике род представлен 52 видами, из которых на хвойных породах семейства Pinaceae питаются представители четырех родов: *Ips*, *Orthotomicus*, *Pityogenes* и *Pityokteines* (Cognato, 2015).

Филогенетическое обособление рода, связанное с переходом предков на питание хвойными, произошло около 45 млн л. н. в Эоцене (Jordal & Cognato, 2012). Представители рода – типичные флоэфаги с полигамной (реже моногамной) системой спаривания, характеризующиеся развитой феромонной коммуникацией и способностью к агрессивной колонизации ослабленных, а

при высокой численности – и жизнеспособных деревьев (Wood, 1982; Furniss, 2007).

Экономическое значение рода чрезвычайно велико. Такие виды, как *I. typographus* в Евразии и *I. pini* в Северной Америке, являются основными факторами усыхания еловых и сосновых лесов, формируя масштабные вспышки массового размножения (Schroeder & Lindelöw, 2002; Cognato, 2015). Успешность их инвазий во многом предопределена тесными симбиотическими связями с фитопатогенными грибами родов *Grosmannia* и *Ophiostoma*, что превращает вторжение отдельного вида жука в ко-инвазию целого симбиотического комплекса (Krokene & Solheim, 1996; Six, 2012).

Для ипидофауны Российской Федерации согласно списку, представленному М.Ю. Мандельштамом (2013), характерны 7 видов рода *Ips*:

1. *acuminatus* (Gyllenhal, 1827) - вершинный короед
2. *amitinus* (Eichhoff, 1871) - союзный короед, многоходый короед
3. *subelongatus* (Motschulsky, 1860) - большой лиственничный короед, продолговатый короед
= *I. fallax* Eggers, 1915
= *I. shinanoensis* Yano, 1924
4. *duplicatus* (Sahlberg, 1836) - короед двойник
5. *sexdentatus* (Boerner, 1767) - шестизубый короед, стенограф
6. *typographus* (Linnaeus, 1758) - короед-типограф
7. *hauseri* Reitter, 1894 - горный киргизский короед
= *I. ussuriensis* Reitter, 1913 (рисунок 3.8).

Среди перечисленных видов нахождение *I. hauseri* на территории Российской Федерации под сомнением. Этот вид трофически связан с тьяншаньской елью (*Picea schrenkiana*), а ареал охватывает горные хвойные леса Казахстана, северо-запада Китая, Киргизии и Таджикистана (Старк, 1952; Костин, 1973).

I. acuminatus*I. sexdentatus**I. duplicatus**I. typographus**I. amitinus**I. subelongatus*

Рисунок 3.8. Представители рода *Ips* De Geer, 1775, обитающие на территории Российской Федерации (фото: И.А. Керчев)

Большинство видов имеют широкие трансконтинентальные ареалы, демонстрируя выраженную трофическую пластичность в рамках семейства Pinaceae. Это проявляется в способности заселять разные роды деревьев (например, *I. sexdentatus* развивается на сосне, ели и кедре) и в географическом замещении близких видов (например, *I. subelongatus* в Сибири и *I. cembrae* в Европе), что является ключевой адаптацией, повышающей инвазионный потенциал (Старк, 1952; Wood, 1982).

В качестве модельного объекта для изучения инвазии микроценозов в данной работе избран союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872). Этот вид, исторически считавшийся второстепенным, в последние десятилетия демонстрирует стремительную экспансию в Северной Европе и, как будет показано ниже, преодолел значительное расстояние проникнув в Сибирь, где полной мере реализовал свой инвазионный потенциал (Økland et al., 2019).

3.3.2. Биология союзного короеда *Ips amitinus*

В систематике *I. amitinus* исторически выделяли два подвида – *I. amitinus helveticus* и *I. amitinus montanus* (Jeger et al., 2017). Однако современные исследования ставят под сомнение обоснованность такого разделения. Еще Schedl (1932) отмечал их синонимичность. Комплексные исследования, включавшие морфометрический, этологический, химический и молекулярно-генетический анализ, не выявили существенных различий между этими формами, что в конечном счете стало основанием для сведения их в синонимы (Stauffer & Zuber, 1998).

Морфология имаго содержит ряд специфических диагностических признаков. Взрослые жуки длиной 3,5–4,5 мм имеют характерную цилиндрическую форму тела и темно-коричневую до черной окраску (рисунок 3.9).

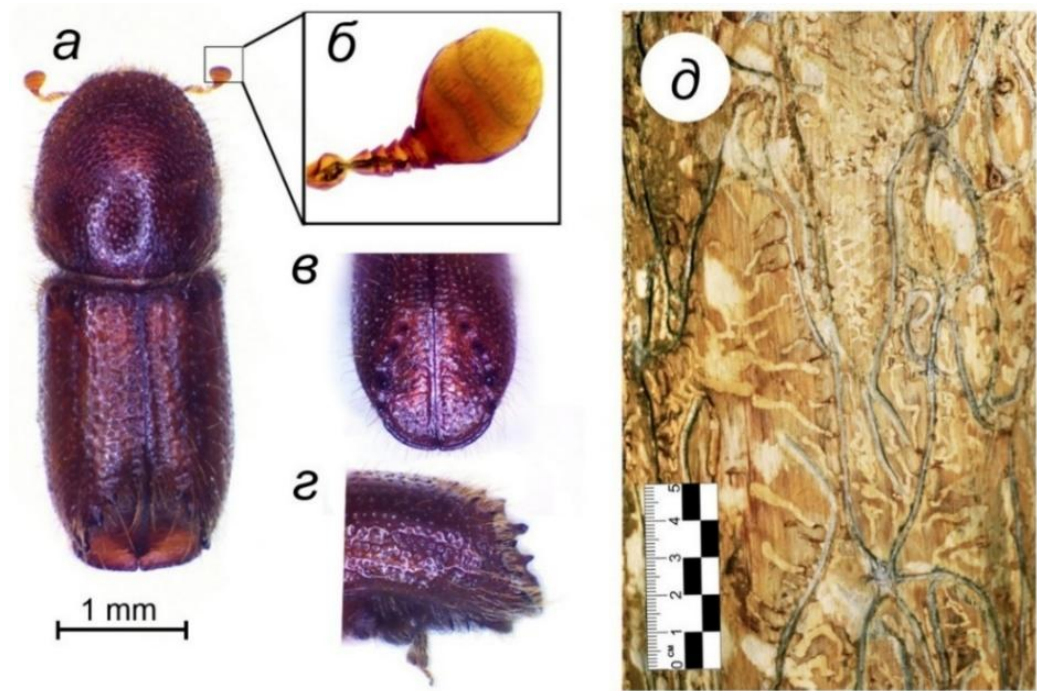


Рисунок 3.9. *Ips amitinus* (Eichh.): *a* – общий вид жука; *б* – строение усика; *в* – скат надкрылий сверху; *г* – скат надкрылий в профиль; *д* – галереи под корой кедра сибирского (Керчев и др., 2019)

Учитывая морфологическое сходство с близкородственными видами, такими как *I. typographus* и *I. cembrae*, для точной видовой идентификации требуется особое внимание (Stauffer, 1997). Важными морфологическими признаками для их разделения являются особенности строения швов булавы усиков, микроскульптура надкрылий, структура щитка и форма зубцов на скате надкрылий (Balachowsky, 1949). Также информативным является количество маточных ходов, отходящих от галерей: если у *I. typographus* насчитывается 1–3 ответвления на семейную систему, то у *I. amitinus* их количество варьирует в пределах 3–7.

Союзный короед обычно встречается в горах Центральной Европы на высоте 1000 м над уровнем моря (в Австрии, Бельгии, Боснии и Герцеговине, Болгарии, Хорватии, Чехии, Эстонии, Финляндии, континентальной Франции, Германии, Швейцарии, Венгрии, Испании, Альпийской Италии, Латвии, Македонии, Польше, Румынии, России (Калининград и ряд Северо-Западных регионов европейской части), Словакии и на Украине (Карпаты).

Связь с кормовыми породами.

В северных районах Европы два наиболее важных хозяина *I. amitinus* – это ель обыкновенная (*Picea abies*) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Таким образом, в отличие от *P. proximus*, у союзного короеда несмотря на менее узкую специализацию, спектр кормовых пород, на которых он регистрировался, существенно уже и охватывает преимущественно роды *Picea* и *Pinus* (таблица 3.3).

Таблица 3.3. Виды растений – хозяев союзного короеда из сем. Pinaceae в нативном и вторичном ареалах известные на 2022 г.

Род	Вид – растения хозяина	Регион	Местообитания
<i>Picea</i> Dietr.	<i>P. abies</i> (L.) Karst.	Европа	Естественные леса
	<i>P. omorica</i> (Panč.) Purk.	Европа	Естественные леса
	<i>P. obovata</i> Ledeb.	Западная Сибирь	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. pungens</i> Engelm.	Европа	Только искусственные насаждения
	<i>P. orientalis</i> (L.) Peterm. ²		Естественные леса
<i>Pinus</i> L.	<i>P. peuce</i> Griseb.	Европа	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. heldreichii</i> Christ	Европа	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. cembra</i> L.	Европа	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. sibirica</i> Du Tour	Западная Сибирь	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. pumila</i> (Pall.) Regel	Западная Сибирь	Только искусственные насаждения
	<i>P. strobus</i> L. ¹	Европа	Только искусственные насаждения
	<i>P. koraiensis</i> Sieb. et Zucc.	Западная Сибирь	Только искусственные насаждения
	<i>P. mugo</i> Turra	Европа Западная Сибирь	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. sylvestris</i> L.	Европа Западная Сибирь	Естественные леса и искусственные насаждения
	<i>P. contorta</i> Douglas ³	Европа	Только искусственные насаждения
<i>Larix</i> Mill.	<i>L. decidua</i> Mill.	Европа	Естественные леса
<i>Abies</i> Mill.	<i>A. alba</i> Mill.	Европа	Естественные леса

Примечание: данные из личных сообщений: ¹M. Knizek, ²Ya. Aksu, ³G. Isacsson.

В центральных холмистых районах короед этого вида нападает и на другие виды рода *Pinus*, такие как кедр европейский (*Pinus cembra*) и сосна горная (*Pinus mugo*). Галереи также были обнаружены в пихте белой (*Abies alba*) и лиственнице (*Larix decidua*) (Jeger et al., 2017), но данные об успешности развития на этих породах отсутствуют.

Биология и экология *I. amitinus*.

Общая характеристика биологии и экологии *I. amitinus* довольно подробно представлена в работах европейских энтомологов (Chararas, 1962; Bakke, 1968; Jurs & Voјović, 2006; Holuša et al., 2012; Økland & Skarpaas, 2008). Взрослые особи зимуют под корой или в лесной подстилке, а весной мигрируют в поисках новых растений-хозяев. Экспериментальные исследования с использованием установок «flight mill» показали, что *I. amitinus* способен к продолжительным перелетам (до 4 часов), что превышает аналогичные показатели у *I. typographus* и *I. sexdentatus* – близкородственных видов, способных преодолевать расстояния в десятки километров (Forsse, 1989; Jactel and Gaillard, 1991).

Типичной стратегией заселения является атака ослабленных или поваленных деревьев (например, после пожаров или засух), однако при высокой численности популяции возможны нападения на здоровые деревья. Характерной особенностью является преимущественное заселение верхних частей стволов. Хотя вид демонстрирует предпочтение молодым деревьям, зафиксированы случаи вспышек численности в 70–80-летних насаждениях в Словении (Jurs и Voјović, 2006).

Первыми на деревья прибывают самцы, выделяющие агрегационные феромоны (смесь ипсенола, ипсидиенола и амитинола) (Francke et al., 1980), которые привлекают особей обоих полов. К каждому самцу присоединяется от 1 до 7 самок. От центральной брачной камеры в лубе самки прокладывают ходы, первоначально радиально (формируя характерную звездчатую структуру), а затем параллельно волокнам флоэмы. Яйца откладываются в специальные ниши по бокам ходов, а вылупившиеся личинки прокладывают

индивидуальные личиночные ходы, заканчивающиеся куколочными камерами. Полный цикл развития включает окукливание в лубяном слое, где молодые имаго остаются на протяжении нескольких недель, завершая развитие.

Фенология вида варьирует вдоль высотного градиента: в Центральной Европе наблюдается бивольтинность (два поколения в год) на высотах ниже 600 м, тогда как в высокогорных районах жизненный цикл становится моновольтинным. Данные из первичного ареала указывали на приуроченность вида к высокогорьям (>1400 м во Франции, 1270 м в Словении), однако последующие исследования выявили его распространение на высотах от 290 до 1000 м в Чехии и Польше (Holuša et al., 2012).

Важным аспектом биологии вида является симбиоз с офиостоматоидными грибами (включая виды родов *Ophiostoma* и *Grosmannia*), которые вызывают окрашивание древесины и могут способствовать гибели деревьев (Kirisits, 2004; Repe et al., 2013). Эти грибные ассоциации играют существенную роль в успешном заселении деревьев.

История экспансии в Европе.

Естественный ареал вида простирается от Нидерландов до Турции (Knížek, 2011). В XX и начале XXI веков произошло быстрое расширение ареала *I. amitinus* в Северную Европу (Økland et al., 2019; Mandelshtam, Selikhovkin, 2020; Mandelshtam et al., 2020). Первые задокументированные находки вида в Эстонии датируются 1900 г. (Mikutowicz, 1905; Leius, 1939; Zolk, 1932). В последующие десятилетия наблюдалось постепенное продвижение на север: к концу 1930-х гг. вид заселил всю территорию Эстонии (Zolk, 1935; Leius, 1939; Musolin et al., 2022), а в 1951 г. был зарегистрирован в южной Финляндии (район Туусула) (Nuorteva, 1955; Koronen, 1980).

Экспансия вида в Финляндии продолжалась стремительными темпами (Koronen, 1980). Уже к 1968 г. *I. amitinus* достиг северо-восточных районов страны (граница с национальным парком Паанаярви) (Muona, 1986), хотя в

1960 г. в этом регионе, вероятно, еще отсутствовал (Hansen, 1960). В 2012 г. малый еловый короед проник в северную Швецию, предположительно из Финляндии, и продолжает продвигаться в южном направлении (Lindelöw, 2013).

На территории России первая находка датируется 1920 г. (Брянская область) (Старк, 1926; Mandelshtam, 1999). Новые места обитания включают Ленинградскую область (Зеленогорск на Карельском перешейке, 1976), хотя ожидалось более раннее появление вида в этом регионе (Mandelshtam, 1999; Voolma et al., 2004). К 1980-м гг. *I. amitinus* уже широко распространился в Карелии. Если исследования Титовой (1959) не выявили вид в этом регионе, то Яковлев и др. (1986) сообщили о его находках в южной (Олонец, Лоймола) и центральной Карелии (Волома). В 1989 г. вид достиг Мурманской области (Кандалакшский заповедник) (Мозолевская, Шарапа, 1996; Voolma et al., 2004), а в 2011 г. был зарегистрирован в заповеднике Пасвик (Мелькефосс) на границе с Норвегией (Щербаков и др., 2013). Самая восточная точка обнаружения в Европе - поселок Пинега в Архангельской области (2013 г.), где жуков собирали на сосновых бревнах, а не на елях (Мандельштам, Мусолин, 2016; Økland et al., 2019). В 2000 г. вид отмечен в Пудожье (восточнее Онежского озера) (Voolma et al., 2004), что свидетельствует о продолжающейся экспансии короеда не только на север, но и на восток.

Природные преграды (например, Ладожское озеро) существенно ограничивают расселение вида. Лишь в 2007 г. *I. amitinus* был обнаружен на острове Валаам, причем исключительно в лесной гавани на привозных бревнах (Mandelshtam, 1999; Mandelshtam, Khairtdinov, 2017).

В Западную Сибирь вид проник относительно недавно, переключившись на нового хозяина — сибирскую сосну (*Pinus sibirica*) (рисунок 3.10).

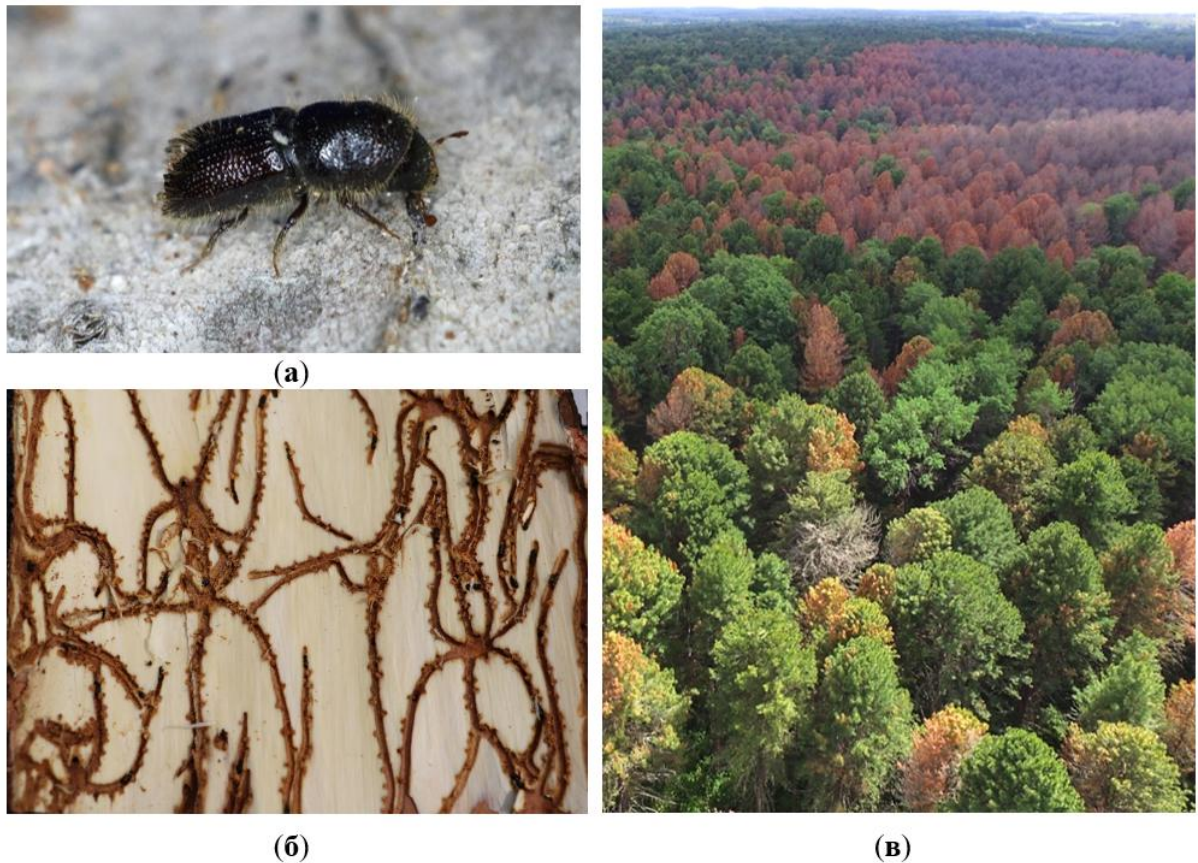


Рисунок 3.10. Союзный короед *Ips amitinus*: (а) взрослый жук на ветке кедра сибирского (*Pinus sibirica*), Томская область, 2021 г.; (б) ходы под корой кедра сибирского, Томская область, 2021 г.; (в) очаг размножения в кедровом лесу близ посёлка Лучаново, Томская область, июнь 2020 г. (Фото: И.А. Керчев.)

Достоверное отсутствие вида в Томской области фиксировалось вплоть до 2012 г. (Керчев и др., 2019). Первые признаки поражения деревьев отмечены в 2014 г. в приграничных районах Кемеровской и Томской областей (Керчев и др., 2019; Скороходов, 2017; Кривец, 2020).

Резкий рост популяции в 2016–2017 гг. был связан с вспышкой численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) и благоприятными погодными условиями, что привело к появлению большого количества ослабленных и поваленных деревьев (Керчев и др., 2019; Kerchev, Krivets, 2021). К моменту официальной регистрации в 2019 г. жук уже перешел на здоровые деревья и начал заселять нетронутые шелкопрядом древостои (Kerchev & Krivets, 2021).

Площадь очагов союзного короеда к 2019 г. составила 237 га в Томской и 1033 га в Кемеровской областях, а к концу 2020 г. достигла 1207,5 и 1232,4 га соответственно. Вторичный ареал в настоящее время охватывает три области (Томскую, Кемеровскую и Новосибирскую) на общей площади 31,2 тыс. км² (Керчев и др., 2021).

В Западной Сибири зафиксирована исключительно высокая плотность заселения – медианное значение 2,7 (до 20,0) брачных камер на дм² коры *P. sibirica* (Керчев и др., 2020), что в 10 раз превышает показатели отмечаемых на еловых ловчих деревьях в Чехии (Holuša et al., 2012).

Лёт начинается в мае-июне. Самцы начинают делать входные отверстия в ослабленных, увядших или поврежденных негативными погодными условиями деревьях и вырабатывают феромоны (Francke et al. 1980). Новое поколение появляется с июня по август, в зависимости от географической широты и высоты. Иногда появляются сестринские поколения. На более низких высотах может быть два поколения в год (Holuša et al., 2012). Они проводят зиму в мертвых стволах или в лесной подстилке.

Вид вторичен. Он колонизирует в основном ослабленных хозяев. При благоприятных погодных и трофических условиях он может стать причиной усыхания, особенно на плантациях (Mihalciuc et al., 2001; Knižek 2001). Поскольку *I. amitinus* в основном появляется на больших высотах, его экономическое влияние на насаждения ограничено. Он часто появляется вместе с видом *I. typographus* и в случае их кооперации при заселении дерева вероятность увядания дерева-хозяина значительно увеличивается. Этот вид находился в европейском карантинном списке A2 с 1981 г. (ОЕПП/ЕРРО, 1981). Он был исключен из списка A2 некоторое время назад из-за малой вероятности причинения большого экономического ущерба на территории подведомственной ЕРРО (Jeger et al., 2017).

Наращение численности *I. amitinus* отмечалось в 2002–2003 гг. в альпийском регионе Словении в северной части Словень-Градец на высотах 1270–1500 м над ур. м., где встречаются насаждения ели европейской в

возрасте от 70 до 80 лет. Высокий уровень повреждения ели (увядшие кроны, отваливающаяся кора) и усыхание всего дерева наблюдались 18.IV.2003 г. на площади около 25 га.

В преддверии этой вспышки численности короеда в регионе были зарегистрированы обильные снегопады, а также экстремальная засуха и жаркая погода в летний период. Основные участки усыхания ели находились вблизи зоны, подвергшейся снеговому выжиманию (8.XII.2002 г., площадь поражения 150 га). В местах усыхания ели почва была маломощной, а почвенный субстрат местами залегал непосредственно под корнями, что указывает на нарушение корневой системы в результате морозного пучения (Jurc, Vojović, 2004).

3.3.3. Пространственно-временные аспекты проникновения и экспансии *I. amitinus* в темнохвойные экосистемы Сибири и его инвазионный статус

Союзный короед *I. amitinus* как представитель фауны центральноевропейских горных хвойных лесов, к настоящему времени широко распространившийся во многих странах Европы (Cognato, 2015), до сих пор редко упоминался как вредоносный вид. В качестве самостоятельного очага массового размножения *I. amitinus*, из наиболее значимых, до недавнего времени указаны лишь 25 га насаждений сосны кедровой европейской *P. cembra* в альпийском регионе Словении (Jurc & Vojović, 2004). Союзный короед неоднократно обнаруживался карантинными службами на импортируемой древесине и упаковочных материалах в Норвегии (Økland & Skarpaas, 2008), Швеции (Lindelöw, 2013), США и Новой Зеландии (Haack, 2001; Brouckhoff et al., 2006).

В Западной Сибири инвазионные популяции *I. amitinus* характеризуются высокой численностью и вредоносностью. Площадь выявленных очагов его массового размножения составила в 2019 г. 237 га в Томской области и 1033 га в Кемеровской области. Предпринятые меры по ограничению

распространения инвайдера не были эффективными, и экспансия нового вселенца в кедровых лесах региона продолжилась. В конце 2020 г. площадь очагов размножения *I. amitinus* оценивалась уже в 1207,47 га в Томской и 1232,4 га в Кемеровской области, с реальной перспективой дальнейшего увеличения.

Согласно последним данным, союзный короед как чужеродный вид отмечен в Сибири в лесах Томской, Кемеровской и Новосибирской областей. В целом вторичный ареал *I. amitinus* в настоящее время охватывает территорию площадью около 31,2 тыс. км² в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, от подзоны южной тайги до южного предела распространения сомкнутых кедровых лесов на границе подтайги и лесостепи, с общими координатами 55°01'–57°08' северной широты (с. ш.) и 83°17'–86°25' восточной долготы (в. д.).

Местонахождения инвайдера на данной территории, с указанием субъектов Российской Федерации, муниципальных районов, ближайших населенных пунктов, их географических координат и краткой характеристикой местообитаний приведены в Приложении Г.

Следует отметить, что перечисленные местонахождения союзного короеда в Западной Сибири характеризуют лишь выявленные его локалитеты, список которых, несомненно, значительно расширится в ходе дальнейших исследований.

Известно, что чужеродные виды, как правило, обнаруживаются после прохождения ими периода лаг-фазы инвазии, что особенно свойственно короедам (Rassati et al., 2016; Barnouin et al., 2020). Регистрация вида в новом ареале происходит, как правило, в результате случайного отлова в ловушки или при карантинном досмотре, либо уже при нанесении инвазивным видом реального экономического и экологического ущерба (Brockhoff et al., 2006; Орлова-Беньковская, 2016).

Для сибирских лесов это положение нашло подтверждение в отношении уссурийского полиграфа *P. proximus*, ставшего опасным вредителем пихты

сибирской *Abies sibirica* Ledeb. (Баранчиков, Кривец, 2010; Баранчиков и др., 2011). Инвазия союзного короеда – еще один яркий пример запоздалого обнаружения агрессивного чужеродного насекомого-дендрофага.

Инвазионный статус *I. amitinus* в Сибири может быть обоснован совокупностью нескольких критериев, позволяющих отличать чужеродные виды от местных видов (Орлова-Беньковская, 2016), в частности, таких, свойственных союзному короеду, как наличие самовоспроизводящейся популяции вида на территории, на которой он раньше не был отмечен; дизъюнкция ареала; расширение фрагмента ареала, изолированного от его основной части; локальное распространение в районах, примыкающих к инвазионным коридорам; обитание в антропогенных биотопах.

Предположительно, занос чужеродного вредителя имеет антропогенный характер, на что указывает дизъюнкция и скорость расширения его ареала. Расстояние, разделяющее первые находки союзного короеда в Западной Сибири от ранее известных его местообитаний в европейской части России составляет около 2500 км. (Щербаков и др., 2013; Мандельштам, 1999; Керчев и др., 2019). Учитывая расчетную скорость самостоятельного расселения *I. amitinus*, равную в Европе 15–20 км/г. (Koronen, 1980; Økland et al., 2019), на преодоление этого расстояния ему потребовалось бы не менее 150 лет.

Первичными экосистемами-реципиентами в Западной Сибири явились припоселковые кедровники – особый тип антропогенно трансформированных темнохвойных лесов, характеризующихся высокой долей сосны сибирской в составе древостоев, ценные орехоносные леса и генетические резерваты *Pinus sibirica*. Многие припоселковые кедровники выделены в природоохранную категорию региональных памятников природы. Размножению союзного короеда способствовало ослабление припоселковых насаждений в результате многолетнего стихийного орехопромысла, широкого распространения грибных фитопатогенов и воздействия экстремальных погодных явлений (засух, сильных снегопадов), участившихся вследствие изменения климата. В Томской области наиболее интенсивный очаг размножения союзного короеда

с почти полной гибелью древостоя сформировался в 2018 г. в Лучановском припоселковом кедровнике после вспышки численности *D. sibiricus*.

В настоящее время зона наибольшей концентрации находок *I. amitinus* в Западной Сибири охватывает северную часть Кемеровской области и сопредельную территорию юга Томской области (рисунок 3.11).

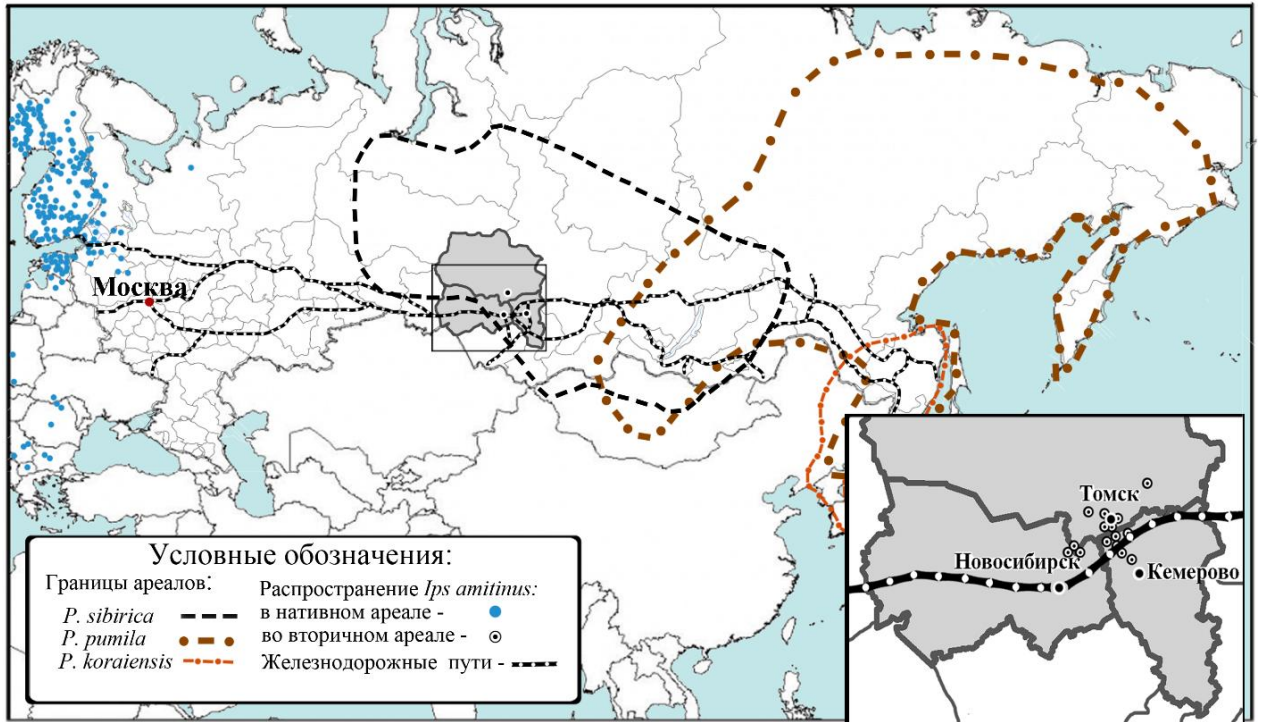


Рисунок 3.11. Местонахождения союзного короеда в Западной Сибири

Обнаружение инвазионных популяций союзного короеда в отрыве от основной зоны их сосредоточения обусловлено разными обстоятельствами. Так, выявление в кедровых лесах Первомайского района Томской области наиболее северной популяции *I. amitinus*, удаленной от Транссиба на 150 км, по-видимому, объясняется недостаточностью актуальной информации о современном распространении инвайдера, что требует проведения дальнейших полевых исследований. Наличие южных “анклавов” союзного короеда в Томской, Кемеровской и Новосибирской областях, на границе лесной зоны и лесостепи, связано с его проникновением в островные кедровые леса на южной границе их ареала в равнинной части Западной Сибири.

Очевидно, что представленные границы распространения вредителя имеют весьма условный характер, так как выявление вида при низкой численности затруднительно. Решению проблемы могло бы помочь оперативное дистанционное обследование лесных насаждений с помощью беспилотных летательных аппаратов, позволяющее выявлять начальное повреждение крон деревьев и проведение мониторинга с использованием специфического феромона *I. amitinus*.

Многочисленные находки союзного короеда на юго-востоке Западной Сибири и существование очагов его массового размножения позволяют констатировать, что чужеродный вид успешно обосновался на новой территории и самостоятельно расселяется в сибирских лесах. По-видимому, границы распространения вида во вторичном ареале уже значительно превосходят приведенные в статье 2021 г. (Керчев и др., 2021). Предпосылкой для дальнейшего распространения в Сибири *I. amitinus* является обширность ареала новой кормовой породы инвайдера – сосны сибирской, занимающей более 40 млн. га в целом, в пределах Сибирского Федерального округа – 28,9 млн га (Бех и др., 2004). Вероятно, что в ближайшее время союзный короед будет обнаружен в темнохвойных лесах соседних регионов (Керчев и др., 2021).

В случае ступенчатой инвазии в потенциальных местообитаниях могут находиться разобщенные, не обнаруживающие себя популяции, проходящие на данный момент этап нарастания численности. В связи с этим для контроля дальнейшего распространения союзного короеда особого внимания требуют кедровые насаждения, ослабленные вследствие пожаров, неблагоприятных погодных явлений и недавней обширной вспышки размножения сибирского шелкопряда.

Выявленная в исследованиях способность чужеродного короеда питаться и давать потомство в Сибири как на *Pinus*, так и на *Picea* подтверждает выводы, обоснованные этологическими экспериментами, скрещиванием, а также молекулярно-генетическим анализом европейских

популяций об отсутствии самостоятельных рас *I. amitinus*, узко связанных с отдельными родами хвойных (Stauffer, Zuber, 1998).

Сосна швейцарская *P. cembra*, обильно заселяемая союзным короедом в Альпах (Fuchs, 1913), в Сибири сменяется близким видом кормового растения – *P. sibirica*. Ель европейская замещается в кормовом спектре *I. amitinus* во вторичном ареале елью сибирской. Такой широко распространенный в Евразии вид как сосна обыкновенная сохраняет статус кормового растения союзного короеда как в первичном, так и во вторичном ареале. Сосна горная в Сибири может служить хозяином для *I. amitinus* в искусственных насаждениях (Kerchev & Krivets, 2021).

В Сибири в естественных кедровых насаждениях на взрослых деревьях *I. amitinus* селится в верхней части кроны с тонкой корой (Керчев и др., 2019), где при отсутствии конкурентов имелась вакантная экологическая ниша. При этом многовершинность крон взрослых деревьев и обилие монопородных кедровых древостоев способствуют быстрому нарастанию численности.

Подобный характер освоения дерева на примере основного растения-хозяина ели европейской наблюдается и в первичном ареале, где *I. amitinus* заселяет среднюю часть кроны и зону средней коры (Zumr, 1984), а также стволы подроста или вершины деревьев над районом поселения *I. typographus* (Jurc & Voјović, 2004). В северо-западной части России *I. amitinus* зафиксирован только на сосне обыкновенной (Mandelstam, 1999; Щербаков и др., 2013), где его численность ограничивается конкуренцией других короедов, например малым сосновым лубоедом *Tomicus minor* (Hartig, 1834).

3.3.4. Генетическая структура популяций союзного короеда *I. amitinus* в первичном ареале и Западно-Сибирском регионе инвазии

В настоящем исследовании впервые проведен сравнительный анализ генетической структуры популяций *I. amitinus* из нативного (Центральная Европа) и инвазионного (Западная Сибирь) ареалов. Целью анализа являлась

Центральной Европе (Словакия, Чехия) и Финляндии (гаплотип из GenBank MZ660823).

Полученные результаты являются прямым молекулярно-генетическим подтверждением ключевых положений рабочей гипотезы диссертации: наличие в сибирской популяции единственного гаплотипа мтДНК при высоком разнообразии в Европе однозначно свидетельствует о мощном эффекте «бутылочного горлышка» и «основателя». Это подтверждает предположение о низком генетическом разнообразии инвайдеров во вторичном ареале и указывает на точечный, вероятно, антропогенный характер инвазии.

Совпадение сибирского гаплотипа с таковым у популяций Северо-Запада России и Финляндии позволяет предположить северный маршрут проникновения. Наиболее вероятным вектором выступает железнодорожный транспорт (Транссибирская магистраль), по которому в Сибирь могли быть завезены лесоматериалы или саженцы из европейской части страны. Это подтверждает гипотезу об антропогенном коридоре инвазии.

Полученные данные наиболее полно соответствуют сценарию «ступенчатой инвазии» из единого источника в Центральной Европе (вероятно, региона с доминированием «инвазивного» гаплотипа, такого как Словакия) через северо-западные регионы России в Сибирь. Альтернативный сценарий множественных независимых заносов из разных частей Европы не находит генетического подтверждения.

Таким образом, генетический анализ *I. amitinus* не только устанавливает факт и путь инвазии, но и раскрывает один из фундаментальных механизмов успешного вторжения – проникновение в новый регион ограниченного генетического пула (митотипа), предварительно адаптированного к условиям северных широт. Это снижает генетическую нагрузку при акклиматизации и может способствовать вспышке численности в новой среде, что наблюдается в кедровниках Западной Сибири.

3.4. Заключение по Главе 3

Проведенная комплексная характеристика двух модельных видов стволовых вредителей – уссурийского полиграфа *P. proximus* и союзного короеда *I. amitinus* – в качестве детерминантов инвазионных микроценозов позволяет сформулировать основные выводы по главе.

Установлено, что проникновение обоих видов в Сибири имеет антропогенную природу, основным путем является Транссибирская железнодорожная магистраль. Это подтверждает ключевую роль транспортных коридоров в транслокации чужеродных организмов и стволовых вредителей, в частности.

Методами генетического анализа (мтДНК) впервые для *I. amitinus* показано и для *P. proximus* подтверждено, 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 *I. amitinus* вероятным источником послужили популяции Северо-Запада России.

Оба вида продемонстрировали высокую трофическую пластичность, успешно переключившись на массовые, филогенетически близкие виды хвойных Сибири: *P. proximus* – с дальневосточных пихт на пихту сибирскую *A. sibirica*, а *I. amitinus* – с европейских елей и сосен на кедр сибирский *P. sibirica*.

Во вторичном ареале оба вида проявляют исключительно высокий репродуктивный потенциал (плотность заселения, плодовитость), что указывает на снятие лимитирующих факторов и, в первую очередь, наличие обширной кормовой базы.

Среди инвариантных черт успешной инвазии стволовых дендрофагов можно выделить: антропогенный занос, эффект основателя, трофический переход на филогенетически близкого хозяина, вспышечная динамика в новых условиях, а также достаточно высокая экологическая пластичность.

Таким образом, представленная характеристика модельных видов подтверждает, что *P. proximus* и *I. amitinus* являются не просто чужеродными видами, а эффективными видами-детерминантами (эдификаторами), чья инвазия по определению является инвазией целостных симбиотических комплексов (микроценозов). Их биолого-экологические особенности предопределили успех собственного вторжения и сформировали запрос на детальный анализ структуры, происхождения и функциональных связей формирующихся вокруг них сообществ. Именно этому – сравнительному изучению состава, стабильности ядра и динамики периферии микроценозов двух модельных видов – и посвящены следующие главы диссертации.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ ВИДОВ-ДЕТЕРМИНАНТОВ ИНВАЗИОННЫХ МИКРОЦЕНОЗОВ

4.1. Введение к Главе 4

Деревья тратят значительные ресурсы на защиту от короедов. Помимо толстой коры, многие хвойные выделяют смолу. Разнообразные компоненты смол влияют на короедов как фитоинсектициды, а также за счет своей адгезивности и вязкости сковывают их движения физически (Miller & Keen, 1960; Smith, 1965; Hodges et al., 1979; Wood, 1982; Byers, 2007). Помимо заноса фитопатогенов (подробнее в Главе 5), гибель дерева вызывается прямым повреждением проводящих тканей, в результате питания имаго и личинок флэзмой и камбием (Wood, 1982). В результате естественных эволюционных процессов агрессивные виды короедов выработали поведенческие механизмы, частично компенсирующие барьеры растения-хозяина. Это достигается за счёт «перегрузки» защитных систем дерева путём массовой атаки особей одного вида. При этом на стадии первых попыток втачивания многие насекомые погибают, что соответствует альтруистическому поведению. Данная стратегия развилась у разных социальных и эусоциальных организмов, так как она способствует распространению "кооперативного гена" не обязательно через собственное размножение (прямая приспособленность), но и через размножение родственников, несущих этот ген (косвенная приспособленность) (Hamilton, 1964).

Как правило, такое нападение происходит в период активного роста, когда дерево находится перед выбором: тратить ресурсы на увеличение фитомассы или синтез вторичных метаболитов токсичных для вредителей, таких как фенолы, терпены и пр. (Lieutier et al., 2004; Krokenen, 2015).

Согласно принципу Олли – оптимальная степень агрегации и плотность популяции зависят от вида и условий: как недостаточная, так и избыточная численность могут ограничивать рост и выживание популяции в целом.

Конечно же, есть и обратная сторона скопления множества особей на одном дереве – агрегация усиливает конкуренцию за ресурсы, но её преимущества перевешивают недостатки (Berryman, 1974). Таким образом, для доведения дерева до гибели и успешного размножения требуется минимальная плотность атакующих жуков.

Межвидовая конкуренция изучена меньше, но предполагается, что разделение ресурсов (выбор определенных видов деревьев или их частей) помогает снизить конкуренцию между видами короедов (Schmitz & Rudinsky, 1968; Miller & Keen, 1960; Paine et al., 1981).

Таким образом, феромоны играют ключевую роль в сложной системе поведенческих и химических механизмов, регулирующих агрегацию особей и минимизацию конкуренции, включающей: 1) феромон-опосредованное избегание перенаселения; 2) оптимальное пространственное распределение ходов с соблюдением минимальных межгалерейных расстояний и 3) факультативную реэмиграцию при достижении критической плотности заселения (Bayers, 2007; Birgersson et al., 1984).

Широкое распространение в подсемействе *Scolytinae* в ходе эволюции также получила акустическая коммуникация, однако у многих, даже агрессивных видов короедов, способных приводить к гибели здоровые деревья, она изучена крайне слабо (Barr, 1969; Lyal, King 1996; Fleming et al., 2013). Согласно последним сообщениям, способность к акустической сигнализации в этой группе известна у более чем 107 видов. Целенаправленные исследования этого способа коммуникации проводились преимущественно среди короедов, дающих периодические вспышки массового размножения в таких родах, как *Dendroctonus*, *Ips* и *Scolytus* (Dobai, 2017). При этом для ряда видов подтверждено участие акустических сигналов в половом отборе, внутригалерейной коммуникации, и регуляции плотности поселения семей.

Настоящая глава посвящена анализу механизмов химической и акустической коммуникации модельных видов доминантов инвазионных

микроценозов, регулирующих их поведение и определяющих успешность их инвазии в новые экосистемы, включая аспекты выживания, репродукции и поддержания симбиотических комплексов.

4.2. Пространственное расселение и стратегия колонизации уссурийского полиграфа

4.2.1. Дальность разлета жуков

Для оценки лётной активности уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford, 1984) в темнохвойных насаждениях использовался метод измерения расстояний между свежезаселёнными и покинутыми деревьями по ортофотоснимкам. Это позволило косвенно определить характер распространения жуков в насаждении.

Состояние деревьев определяли по изменению окраски хвои на ортофотоснимках (Керчев, 2018).

Случайным образом на снимке (рисунок 4.1) для измерения и анализа были



Рисунок 4.1. Методика определения категорий состояния деревьев пихты на ортофотоснимках (Справа: V и VI категории; А – I-III категория состояния; Б – V категория, В – VI категория. Слева: методика измерения расстояний между деревьями V и VI категорий)

выбраны 100 деревьев пихты V категории (свежий сухостой – деревья погибшие в текущем году). Для каждого из них определено расстояние до пяти ближайших деревьев, погибших как минимум на год раньше (VI категория состояния).

В Малиновке доля здоровой пихты составила 71%, отмирающей – 26%, свежего сухостоя – 1,2%, старого – 2,4%. На выбранном участке в Итатке здоровая пихта составила 90 % всей выбранной, доля отмирающих деревьев пихты в насаждении составила 6,8 %, свежий сухостой – 1,2 %, старый сухостой – 2,4 %, соответственно (Керчев, 2018).

Все расчёты основаны на предположении, что жуки заселяют ослабленные деревья, расположенные ближе к месту их развития и зимовки.

Таким образом в результате анализа расстояний между деревьями погибшими в течение двух лет установлены значения расстояния, преодолеваемого жуками уссурийского полиграфа при заселении новых деревьев в насаждении: медиана расстояния составила 58,8 м ($Q_1 = 43,5$ м; $Q_3 = 73,2$ м) (Керчев, 2018).

При нарастании численности (текущий отпад – 4,4%, старый сухостой – 9,1%) большинство жуков расселялись в радиусе ~50 м, и лишь единицы преодолевали >100 м, формируя новые куртины и очаги усыхания. Максимальная зарегистрированная дистанция расселения (Томск) составила 1,6 км в городских насаждениях, обособленных друг от друга (Керчев, 2018).

Проведённые исследования характера распределения заселённых уссурийским полиграфом деревьев в насаждении позволили выявить характерные особенности расселения этого вида в темнохвойных насаждениях. Основная масса жуков демонстрирует ограниченный радиус расселения, в пределах нескольких десятков метров, что отражает их стратегию минимизации энергозатрат через заселение ближайших ослабленных деревьев. Однако отдельные особи способны преодолевать

значительно большие расстояния, о чём свидетельствуют случаи изолированного заселения деревьев в городских посадках, удалённых от основных массивов (Керчев 2014).

Динамика усыхания древостоев находится в прямой зависимости от их качественных характеристик. Такие параметры, как породный состав, возрастная структура и плотность насаждений, определяют пространственное поведение жуков (подробнее в Главе 5). В условиях разреженных или неоднородных насаждений насекомые вынуждены преодолевать значительные расстояния, однако все найденные подходящие деревья-хозяева заселяются ими с высокой плотностью. Это приводит к локальной концентрации популяции до критических значений, что в конечном итоге определяет характер и скорость формирования отдельных куртин усыхания и их последующего слияния в очаги с высоким процентом текущего отпада и хорошо визуально выделяемыми границами фронта очага усыхания.

Полученные данные подчёркивают важность учета пространственной структуры насаждений при прогнозировании развития очагов усыхания. Особое значение приобретает мониторинг изолированно расположенных деревьев, которые могут становиться плацдармами для дальнейшего расселения вредителя.

4.2.2. Выбор локаций для заселения на стволе

Для определения степени агрегации семей использовался метод измерения расстояний от каждой семьи до ближайших к ней 6 других (Поушева, Керчев 2015).

Также для определения влияния плотности поселения на успешность развития семей в нашем исследовании проведен анализ демографических характеристик уссурийского полиграфа на палетках, выпиленных с погибших деревьев пихты из Томской, Новосибирской областей и Республики Алтай. Для

каждой семьи на палетках были определены: количество яйцевых камер, маточных ходов и сумма их длин на одну семью (рисунок 4.2).



Рисунок 4.2. Палетки с модельных деревьев, на которых проводилась оценка влияния агрегации семей на популяционные характеристики уссурийского полиграфа (Фото: И.А. Керчев)

Расстояние от брачной камеры до ближайших поселений в среднем составило $3,69 \pm 1,87$ см ($p < 0,001$; $t=192,4$; $N=9512$). В результате проведенного анализа для всех рассматриваемых показателей удалось установить статистически достоверную связь со степенью агрегации семей. По отношению к сумме длин маточных ходов и их количеству, приходящимся на одну семью она была значимой, но слабой ($R=0,25$; $F(1,534)=36,168$ $p < 0,0000$ $SE=7,14$), как и на плодовитость самок этот параметр оказывает слабое влияние ($R=0,1597$; $F(1,534)=13,984$; $p < 0,0002$; $SE=15,845$; $N=536$).

Бликие результаты по удаленности семей друг от друга были получены красноярскими (Секретенко и др., 2017) и японскими коллегами (Takei, 2021) Уссурийский полиграф предпочитает атаковать участки шероховатой коры, где флоэма толще, что приводит к агрегированному распределению входных отверстий на коротких расстояниях (<4 см). При низкой плотности атак отверстия располагаются равномерно, но с её увеличением формируются скопления в зонах с более благоприятными условиями для размножения.

Таким образом, было установлено, что близость поселений *P. proximus* оказывает слабое влияние на различные демографические показатели его семей, что указывает на наличие механизмов регуляции плотности поселений и дистанцирования отдельно взятых семей друг от друга. Инструментами регуляции плотности и агрегации поселений вероятнее всего являются феромонная и акустическая коммуникация.

4.3. Феромонная коммуникация

4.3.1. Ольфактометрия и идентификация агрегационных феромонов у уссурийского полиграфа

Существующие данные о феромонной коммуникации *P. proximus* носят противоречивый характер. В то время как ряд исследований указывает на ведущую роль самцов (Nobuchi, 1966; Tokuda, 2008), наши полевые наблюдения за очередностью колонизации деревьев в Заварзинской лесной даче в 2014 г. (Томская область) и Красногорском заказнике в 2015 г. (о. Сахалин) было отмечено, что на здоровых деревьях и свежем буреломе первыми всегда появлялись и внедрялись в древесину самки. Таким образом ставя модель первого заселения самцов под сомнение, были поставлены задачи установить: 1) наличие хемокоммуникации у этого вида; 2) определить тип феромона и 3) установить, какой пол его производит.

Проведение эксперимента показало, что жуки уссурийского полиграфа по-разному реагируют на предложенные варианты запахов $\chi^2 = 27,37$ ($N = 16$; $df = 3$; $p < 0,00001$), наиболее привлекательным вариантом запаха оказался отрезок пихты сибирской, заселенный самками (рисунок 4.3).

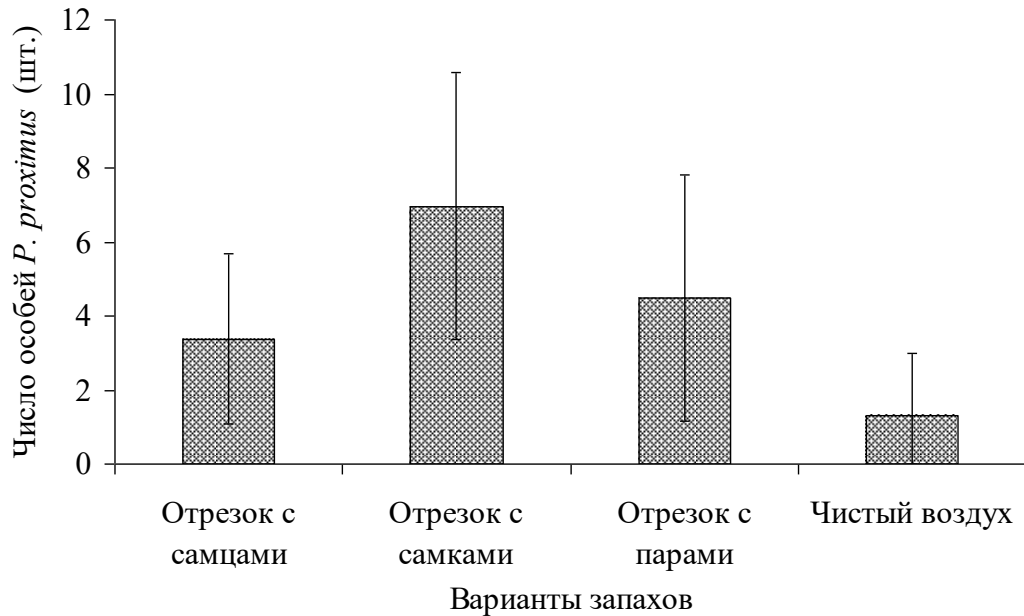


Рисунок 4.3. Распределение имаго *P. proximus* среди предложенных вариантов запахов в ольфактометре за время проведения эксперимента (mean±SE)

Попарное сравнение привлекательности вариантов запаха показало высоко значимые ($p < 0,001$) отличия всех вариантов запаха между собой за исключением пары отрезков, заселенных самцами и отрезка, на котором жуки образовали семьи. Во всех случаях жуки отдали предпочтение вариантам, в которых присутствовал запах кормового растения и наоборот, наименьшее количество жуков сделало выбор в пользу контрольного варианта с чистым воздухом (таблица 4.1).

Таблица 4.1. Парные сравнения привлекательности предложенных одорантов для имаго *P. proximus*. (1d.f; $\chi^2_{\text{крит}} = 3,84$)

Сравниваемые варианты запахов	χ^2 эмпирическое
Отрезок с самцами / чистый воздух	14,52**
Отрезок с самками / чистый воздух	61,36**
Отрезок с парами / чистый воздух	27,97**
Отрезок с самцами /отрезок с самками	19,69**
Отрезок с самцами / отрезок с парами	2,57*
Отрезок с самками /отрезок с парами	8,06**

* $P > 0,05$; ** $P < 0,001$

За время проведения эксперимента свой выбор сделали 258 имаго (131 самка и 127 самцов). Наибольшее количество жуков (как самцов, так и самок) привлекли варианты с отрезками, заселенными самками (57 самок и 47 самцов) и семьями (38 самок и 41 самец) (рисунок 4.4).

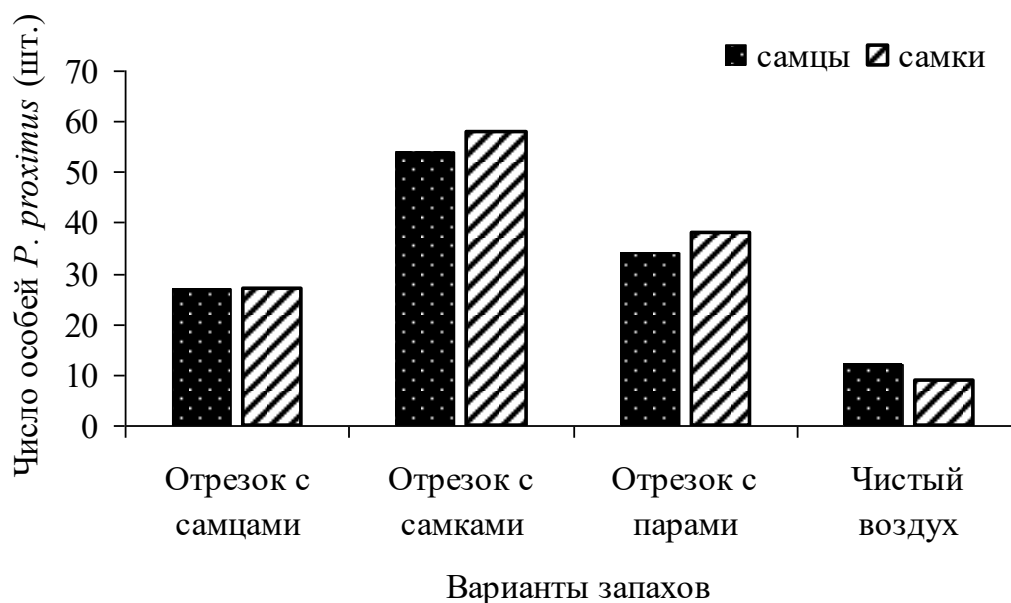


Рисунок 4.4. Результаты распределения имаго *P. proximus* сделавших выбор предложенных вариантов запахов по гендерному признаку (абсолютные значения за весь период эксперимента)

При этом анализ соотношения полов не выявил статистически значимых различий в распределении самцов и самок между вариантами запахов ($\chi^2 = 0,42$; $df = 3$; $p > 0,05$), что указывает на отсутствие полового диморфизма в реагировании на исследованные одоранты: привлекательность каждого из вариантов оказалась одинаковой для обоих полов, несмотря на различия в общей привлекательности вариантов. (рисунок 4.4).

Выявленная нами значительная привлекательность всех вариантов запахов, содержащих ткани кормового растения от варианта с чистым воздухом, подтверждает наличие привлекательности для *P. proximus* запахов кормового объекта. Для этого вида была многократно показана способность питания на различных хвойных растениях в пределах семейства Pinaceae, но абсолютное предпочтение *P. proximus* отдает деревьям из рода *Abies* (Керчев, 2014). Важной отличительной особенностью пихт от других хвойных растений в пределах ареала *P. proximus* является наличие в составе компонентов смолы характерных тритерпеноидов со структурно модифицированным ланостановым углеродным скелетом (Ралдугин, 2004). Возможно, именно эта особенность химизма растения хозяина позволяет жукам уссурийского полиграфа точно идентифицировать пихту среди других деревьев в насаждении.

В литературных источниках предполагаемой локацией синтеза феромонов у короедов родов *Ips* De Geer и *Dendroctonus* Er. является задняя кишка (Blomquist et al., 2010). С высокой долей вероятности можно предположить, что основу для феромонов уссурийского полиграфа, как и у короедов из вышеупомянутых родов выполняют химические соединения кормового растения, которые в результате ферментативной обработки и добавления соединений, синтезируемых жуками *de novo*, увеличивают свою привлекательность для других представителей этого же вида. При этом, жуки агрессивных видов вырабатывают больше аттрактантов при активном сопровлении дерева, за счет введения защитных химических соединений растений в состав феромона в качестве синергиста или предшественника

феромона. По мере заселения дерева происходит окисление в его тканях терпенов и развитие синтезирующих антиагрегационный феромон грибных симбионтов. Степень привлекательности заселенного дерева падает для вновь прилетающих жуков, вследствие чего и снижается уровень внутривидовой конкуренции (Kirkendall, et al., 1997; Kirkendall, et al., 2015). Учитывая одинаковый отклик обоих полов на запах буровой муки, производимой самками, можно заключить, что по характеру действия синтезируемый феромон является агрегационным, а не половым. Подобные результаты показали лабораторные наблюдения на близкородственном североамериканском виде *Polygraphus rufipennis* (Kirby, 1837), буровая мука самцов которого вызывала ответную реакцию также у обоих полов (Bowers, Borden, 1990). В то же время важным отличием в поведении рассматриваемого нами *P. proximus* является моногиния против полигамии в семьях *P. rufipennis* (Rudinsky et al., 1978). Имеются диаметральные различия и в том, кто, самец или самка являются инициатором образования семьи. Если в случае с *P. rufipennis* характерно образование семей самцами, то для уссурийского полиграфа, как было нами уточнено, может втачиваться самка. Эти результаты подтверждают гипотезу Л. Киркендалла о том, что при моногинии у короедов более характерно образование семей и продукция феромонов самками (Kirkendall, 1983).

Значительные различия в привлекательности запахов вариантов отрезка пихты, заселенного самками и парами, указывает на наличие механизма ингибирования синтеза агрегационного феромона у самок при присоединении к ним самцов, описанного ранее для *Dendroctonus ponderosae* (Hopkins, 1902) (Ryker, 1988). Вероятнее всего у уссурийского полиграфа ингибирование хемокоммуникационных сигналов также является реакцией на акустические сигналы, производимые самцами (Керчев, 2015).

С помощью ольфактометрии мы смогли рассмотреть механизмы феромонной коммуникации *P. proximus* лишь на популяционном уровне, а не индивидуальном. Способность инициировать образование семьи как самками,

так и самцами показывает высокую степень пластичности поведения этого вида. Вероятно, выбор модели поведения самцами в пользу варианта с присоединением к самке или самостоятельного втачивания зависит от ряда условий, таких как: степень ослабленности заселяемого дерева, статус процесса его колонизации, соотношение полов среди прилетевших жуков, частота контактов с представителями этого же пола, сезонная зависимость.

Проведенный эксперимент подтверждает предположение о существовании у жуков уссурийского полиграфа средств хемокоммуникации.

По результатам данного эксперимента полом, было сделано предположение, что ответственным за выработку феромонов у *P. proximus* являются самки. Одинаковый уровень отклика самцов и самок на вырабатываемый феромон, указывает на его агрегационное значение. Наличие агрегационного контекста данного химического сигнала позволяет *P. proximus* достигать оптимальной плотности поселений для преодоления защитных реакций здорового дерева.

Отсутствие различий в привлекательности между запахами вариантов с отрезками заселенными самцами и парами, указывает на то, что присоединение самцов к самкам приводит к ингибированию синтеза феромона, за счет чего прекращается привлечение дополнительных жуков и снижаются риски возникновения жесткой внутривидовой конкуренции.

Отличие в привлекательности всех вариантов запахов, содержащих ткани пихты сибирской от варианта с чистым воздухом, указывает на восприимчивость данного короеда на запах тканей кормового растения. Вероятнее всего компоненты смолы пихты не только являются маркером, позволяющим им выявить кормовое растение до непосредственного контакта с его корой, но и входят в состав феромонов в качестве их предшественников или синергистов.

В полевом эксперименте, проведенном красноярскими коллегами (Баранчиков и др., 2023) фактически повторили подход, с заселением жуками отрезков пихты ранее примененный Керчевым и Поушевой (2016) в

ольфактометрических и лабораторных тестах. Но в опубликованных результатах продемонстрировали, что наибольшей привлекательностью для *P. proximus* обладают пихтовые отрезки, заселенные самцами, а не самками или парами. Это показало, что самцы продуцируют агрегационный феромон, привлекающий особей обоих полов, что идет в противоречие с нашими выводами.

Ю.Н. Баранчиков и соавторы объясняли расхождение своих результатов с данными Керчева и Поушевой (2016) разной концентрацией феромона в лабораторных и полевых условиях, предполагая, что в ольфактометре высокая концентрация могла вызвать эффект избегания. Однако, в ольфактометре воздух постоянно удалялся (как это часто делается для имитации естественного рассеивания), таким образом аргумент о "перенасыщении" теряет силу. Кроме того, шведскими исследователями, был проведен анализ летучих веществ методом микропроцессорной экстракции в твердой фазе (SPME) в сочетании с газовой хроматографией и масс-спектрометрией (GC–MS), который позволил выявить у *P. proximus* специфические аттрактивные соединения (Viklund et al., 2022). У самцов обнаружено 12 специфических соединений, а у самок – 1 (1-гексанол). Главный компонент феромона самцов – (Z)-2-(3,3-диметилциклогексиден)-этанол ((Z)-DMCHЕ). Второй активный компонент – 3-метил-2-бутен-1-ол, также привлекающий жуков в полевых испытаниях. Другие соединения по мнению авторов исследования (например, γ-изогераниол, фрагранол, папаянол) могут иметь значение в видовой специфичности. При этом результаты полевых испытаний (Z)-DMCHЕ даже в очаге массового размножения уссурийского полиграф показали, что он в массе привлекал помимо *P. proximus* еще и другого представителя этого рода короедов – *Polygraphus subopacus* Tomson, 1871, что не позволяет говорить о высокой видоспецифичности этого компонента.

В 2025 г. этим же коллективом было опубликовано еще одно сообщение, где они также подтвердили, что для *P. subopacus* и *P. proximus* полностью видоспецифичные феромонные смеси из-за перекрестной привлекательности

их компонентов разработать не удастся (Viklund et al., 2025). Таким образом они пришли к выводу, что агрегационные феромоны *Polygraphus* сложны и включают множественные компоненты, что затрудняет создание видоспецифичных феромонных аттрактантов (Viklund et al., 2025).

Стереохимия соединений (например, энантиомеры грандизола) может быть критична для распознавания феромонов разными видами. Для идентификации недостающих компонентов феромонов *P. subopacus* и *P. proximus*, особенно их репеллентных элементов необходимы дальнейшие исследования.

На сложность феромонной коммуникации *P. proximus* также указывает и исследование японских коллег показавших, что самки уссурийского полиграфа были способны создавать "сестринские выводки" без повторного спаривания. Ранее считалось, что у видов с самцовой моногинией (когда самец первым прогрызает ход и привлекает самку) такое невозможно. Однако эксперименты подтвердили, что около 40% самок успешно строили новые галереи в свежих деревьях и откладывали яйца и вероятно также привлекали сородичей на заселяемое дерево. Более того, некоторые особи размножались более двух раз, что резко увеличивает их репродуктивный потенциал (Takagi, Yamanaka, 2024).

Это исследование подчеркивает, что понимание химической коммуникации у короедов требует комплексного подхода, сочетающего SPME-GC-MS, электроантеннография и полевые тесты, а также учета экологических и биохимических взаимодействий между видами короедов, растений хозяев и микробиоты.

4.3.2. Эксперименты по испытанию феромонов *I. amitinus*

По литературным данным ключевым компонентом выделенным при анализе феромона *I. amitinus* получившим тривиальное название «амитинол» была смесь трех терпненолов встречаются исключительно у самцов (2-метил-6-метилен-7-октен-4-ол (ипсенол), 2-метил-6-метилен-2,7-октадиен-4-ол

(ипсдиенол) и транс- 2-метил-6-метилен-3,7-октадиен-2-ол) (Francke, et al., 1980).

Искусственные аналоги агрегационных феромонов используют чаще всего для целей мониторинга, нежели чем для массового отлова. В 2020 г., после нашей публикации о выявлении союзного короеда в кедровниках Томской области (Керчев и др., 2019), специалисты ВНИИЛМ предложили использовать феромонные ловушки с использованием феромона короеда-типографа *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), симпатрически обитающего с *I. amitinus* в Европе. Это решение основывалось на ошибочном представлении о взаимозаменяемости феромонов у разных видов рода *Ips*. В действительности, феромонная коммуникация у короедов строго видоспецифична – даже при сходном качественном составе, критическое значение имеет точное соотношение компонентов и их стереохимическая конфигурация. Последующие исследования подтвердили, что такая "упрощённая" стратегия контроля не учитывает особенности химической коммуникации у стволовых вредителей. В совокупности в лесах Томской и Кемеровской областей было размещено 2120 феромонных ловушек. Ожидаемо в уловах абсолютным доминантом являлся короед-типограф (в среднем 147 шт./ловушку против 0,7 шт. союзного короеда). При этом около 4% всех уловов составил важнейший облигатный хищник короедов – муравьежук *Thanasimus femoralis* (Zetterstedt, 1828) (Coleoptera: Cleridae). Таким образом, в связи с инвазией и разрушительной деятельностью союзного короеда остро обозначилась необходимость получения его синтетического феромона для ведения адекватного мониторинга (Кривец и др., 2023).

На запрос производителей оперативно откликнулся ФГБУ ВНИИКР (Всероссийский центр карантина растений, г. Быково, Московской области): был синтезирован отечественный аналог феромона *I. amitinus*, который уже с 2023 г. стали активно применять для мониторинга в Новосибирской области. Диспенсеры с синтетическим феромоном доступны для приобретения в частном порядке в интернет-магазине организации. На родине союзного

короеда как минимум несколько европейских фирм уже давно производят свои формы аттрактанта (синтетического феромона) для данного вида (El-Sayed, 2024; Witasek, 2024).

Маркируя свой продукт как целевой для отлова союзного короеда, ни один из производителей не раскрывает состава своих смесей. В 2024 г. было проведено сравнение эффективности отечественного и зарубежного синтетических феромонов в очаге союзного короеда в Томской области.

В 2024 г. сроки массового лета короеда со II–III декад мая сдвинулись на I декаду июня, что было, вероятно, обусловлено затяжной весной. На территории Заварзинской лесной дачи во время вывешивания ловушек на буреломных ветвях кедра были отмечены единичные втачивания короеда с 1–2 жуками (втачивающийся самец, или самец с одной самкой). Стоит отметить, что коэффициент полигамности у данного вида варьирует в пределах 3–5 (Старк, 1952). Таким образом, как минимум в течении II декады июня массовый лет еще продолжался. Помимо буреломных ветвей в текущем году союзный короед заселял и внешне здоровые кедровые.

Численность короеда в насаждении можно было охарактеризовать как очаговую. Несмотря на это ни одного экземпляра союзного короеда не было отловлено ни на один из испытанных вариантов синтетических феромонов.

Вероятно, для снижения стоимости диспенсеров производители могут использовать рацемический ипсидиенол в рецептуре своих приманок. Вполне возможно, что R-(–)-ипсидиенол, S-(+)-ипсенол и амитинол, входящих в состав его феромона может быть ингибирующим и даже обладать репеллентным свойством для *I. amitinus*. Другой причиной может быть отсутствие какого-то специфического компонента, входящего в состав его нового растения хозяина в неизменном или метаболизированном виде, дающего синергетический эффект привлекательности в общем букете одорантов. Так, например, ипсенол, ипсидиенол, амитинол, ипсинон и ипсидиенон, появляются в феромоне только в результате питания. При этом исходным веществом для биосинтеза этих компонентов является другое вещество смолы хвойного дерева – мирцен.

Таким образом можно заключить, что имеющиеся на данный момент в доступности аналоги агрегационных феромонов союзного короеда не обладают необходимой привлекательностью для отлова таргетного вида даже в очагах массового размножения. При этом они массово привлекают полезную энтомофауну, что приносит отрицательный эффект сокращая численность одного из наиболее эффективных регуляторов его численности.

Вместе с тем уловы нецелевых видов по вариантам синтетических феромонов качественно отличались. На австрийский феромон Witasek не был отловлен ни один представитель короедов Scolytinae. На отечественный феромон ФГБУ ВНИИКР за период экспонирования ловушек были отловлены в единичных экземплярах следующие виды короедов: *Ips sexdentatus* (Börner, 1776) (2 экз.), *I. typographus* (4), *Hylastes brunneus* Erichson, 1836 (3), *Dryocoetes hectographus* Reitter, 1913 (1). Среди сопутствующих короедам энтомофауны в ловушках присутствовали усачи (Coleoptera: Cerambycidae): по одному экземпляру *Tetropium castaneum* (Linnaeus, 1758), *Tetropium fuscum* (Fabricius, 1787), *Rhagium inquisitor* (Linnaeus, 1758), хищники – *Th. femoralis* (6 экз.) и представитель сапротрофной энтомофауны – *Epuraea* sp. (4 экз.). Из нецелевых отловленных насекомых во всех вариантах ловушек отмечены щелкуны (Coleoptera: Elateridae): *Ampedus nigrinus* (Herbst, 1784), *Melanotus villosus* (Fourcroy, 1785), *Liotrichus affinis* (Paykull, 1800). Нецелевые виды насекомых распределились следующим образом: Witasek – 10 экз., ВНИИКР – 11 экз., контрольный вариант – 8 экз. (Керчев и др., 2024).

Эксперимент по испытанию отечественного синтетического феромона был проведен в 2024 г. также в сосняках Ленинградской области и Карелии коллегами из Санкт-Петербургского лесотехнического университета (Мандельштам и др., 2024). Несмотря на то, что *I. amitinus* был отмечен ранее в Лисинском участковом лесничестве Ленинградской области, в ловушки с синтетическим феромоном ФГБУ ВНИИКР не было отловлено ни одной особи. Такой же результат был получен и в Карелии. При этом были массово отловлены естественные враги короеда – муравьежуки *Th. formicarius* и *Th.*

femoralis. Из короедов в ловушках на союзного короеда единично были встречены *I. typographus*, *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795) и *Hylastes opacus* Erichson, 1836. Авторами исследования был сделан вывод о неэффективности отечественного синтетического феромона не только по причине его непривлекательности для *I. amitinus*, но и из-за отлова практически исключительно полезной энтомофауны (Мандельштам и др. 2024).

Отсутствие привлекательности двух тестируемых вариантов феромонов может быть объяснена несколькими причинами. В горных лесах Центральной Европы союзный короед питается не на елях, как в равнинных популяциях, а на 5-хвойных соснах: кедровой сосне европейской *Pinus cembra* L. и на сосне румелийской *Pinus peuce* Griseb. (Økland et al., 2019). При этом синтетические аналоги агрегационных феромонов «еловых» и «сосновых» популяций *I. amitinus* были одинаково привлекательны для жуков обеих популяций (Zuber et al., 1993).

В основе вновь синтезированных короедами компонентов феромонной смеси как правило лежат вторичные соединения кормового растения (Blomquist et al., 2010). Есть основания полагать, что химизм *P. cembra* и *P. sibirica* в известной мере сходен, поскольку генетически эти два вида кедровых сосен близки (Politov, Krutovsky, 2004).

Производители феромонных смесей вероятнее всего за основу для их наработки взяли результаты расшифровки феромона центральноевропейских популяций союзного короеда, выделенного из кишечника самцов, питавшихся на ели европейской *Picea abies* и кедровой сосне *P. cembra* (Francke et al., 1980; Zuber et al., 1993). Существует, однако, множество примеров тому, что во время инвазий зачастую имеет место эффект «бутылочного горлышка», когда генофонд инвазийной популяции представлен лишь небольшой и может быть даже уникальной частью генотипа популяции из региона-донора (Kononov et al., 2016). При этом биохимические исследования подтверждают предположение о том, что даже незначительные

изменения в существующих метаболических путях достаточны для создания огромного разнообразия набора компонентов феромона (Symonds, Elgar, 2008). Например, различия в составе феромонов соснового короеда *Ips pini* (Say, 1826) приписываются всего одному генетическому локусу (Domingue et al., 2006) и изменение одного фермента может изменить состав феромонов или, по крайней мере, потенциал их синтеза (Domingue, Teale, 2008).

Возможно, в основе различий феромонных смесей европейской и сибирской популяций *I. amitinus* лежат незначительные особенности попавшего в Сибирь гаплотипа короеда. Возможно также, что на эти различия повлияли особенности состава вторичных соединений нового кормового растения союзного короеда в Западной Сибири – сосны сибирской *P. sibirica*. Например, различные соотношения альфа-пинена и дельта-3-карена во флоэме деревьев двух популяций сосны Банкса *Pinus banksiana*. привели к различиям в соотношении основных компонентов феромона горного соснового лубоеда *D. ponderosae* (Taft et al., 2015).

Таким образом можно заключить, что имеющиеся на данный момент в доступности аналоги агрегационных феромонов союзного короеда не обладают необходимой привлекательностью для отлова «кедровых» популяций целевого вида в Западной Сибири даже в очагах его массового размножения. При этом они массово привлекают полезную энтомофауну, отлавливая наиболее эффективных регуляторов его численности. Тестирование известных феромонов для отлова *I. amitinus* в его вторичном ареале в России уже не единожды подтвердило необходимость дополнительных исследовательских работ по поиску компонентов синтетических феромонов, имеющих достаточно высокую привлекательность для эффективного мониторинга этого опасного чужеродного вида.

4.4. Акустическая коммуникация

Воздушные звуки и вибрации, передаваемые по твердым субстратам, широко используются животными в качестве сигналов коммуникации (Dumortier, 1963; Greenfield, 2002; Coccoft & Rodriguez, 2005). Согласно одной из последних обобщенных оценок, вибрационные сигналы используют для коммуникации 92% всех описанных видов насекомых (Coccoft & Rodriguez, 2005). Многочисленные исследования этого типа коммуникации анализируют изменчивость межвидовых и внутривидовых сигналов среди кузнечиков, сверчков и цикад (Gerhardt & Huber, 2002; Greenfield, 2002; Boulard, 2005; Heller, 2005; Henry, 2005; Hoikkala, 2005; Sueur, 2005; Stewart & Sandberg, 2005). Группа ведущих европейских исследователей, изучающих различные аспекты передачи и приема вибрационных сигналов, предложила концепцию нового термина «семиофизические сигналы» (Mazzoni et al., 2018) для вибрационных сигналов, чтобы подчеркнуть их сходство с точки зрения функций с семиохимическими веществами (Blum, 1996). Следует отметить, что механизмы звукообразования и восприятия широко распространены также среди других таксономических групп насекомых: перепончатокрылых (Hymenoptera), полужесткокрылых (Hemiptera) и жесткокрылых (Coleoptera), которые остаются малоизученными в этом отношении, несмотря на преобладающее видовое разнообразие (Kojima et al, 2012; Breidbach, 1986; Wessel, 2006). Насекомые, обитающие как на поверхности, так и внутри растений, представляют особый интерес, поскольку растения являются хорошими медиаторами вибрационных сигналов (Michelsen et al., 1982; McVean & Field, 1996).

Хотя акустическая сигнализация очень распространена у короедов, она плохо изучена в этой группе, включая даже экономически значимых агрессивных вредителей, способных атаковать живые деревья (Barr 1969; Lyal and King 1996; Fleming et al., 2013; Yturralde and Hofstetter, 2015; Dobai et al., 2017).

Короеды производят сигналы с помощью стридуляции – метода производства звуков путем трения скребкообразной структуры «плектрум» о специальные ребристые структуры, состоящий из серии гребней, называемых «*pars stridens*» (Barr, 1969; Ryker and Rudinsky, 1976; Yturalde & Hofstetter, 2015). Было высказано предположение, что стридуляционные сигналы самок *I. pini* могут иметь потенциал для защиты от хищников (Lewis & Cane, 1990), но эта гипотеза не была подтверждена в дальнейших исследованиях (Sivalinghem, 2012). До сих пор остается дискуссионным какой канал сигнала именно, воспринимают эти насекомые – акустические (вибрации воздуха) или вибрационные (вибрации субстрата) сигналы (Fleming et al., 2013; Dobai et al., 2017).

Акустическая коммуникация была зарегистрирована для нескольких видов *Polygraphus* (Marcu, 1931; Sasakawa and Yoshiyasu, 1983; Керчев, 2015), но из более чем 150 видов этого рода, ранее было опубликовано лишь одно исследование, посвященное механизмам и качественным характеристикам сигнала североамериканского короеда *P. rufipennis* (Rudinsky et al., 1978).

Слабая изученность особенностей поведения *P. proximus* была обусловлена его относительно малой вредоносностью в первичном ареале (Куренцов, 1941; Старк, 1952; Криволуцкая, 1958; Yamaguchi, 1963; Криволуцкая, 1973, 1996; Tokuda et al., 2008) и скрытным образом жизни, как и у всех представителей Scolytinae (Raffa et al., 2015).

Стереотипы поведения уссурийского полиграфа формировались в его первичном ареале в ходе длительной коэволюции с кормовой породой и симпатрическими видами короедов. На Дальнем Востоке основные виды растений– хозяев уссурийского полиграфа, деревья из рода *Abies*, встречаются совместно с елью аянской *Picea jezoensis* Carr., которая в свою очередь является основным кормовым деревом японского, или елового полиграфа *Polygraphus jezoensis* Nijima, 1909 (Куренцов, 1941). Очевидно, половая изоляция этих видов короедов могла отразиться не только в специализации по

отношению к кормовой породе, так как уссурийский полиграф неоднократно отмечался и на ели аянской (Niijima, 1941; Криволуцкая, 1958), но и в особенностях репродуктивного поведения и его неотъемлемой составляющей – акустической коммуникации.

Японскими энтомологами М. Сасакавой и Й. Йошиясу (Sasakawa, Yoshiyasu, 1983) у самцов и самок уссурийского полиграфа ранее был описан стридуляционный аппарат элитро-тергального типа, подобный известному у *Polygraphus grandiclava* Thomson, 1886, *P. major* Stebbing, 1902, *P. poligraphus* (Linnaeus, 1758), *P. subopacus* Thomson, 1871 и *P. rufipennis* Wood et Bright, 1992 (Wichman, 1912; Marcu, 1931a; Rudinsky et al., 1978). Позднее к этой работе было высказано два существенных замечания (Lial, King, 1996): 1) для заключения о роли этих структур необходимо было провести наблюдения, так как не всегда гомологичные структуры участвуют в извлечении звука; 2) в качестве плектра (подвижной части стридуляционного аппарата) были ошибочно указаны поля микрошипикиков на дистальной части VII тергита.

Таким образом требовалось уточнение строения стридуляционного аппарата *P. proximus* на основании ранее проведенных наблюдений за его репродуктивным поведением (Керчев, 2014) и поиск подобных структур у *P. jezoensis* с последующим их описанием и сравнением.

4.4.1. Морфология стридуляционного аппарата *P. proximus*

В ходе наблюдений за поведением уссурийского полиграфа были выделены и описаны два типа движений при подаче акустических сигналов (Керчев, 2014). Первый – частые движения брюшком со слабой амплитудой, сопровождаемые слабыми скрежещущими звуками, которые, вероятно, являются аналогом сигнала тревоги или стресса (stress chirp), отмечаемого у представителей рода *Dendroctonus* Erichson, 1836 (Ryker, 1988). При подаче сигналов второго типа самец, опираясь на передние и средние ноги, начинает энергично сгибать и выпрямлять заднюю пару ног вдоль внешнего края

сложенных надкрылий в такт с резкими подергиваниями брюшка. Подобные движения всегда предшествуют актам копуляции, серия движений составляет 160–184 повторения на протяжении 76–77 с. Возникающие в результате этих движений звуки, вероятно, играют роль сигналов ухаживания («rivalry chirp», по: Ryker, (1988)). Характер движений первого типа подтверждает участие в извлечении звука ряда гребней, расположенных на внутренней стороне надкрылий (рисунок 4.5 а, b),

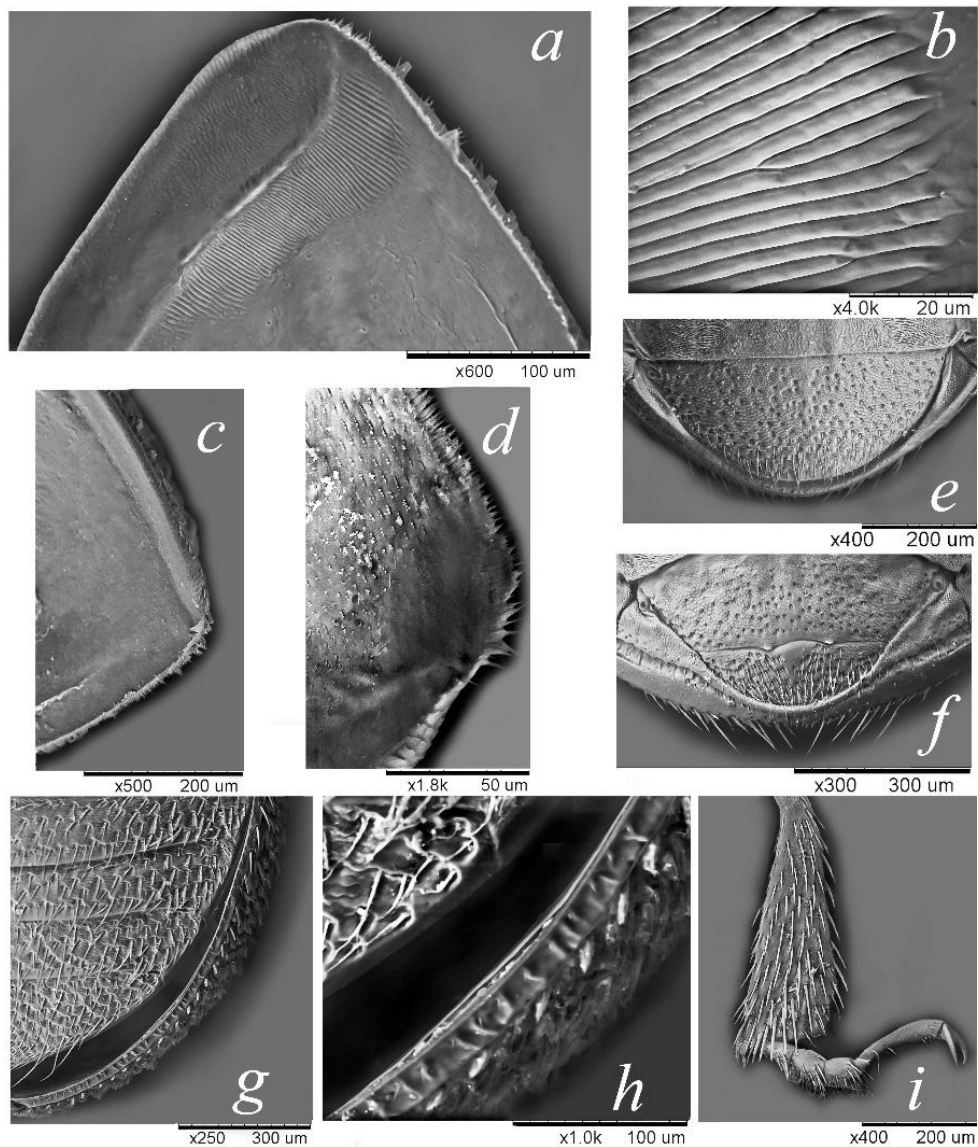


Рисунок 4.5. Детали строения стридуляционного аппарата *P. proximus*: а) внутренняя сторона вершины правого надкрылья самца; б) гребни *pars stridens* правого надкрылья самца; с) внутренняя сторона вершины правого надкрылья самки; d) внутренняя сторона вершины левого надкрылья самки; е) VII и VIII тергиты брюшка самки; f) VII и VIII тергиты брюшка самца; g) и h) наружный боковой край надкрылий самца; i) голень и лапка самца предположенное ранее (Sasakawa, Yoshiyasu, 1983).

Сравнение размеров полей *pars stridens* и количества гребней на них с результатами японских исследователей показало, что эти показатели могут варьироваться. Так, в нашем исследовании у самцов количество гребней на левом надкрылье было равно 66, а на правом – 78 (по данным японских авторов, соответственно 72 и 64). Длина и ширина полей *pars stridens*: левого – 206×65 мкм, правого – 534×67 мкм, против соответственно 190×86 мкм и 170×48 мкм. Высота гребней 1.6 мкм, а среднее расстояние между ними – 3,4 мкм. При проекции участка надкрылий, несущего микроскульптуры гребней, на участок брюшка можно заметить две отстоящие друг от друга на 93,5 мкм выступающие пластины (рисунок 4.5 f) размерами $21 \times 10,8$ мкм, исполняющие роль плектра.

Характер движений второго типа показывает, что в качестве неподвижной гребенчатой части *pars stridens* задействованы надкрылья, начиная с участка их внешнего (вентрального) края на уровне границы между III и IV стернитами брюшка. Вероятнее всего, в извлечении звуков участвуют имеющиеся на внешнем крае левого и правого надкрылий 29 или 30 поперечных гребней высотой 6 и длиной 15 мкм (рисунок 4.5 g, h). В качестве плектра, по всей видимости, выступают крупные игловидные шипы на внутренней поверхности задних голеней, которые при фронтальном рассмотрении направлены под углом наружу (рисунок 4.5 i).

В отличие от самцов, дистальный край VII тергита у самок выступов не несет и покрыт микрошипиками, описанными М. Сасакавой и Й. Йошиясу (Sasakawa, Yoshiyasu, 1983) в качестве плектра. Участок с рядами гребней (*pars stridens*) у всех изученных экземпляров самок был выражен крайне слабо, представлял собой короткие разрозненные ряды и отмечен лишь на левом надкрылье (рисунок 4.5 c, d).

У японского полиграфа стридуляционный аппарат был обнаружен лишь у самцов. Как и у *P. proximus*, у этого вида микроструктуры экзоскелета, участвующие в извлечении звуков, принадлежат к элитро-тергальному типу и были отмечены на дистальном крае VII тергита (рисунок 4.6 в) и внутренней

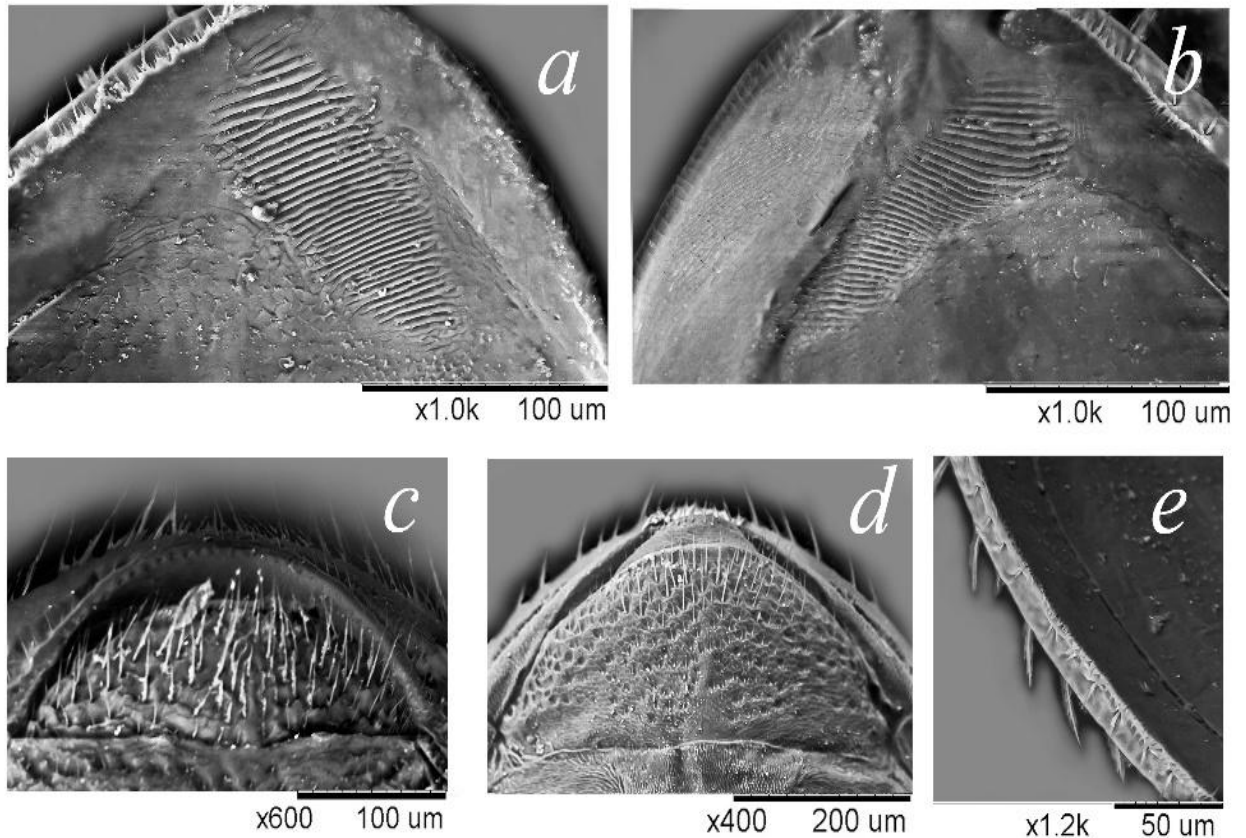


Рисунок 4.6. Детали строения стридуляционного аппарата *P. jezoensis*: а) внутренняя сторона вершины левого надкрылья самца; б) внутренняя сторона вершины правого надкрылья самца; в) VII и VIII тергиты брюшка самца; д) VII и VIII тергиты брюшка самки; е) вентральный край надкрылий самца (Керчев 2015)

поверхности апикальной пришовной части левого и правого надкрылий (рисунок 4.6 а, б). Неподвижная часть *pars stridens* представлена 38 рядами гребней (максимальная длина поля 136,9 мкм, ширина – 60,6 мкм) на левом надкрылье и 31 рядом на правом надкрылье (максимальная длина поля 128 мкм, ширина – 38,8 мкм). Высота гребней 1,2 мкм, а среднее расстояние между ними – 3 мкм. Плектр представлен двумя небольшими пластинками размерами $12,6 \times 5,6$ мкм, отстоящими друг от друга на 113 мкм.

У самцов и самок *P. jezoensis* сколько-нибудь значительно выраженных микроскульптур, в частности гребней на боковом крае надкрылий, описанных у *P. proximus*, обнаружено не было (рисунок 4.6 е).

Как показал анализ строения и локализации стридуляционного аппарата, у самцов *P. proximus* и *P. jezoensis* он соответствует элитро-тергальному типу,

описанному для этого рода еще 84 года назад (Marcu, 1931a). Различия в микроскульптуре полей *pars stridens* у *P. proximus* и *P. jezoensis* позволяют предположить, что половая изоляция этих двух видов может реализоваться за счет разницы в амплитуде сигналов, подаваемых с их помощью самцами. У самок уссурийского полиграфа в отличие от самок японского полиграфа хотя и были отмечены гребневидные структуры, но в отличие от самцов они слабо выражены и располагаются лишь на левой элитре.

Строение плектра у самцов *P. proximus* и *P. jezoensis* соответствует структурам, отмечаемым для многих других видов с аналогичным типом стридуляционного аппарата, хотя в отличие от родов *Hylurgops* LeConte, 1876 и *Dendroctonus* Erichson, 1836 (Barr, 1969; Lyal, King, 1996) он не несет на себе каких-либо дополнительных микроструктур. Отсутствие подобных пластин у самок может компенсироваться за счет полей микрошипиков (Sasakawa, Yoshiyasu, 1983).

Обнаружение участия задних ног самцов в производстве звуков при предкопулятивных ухаживаниях может внести ясность в многолетние споры (Dudich, 1920; Marcu, 1931a; Dumortier, 1963; Hammond, 1979; Lyal, King, 1996) о роли гребней, расположенных на наружном крае надкрылий. Подобные структуры и ранее отмечались, например, у долгоносиков из родов *Cleogonus* Schoenherr, *Minyops* Schoenherr, *Brachyceropsis* Aurivillius, однако решающим доводом против их участия в акустической коммуникации было отсутствие инструмента, подходящего на роль плектра (Lyal, King, 1996). Таким образом, подтверждается гипотеза, выдвинутая еще в 30-е гг. XX века О. Марку (1931b), о наличии у некоторых короедов и долгоносиков более сложной внутривидовой акустической сигнализации, в которой самцы имеют дополнительный способ подачи акустических сигналов, как это было показано в данной работе для *P. proximus*.

4.4.2. Контекстная зависимость акустических сигналов

При наблюдении за поведением короедов на сэндвич-пластинах были отмечены два типа движений, сопровождающихся производением акустических сигналов (Керчев, 2014). Первый тип состоял из быстрых, малоамплитудных движений брюшком, а во втором типе самец опирался на передние и средние ноги, в то время как его задняя голень энергично царапала внешние края сложенных надкрылий с периодическими резкими подергиваниями брюшка (Керчев, 2015). Это более раннее исследование давало только морфологическое описание и не было подкреплено регистрацией сигналов короедов с помощью осциллограмм или спектрограмм или иным образом не давало количественного анализа, издаваемого короедами семиофизического сигнала.

Важным первым шагом в этом направлении является описание и анализ внутривидовых акустических сигналов, которые сопровождают определенное поведение целевых видов. Важным шагом по устранению этих пробелов в знаниях по акустической коммуникации и экологии поведения уссурийского полиграфа стало применение эмпирического подхода с применением аппаратно-программного оборудования к анализу механизмов производства и сравнению характеристик акустических сигналов в различных поведенческих контекстах.

Всего в исследовании было протестировано три контекста: «конкуренция», «стресс» и «ухаживание». Самцы стридулировали во всех протестированных поведенческих контекстах (рисунок 4.7). Когда самки и контрольные жуки записывались по отдельности, обнаружить никаких четко различимых звуков, издаваемых самками, не удалось.

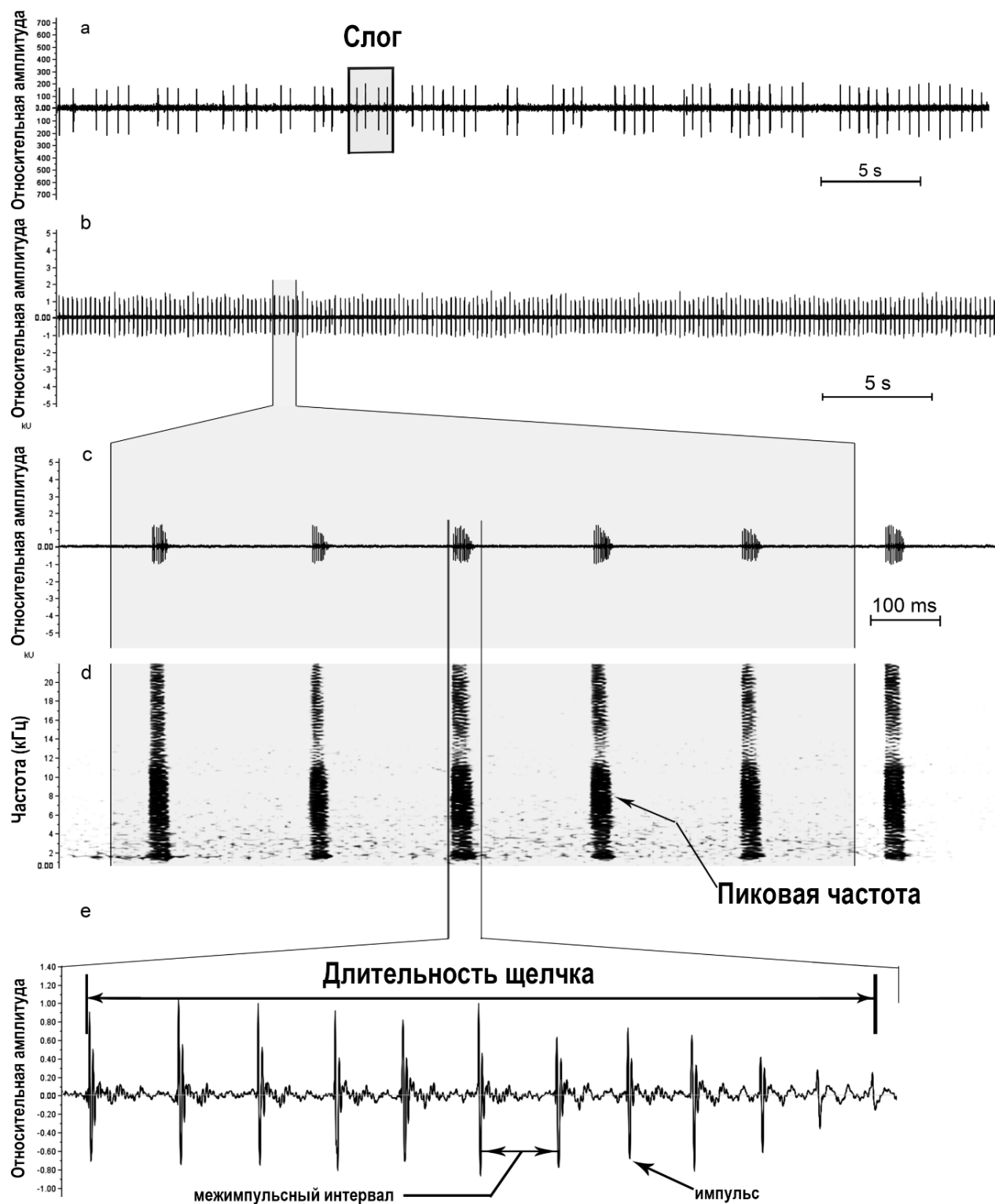


Рисунок 4.7. Временные и спектральные характеристики простых щелчков (chirp), издаваемых в условиях стресса и соперничества (а – стрессовые сигналы с хорошо различимыми слогами; б – щелчки соперничества; в-д – временные и спектральные характеристики сигналов соперничества; е – отдельные импульсы щелчков)

Соперничество.

При нападении со стороны соперника стридуляция обоих самцов обычно продолжалась до тех пор, пока присоединившийся самец не прогонялся из территории вблизи входного отверстия. Все 20 самцов, защищающих галерею, которых мы тестировали, издавали исключительно простые щелчки (рисунок 4.7). Средняя частота составляла $4,0 \pm 0,8$ щелчков/сек (8–22 удара) (таблица 4.2).

Таблица 4.2. Временные характеристики акустических сигналов уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) в различных контекстах: стресс (манипулирование особью), соперничество (самец-самец), ухаживание и предкопуляционное поведение (самец-самка) (среднее $\pm$ стандартная ошибка); сравнение между контекстами проводилось с использованием Н-критерия

Временная характеристика	Контекст сигнала				H- test (p-value)
	Стресс (удерживание)	Соперничество (самец-самец)	Ухаживание (самец-самка)	Предкопуляционная фаза (самец-самка)	
Тип	простой	простой	простой	прерывистый	
Длительность слога (с)	$7,21 \pm 4,20$	$350,41 \pm 124,60$	$8,49 \pm 4,83$	$61,21 \pm 5,88$	0,000
Длительность щелчка (мс)	$23,93 \pm 53,33$	$28,04 \pm 3,10$	$43,1 \pm 7,90$	$66,23 \pm 8,15$	0,000
Интервал между щелчками (с)	$0,35 \pm 0,07$	$0,22 \pm 0,04$	$0,26 \pm 0,03$	$0,32 \pm 0,02$	0,000
Количество импульсов/щелчок	$8 \pm 1,99$	$15 \pm 2,38$	$11 \pm 1,85$	$7 \pm 1,02$	0,000
Частота импульсов (шт./с)	$226,8 \pm 6,9$	$712,8 \pm 14,8$	$538,2 \pm 52,4$	$180,7 \pm 21,5$	0,000
Интервал между импульсами (мс)	$3,29 \pm 1,07$	$2,55 \pm 0,54$	$4,57 \pm 1,60$	$36,27 \pm 10,43$	0,000

При анализе спектрального состава стрессовых щелчков было выявлено два выраженных пика на частотах $8,747 \pm 0,305$ и $14,854 \pm 0,314$ кГц (среднее значение $\pm$ стандартная ошибка среднего (SE)) (рисунок 4.7).

Взаимодействие самцов и самок.

Все испытуемые самцы издавали простые и прерывистые сигналы при входе в пробуравленную самкой галерею. В течение первых 15 минут испытаний большинство слогов в сигналах ($72,8 \pm 0,9\%$), издаваемых самцами при приближении и входе в входное отверстие самки в течение первых $146,03 \pm 0,53$ с (среднее $\pm$ SE) прерывались (таблица 4.2).

Самцы перешли к производству «смешанных» сигналов, одновременно используя свой элитро-тергальный аппарат и элитро-тибиальные структуры. Такое совмещение сигналов наблюдалось у пяти самцов после контакта с самками и у двух самцов на следующий день после спаривания. Длительность слогов в «смешанных» сигналах составляла $61,21 \pm 5,88$ с. Во всех случаях копуляции предшествовали издаваемые самцами сигналы. Щелчки, производимое элитро-тибиальным типом стридуляционного аппарата, имело значительно более низкую частоту импульсов и более длинные межимпульсные интервалы, чем щелчки, производимое элитро-тергальным стридуляционным аппаратом (таблица 4.2).

Стресс.

В стрессовых испытаниях простые сигналы с доминирующими частотами $19,283 \pm 0,213$ кГц были зарегистрированы в 100% случаев. Как и в испытаниях на соперничество, стрессовые щелчки самцов содержали преимущественно ($> 85\%$) нисходящие огибающие волновые формы. Длительность слога была значительно короче, чем в сигналах соперничества и предкопуляционных сигналах (таблица 4.3).

В результате проведенного морфологического анализа не было выявлено значимых различий ($t_{44}=1,89$; $p = 0,07$) в длине рядов *pars stridens* у самцов *P. proximus* на правом ($156,0 \pm 23,8$ мкм) и левом ($161,5 \pm 23,1$ мкм) надкрыльях (среднее $\pm$ стандартное отклонение (SD)).

Таблица 4.3. Множественные сравнения временных параметров акустических сигналов *P. proximus* в стрессовых, сопернических, ухаживающих и прекопуляционных контекстах с использованием апостериорного теста Бонферрони–Данна

Параметр	Контекст	Стресс (удержива ние)	Конкурен- ция (самец- самец)	Ухаживание (самец- самка)	Предкопу- ляция (самец- самка)
Длительность слога	Стресс		<0,001		<0,001
	Конкуренция	7,72		<0,05	
	Ухаживание	0,70	7,52		<0,05
	Предкопуляция	4,09	1,99	3,71	
Длительность щелчка	Стресс		<0,001	<0,001	<0,001
	Конкуренция	4,81			<0,001
	Ухаживание	5,99	2,21		<0,001
	Предкопуляция	10,50	7,51	4,83	
Интервал между щелчками	Стресс		<0,001		
	Конкуренция	7,93			<0,001
	Ухаживание	3,03	0,53		
	Предкопуляция	0,17	4,29	2,30	
Количество импульсов в щелчке	Стресс				<0,001
	Конкуренция	6,06		<0,05	<0,001
	Ухаживание	2,26	3,60		<0,05
	Предкопуляция	1,11	6,91	3,27	
Частота импульсов в щелчке	Стресс		<0,001	<0,001	
	Конкуренция	5,46			<0,001
	Ухаживание	3,80	1,42		<0,001
	Предкопуляция	0,55	5,54	4,02	
Длительность интервала между импульсами	Стресс			<0,001	
	Конкуренция	2,37		<0,001	<0,001
	Ухаживание	1,96	4,33		<0,001
	Предкопуляция	7,92	10,30	5,96	

Для каждой характеристики в нижней диагонали, множественные сравнения z' -значений; в верхней диагонали указываются p -значения, где различия значимы.

Мы обнаружили значимые корреляции между общим количеством гребней на правом и левом надкрылье (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0,9$, $p < 0,05$). Сравнение площадок *pars stridens* показало, что на левом надкрылье состоял из значительно ($t_{44} = 5,3$, $p < 0,001$) большего количества

гребней ($56,4 \pm 6,5$), чем на правом ($53,3 \pm 6,5$). Длина *pars stridens* имела высокую положительную корреляцию с длиной надкрылья (коэффициент корреляции Пирсона = 0,71). Кроме того, отмечены значимые корреляции между количеством ударов пульсов в одном щелчке и плотностью гребней на поле *pars stridens* (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0,71$, $p < 0,05$). Интервалы между пульсами в щелчках во время стрессовых сигналов и прекопуляционных сигналах имели высокую положительную связь с расстояниями между гребнями в *pars stridens* и расстояниями между гребнями на внешнем крае надкрылий (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0,97$; $p < 0,05$ и $r = 0,95$; $p < 0,05$ соответственно) (рисунок 4.8).

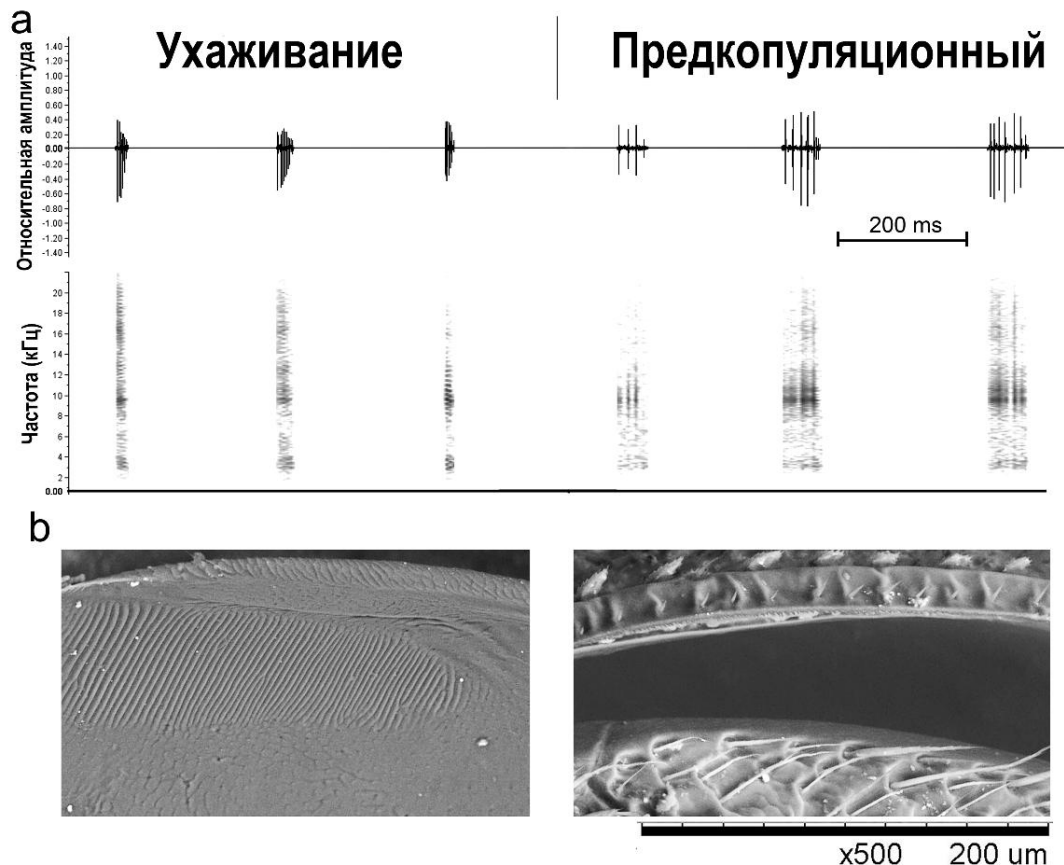


Рисунок 4.8. Сонограмма щелчков из отрывков сигнала ухаживания и предкопуляционного («смешанные» или перекрывающиеся щелчки) (a); морфологические особенности стридуляционных структур *P. proximus* участвующие в извлечении этих сигналов – поле *pars stridens* и гребни на краю надкрылий (b)

Для щелчков, производимых самцами в ответ на стресс, пиковая частота значительно отрицательно коррелировала (коэффициент корреляции Пирсона $r = -0,84$; $p < 0,05$) с длиной элитры и положительно коррелировала с продолжительностью щелчка (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0,74$; $p < 0,05$). Средняя пиковая частота щелчков самцов во время стрессовых испытаний составила $19,283 \pm 0,213$ кГц (среднее $\pm$ SE).

В результате испытаний мы установили, что акустические сигналы производятся жуками в условиях внутривидовых взаимодействий и стресса, что аналогично нападению хищника (Dobai et al. 2017). Отсутствие сигналов у отдельных насекомых из контрольной группы свидетельствует о том, что акустические сигналы производятся *P. proximus* для передачи контекстной информации только при наличии признаков близости к адресату сигнала, таких как запахи феромонов, акустические сигналы и прямой тактильный контакт.

Сигналы стресса.

Во всех случаях, когда переднеспинка жуков для имитации нападения энтомофага помещалась в микротиски, самцы производили сигналы, сопровождавшиеся хаотичными движениями ног и попытками освободиться. Подобную реакцию на стресс также отмечали у самцов рода *Dendroctonus* (Ryker and Rudinsky, 1976; Yandell, 1984). Изменение сигналов, вероятно, было вызвано повышением давления в гемоцеле, ограничением движения из-за сдавливания микротисками или сдавливанием мандибул муравьежуков в реальных условиях встречи с хищником (Dobai et al., 2017). У *P. proximus* простая форма волны стрессового щелчка в целом похожа на ту, которая была ранее описана у *P. rufipennis* (Rudinsky et al., 1978). Однако отмечена большая продолжительность слогов (с более низкой частотой импульсов за щелчок и меньшим средним числом щелчков (таблица 4.2). Спектральные свойства акустических сигналов *P. proximus* в целом широкополосные с энергией, простирающейся преимущественно по всему слышимому диапазону. Первичная энергия стрессового сигнала была намного выше, чем в

испытаниях на соперничество (нижняя пиковая энергия: $t_{29}=7,1$; $p < 0,001$; верхняя пиковая энергия: $t_{29}=2,5$; $p < 0,05$). Мы предполагаем, что модуляция пиковой энергии может быть вызвана изменениями в подвижности пойманных жуков. Хотя нет прямого подтверждения что полученный нами в эксперименте сигнал является специализированным сигналом стресса, мы не исключаем гипотезу (Lewis and Cane, 1990) о том, что стрессовые щелчки жуков могут использоваться ими в качестве сигнала тревоги во время атак хищников (например, муравьежуков) вблизи входного отверстия. Этот трансформированный сигнал может иметь аналогичный контекст вибрационным сигналам тревоги, производимым солдатами у термитов *Coptotermes acinaciformis* (Froggatt, 1898) (Inta et. al., 2009), но это предположение требует экспериментальных доказательств.

Взаимодействие самцов и самок.

У короедов в целом особь пола, ответственного за основание поселения привлекает противоположный пол феромонами. При этом способностью к стридуляции обладает только присоединяющийся представитель противоположного пола (Kirkendall, 1983). В эту концепцию прекрасно укладывается поведение, описанное в ряде исследований *P. proximus* (Керчев, 2014; Керчев и Поушева, 2016). Во время испытаний самцов и самок мы отметили большую разницу в частоте щелчков у испытуемых самцов по сравнению с сигналами при других контекстах (таблица 4.3); она была короче, чем при простых сигналах во всех других контекстах (таблица 4.2). Самец около входного отверстия начинал стридулировать либо перед входом, либо при первом тактильном контакте с самкой. Предыдущие исследования предполагали, что такие простые сигналы самцов *Dendroctonus spp.* в последствии обуславливали снижение выработки агрегационных феромонов самками (Ryker and Rudinsky, 1976). Когда самец входил в уже достаточно глубокую галерею, содержащую экскременты самки, он издавал простые «сигналы ухаживания». Однако после входа эти короткие простые сигналы сменялись более длинными прерывистыми сигналами. Прерывистость этих

сигналов может быть связана с определенными трудностями, с которыми сталкивались самцы при первом входе (например, препятствия из буровой муки, вырытой самкой).

Как было показано для *Dendroctonus valens* LeConte, 1860 (Lindeman and Yack, 2015), самки предпочитают крупных самцов. Тем не менее, большая часть прерывистых сигналов крупных «успешных» самцов, указанных авторами в качестве одного из критериев оценки потенциальных партнеров, вполне могла быть результатом значительных трудностей, с которыми сталкивались самцы, перемещаясь по еще не расчищенным галереям. Из всех отмеченных сигналов предкопуляционные сигналы имели самую четкую структуру. Контекст сигналов ухаживания, издаваемых элитро-тибиальным типом стридуляции, был выяснен в результате того, что он регистрировался у нескольких особей несколько раз во время строительства галереи непосредственно перед актом копуляции с самкой. Был отмечен высокий уровень корреляции между специфическими сигналами, предшествующими копуляции, и характеристиками гребней на внешних краях надкрылий. Несмотря на многочисленные значимые корреляции, обнаруженные между размером стридуляционного аппарата и его структурными особенностями, не было подобной связи между количеством гребней и количеством импульсов в щелчке. Более того, их количество лишь немного различалось между соседними щелчками в сигнале одного и того же самца в одном и том же контексте.

Взаимодействие самцов и самцов.

В проведенном исследовании соперническое поведение между самцами включало борьбу, стридуляцию и выталкивание конкурентов из галереи резидента. Когда два самца были заключены на небольшой арене, они производили простые стредуляционные сигналы. Средняя продолжительность (таблица 4.2) сигналов соперничества самцов *P. proximus* была почти в два раза длиннее, чем у *P. rufipennis*, и имела значительно более высокую частоту щелчков и более короткие интервалы между импульсами, чем при других

типах сигналов (таблица 4.2). Сигналы самцов-конкурентов, когда исходный самец не полностью вошел и не мог заблокировать вход, могут служить для отпугивания других самцов, пока один из них не покинет самку. В случаях, когда вторгшийся самец пытался прогнать резидента с помощью сигналов, он, вероятно, обозначал свое превосходство. Так, например, мы можем предположить, что самец, производящий более низкочастотные щелчки, сигнализирует о том, что он превосходит своего противника по размеру; частота щелчков может характеризовать его способность выгнать соперника. В случаях, когда галерея была достаточно глубокой, чтобы позволить самцу полностью укрыться, резидент блокировал вход для вторгшегося самца. Оба самца издавали сигналы до тех пор, пока вторгшийся самец не выпускался с арены. Функциональное значение соперничества у самцов должно быть изучено более тщательно с помощью контролируемых экспериментов. Функция сигналов соперничества, вероятно, зависит от контекста взаимодействия, но вероятнее всего, сигнализирует вторгшемуся самцу, что галерея уже занята.

Проведенное исследование показало, что *P. proximus* генерируют сигналы, которые отличаются по механизму производственной формы волны и контексту, в котором оно производится. Один тип стридуляции происходит в результате взаимодействий элитр и тергального плектра, описанный у многих короедов, и он был отмечен во время стресса, соперничества и ухаживания. Второй тип стридуляции элитро-тибиальный был результатом трения голени о края надкрылий, наблюдался только при взаимодействии самца и самки непосредственно перед совокуплением и имел форму волны, отличную от стридуляции надкрылий о плектр на тергитах. Индивидуальные различия в отношении формы стридуляции, их продолжительности и количества ударов, очевидно, зависят от морфологической структуры *pars stridens*. Сигналы соперничества, по-видимому, указывают самцу, что галерея уже занята другим самцом, и эти сигналы способны предоставить самкам важную информацию о параметрах потенциальных партнеров.

4.4.3. Межвидовые отличия сигналов в роде *Polygraphus* Erichson

Следующим этапом исследований был сравнительный анализ акустических сигналов трех видов короедов из рода *Polygraphus*. Два из них, *P. proximus* и *P. subopacus*, спорадически встречаются на одном и том же растении-хозяине. Третий вид, *P. nigrielytris*, отчетливо отличается от первых двух видов по специализации к растению-хозяину, он отмечается только на лиственных растениях (Криволуцкая, 1958). Целью исследования было выявление вариантов и степени различий в стридуляционных сигналах, необходимых для межвидовой изоляции короедов в пределах рода, которые являются аллопатрическими и симпатрическими по отношению к растению-хозяину.

В результате сравнения характеристик самцов сравниваемых трех видов короедов установлено, что самцы *P. nigrielytris* обладают наибольшими площадями *pars stridens* с наибольшим количеством гребней (таблица 4.4). Самая высокая плотность гребней в *pars stridens* была отмечена для *P. subopacus* (таблица 4.4).

Таблица 4.4. Сравнение морфологических характеристик стридуляционного аппарата и средние значения параметров конкурентных сигналов у самцов *Polygraphus proximus*, *P. nigrielytris* и *P. subopacus* ($M \pm SD$)

Параметр	<i>P. proximus</i>	<i>P. nigrielytris</i>	<i>P. subopacus</i>
Стридулирующий пол	самец	самец	самец
Протяженность <i>pars stridens</i> левая/правая элитра (μm)	156/193	198/ 213	148/ 152
Количество гребней в <i>pars stridens</i> левая/правая элитра	55/53	71/76	65/66
Длительность слога (s)	4,2 $\pm$ 3,7	4,3 $\pm$ 2,7	7,3 $\pm$ 6,2
Количество щелчков /слог	14,8 $\pm$ 18,1	19,1 $\pm$ 13,3	26,3 $\pm$ 21,4
Частота щелчков (N/s)	5,1 $\pm$ 0,9	4,4 $\pm$ 0,9	3,9 $\pm$ 0,9
Длительность щелчков (s)	0,025 $\pm$ 0,008	0,020 $\pm$ 0,007	0,042 $\pm$ 0,001
Длительность интервалов между щелчками (s)	0,17 $\pm$ 0,4	0,23 $\pm$ 0,04	0,26 $\pm$ 0,05
Количество импульсов в одном щелчке	13,4 $\pm$ 4,0	10,5 $\pm$ 3,2	7,5 $\pm$ 2,2
Интервалы между импульсами (s)	0,002 $\pm$ 0,0006	0,001 $\pm$ 0,0005	0,004 $\pm$ 0,001

Существенные различия были обнаружены в длительности слога ($H(2, 60) = 23,8$; $p < 0,001$) и частоте щелчков ($H(2, 60) = 10,7$; $p < 0,005$) между видами (таблица 4.5).

Тем не менее, длительность интервала между щелчками не показала статистически значимых различий между сигналами разных видов.

Значимые различия были выявлены между сигналами тестируемых видов по параметру длительности щелчка ($H(2, 60) = 15,5$; $p < 0,001$). По этому параметру *P. proximus* и *P. nigrielytris* были более различимы от *P. subopacus*, чем между собой (таблица 4.5).

Таблица 4.5. Результаты парного сравнения параметров конкурентных сигналов у самцов *Polygraphus proximus*, *P. nigrielytris* и *P. subopacus*

Параметр	Вид	<i>P. subopacus</i>	<i>P. nigrielytris</i>
Длительность слога (s)	<i>P. proximus</i>	2,3	0,9
	<i>P. subopacus</i>		1,3
Количество щелчков/слог	<i>P. proximus</i>	2,7	2,2
	<i>P. subopacus</i>		0,5
Частота щелчков (s)	<i>P. proximus</i>	4,4**	2,5
	<i>P. subopacus</i>		1,8
Длительность щелчков (s)	<i>P. proximus</i>	6,01**	2,2
	<i>P. subopacus</i>		6,0**
Интервал между щелчков	<i>P. proximus</i>	7,4**	5,0**
	<i>P. subopacus</i>		1,9
Импульсов /щелчок	<i>P. proximus</i>	7,0**	3,2*
	<i>P. subopacus</i>		3,3*
Интервал между импульсами (s)	<i>P. proximus</i>	6,0**	2,7
	<i>P. subopacus</i>		7,1**

Z-values in cells, * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$ с коррекцией Бонферони

Количество импульсов /щелчок ($H(2, 60) = 38,8$; $p < 0,001$) показало самую высокую видовую специфичность. При попарном сравнении этого параметра сигнала статистически значимые различия были обнаружены для

всех пар сравниваемых видов (таблица 4.5). Длительность интервала между импульсами показала значимые различия, за исключением *P. nigrielytris* и *P. subopacus* (рисунок 4.9).

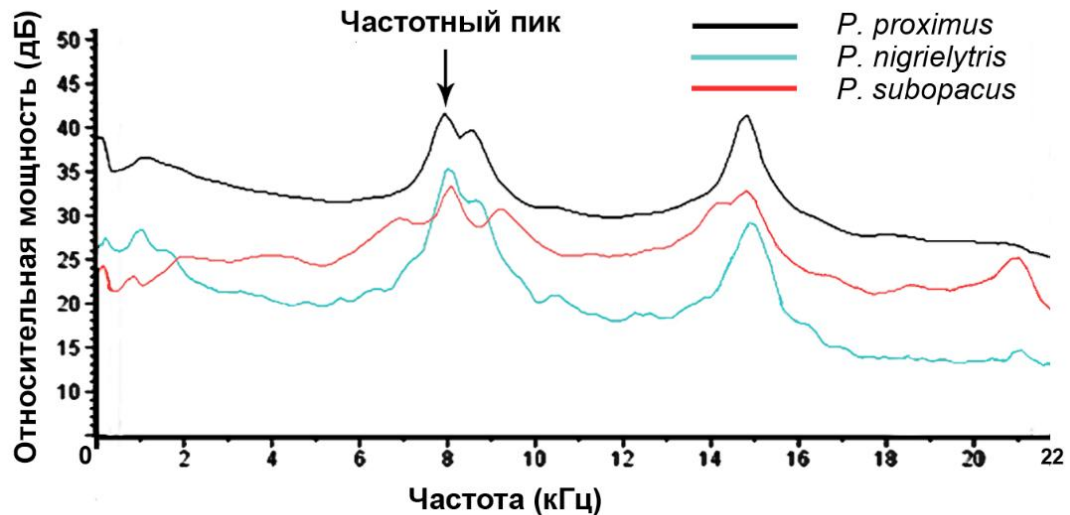


Рисунок 4.9. Фотографии особей *Polygraphus proximus*, *P. nigrielytris* и *P. subopacus* и сонограммы их агонистических акустических сигналов

Средние значения основного пика энергии показаны на рисунке 4.9. Было обнаружено, что энергия в основном сконцентрирована между частотами 2000 и 22000 Гц, что находится в диапазоне человеческого слуха, а два наиболее заметных пика были примерно на 8 и 14 кГц.

Насекомые были собраны в начале весеннего массового лета уссурийского полиграфа. Как и во вторичном ареале (Керчев, 2014), на Сахалине этот вид имеет самый ранний срок начала весеннего лёта среди короедов (Криволуцкая, 1958). На момент сбора большинство жуков этого вида были половозрелыми, они уже покинули дерево, на котором развивались или были готовы к расселению. В ходах *P. subopacus* и *P. nigrielytris* под корой деревьев, на которых они развивались наблюдались в основном предкуколки, куколки и молодые жуки со светлым, неокрепшим экзоскелетом. Половозрелых имаго для учёта собирали только с хорошо освещённых и прогреваемых участков. Таким образом, помимо специфичности к хозяину,

фенологическую изоляцию можно рассматривать как один из факторов межвидовой изоляции тестового вида.

Поведенческие различия между видами можно выявить через различия в системах спаривания. *P. suboracis* – единственный гаремно-полигинный из трех сравниваемых видов. Соотношение полов в его гнездах составляет около 2–5 самок на самца (Старк, 1952), а система спаривания двух других видов моногинная. Половое поведение *P. proximus* обсуждалось ранее (Керчев, 2014), тогда как данные об особенностях полового поведения *P. nigrielytris* приводятся впервые. Во время сбора насекомых в гнездах, заселенных жуками, всегда обнаруживалась только одна пара родительских жуков несмотря на то, что число яйцевых ходов, как и у уссурийского полиграфа составляло 1–4.

Морфологические характеристики стридуляционного аппарата *P. proximus* были описаны ранее (Sasakawa & Yoshiyasu, 1983), после чего были уточнены и дополнены (Керчев, 2015). Наличие стридуляционного аппарата у *P. suboracis* было впервые выявлено более ста лет назад, но описание морфологии не было приведено (Witchman 1912; Lyal and King, 1996). Для *P. nigrielytris* наличие стридуляции и морфологические особенности структур, участвующих в образовании звука (таблица 4.4) впервые указано в описываемом исследовании (Kerchev, 2019). В целом виды рода *Polygraphus* Er. схожи по морфологии стридуляционного аппарата, но различаются по морфометрическим признакам. Внутривидовое сравнение показывает вариации площади и количества гребней у *pars stridens* (Керчев, 2015), причем плотность гребней на единицу длины площади можно отметить, как более стабильную характеристику.

Как и многие другие насекомые, короеды физически ограничены в плане производства звуков из-за своего небольшого размера (Bennet-Clark, 1998). Изученные виды демонстрируют заметные различия в относительной амплитуде сигналов, что может быть связано с размером насекомых (таблица 4.4). Так среди сравниваемых видов наименьшие размеры были у *P. suboracis* (рисунок 4.10).

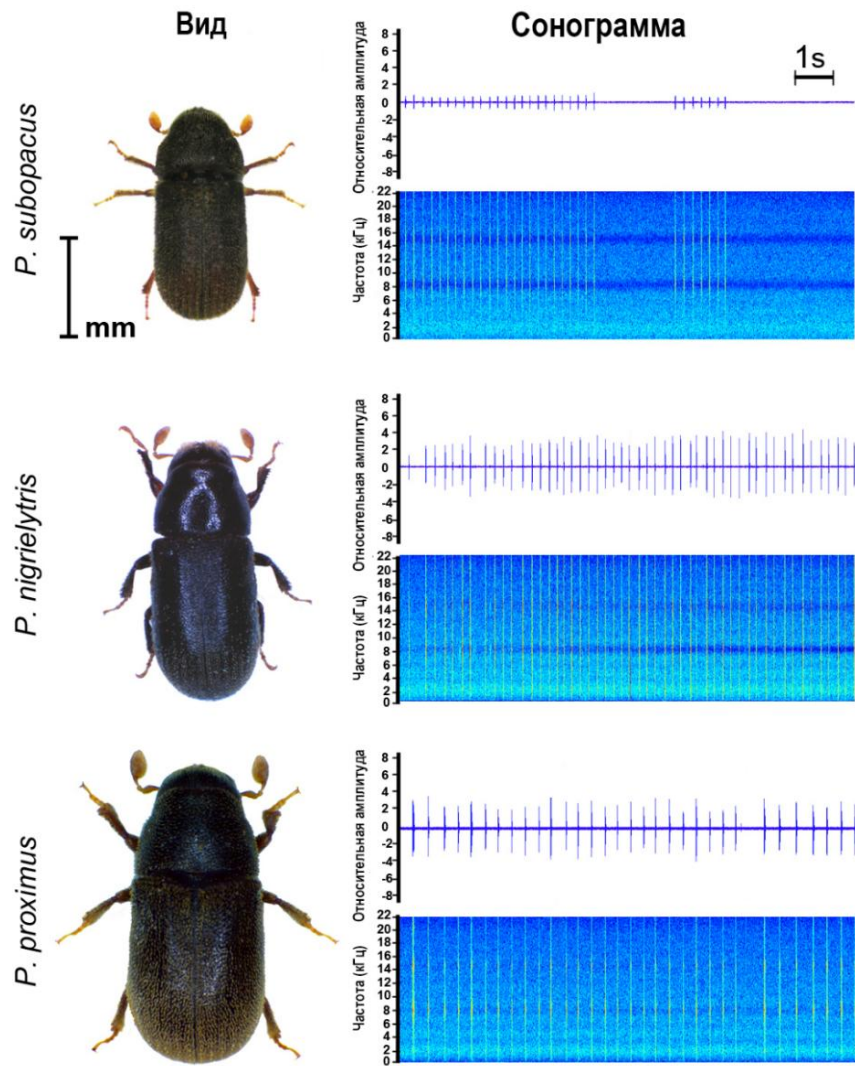


Рисунок 4.10. Имаго изучаемых видов и образцы их акустических сигналов: (A) *Polygraphus proximus*, (C) *P. nigrielytris*, (E) *P. subopacus*; (B, D, F) – соответствующие сонограммы сигналов

Среди цикад и сверчков самые мелкие виды производят сигналы с самой высокой частотой по сравнению с сигналами, производимыми более крупными видами. Подобная отрицательная корреляция между размером тела и частотными параметрами была отмечена ранее для короедов рода *Dendroctonus* (Yturralde and Hofstetter, 2015). Данное исследование выявило существенные различия между стридуляционными сигналами изучаемых видов по пяти из семи временных параметров. Не было обнаружено различий по таким параметрам, как количество щелчков на слог и длительность интервалов между ними.

Наибольшую специфичность параметры сигнала показали, начиная с параметров отдельных щелчков, что обусловлено, прежде всего, физиологическими особенностями вида и морфологией микроструктур их стридуляционного аппарата (Pureswaran et al., 2016; Kerchev, 2019).

Экспериментально установлено, что для распознавания внутривидового привлекающего сигнала самками кустарникового сверчка *Metrioptera roeselii* Hagen. достаточно короткого фрагмента сигнала, состоящего из 14 сигналов, повторяющихся не реже одного раза в минуту (Жантиев и Корсуновская, 2014). При конкурентном взаимодействии самцов *P. proximus* контакт длится более минуты только во время активной фазы конкуренции за самку, втачивающуюся в кору. В остальных случаях самец задерживается у входа в галерею, занимаемую сформировавшейся семьей, не более нескольких секунд (Kerchev, 2018). Следовательно, территориальный сигнал должен обладать характеристиками, позволяющими распознавать его за короткий промежуток времени, а щелчки как сигнальная единица обладает всеми необходимыми для этого характеристиками. В условиях эксперимента непрерывная стридуляция может быть обусловлена ограниченными возможностями избегания контакта между особями внутри арены.

Ряд различных этологических гипотез, которые уже были упомянуты, поддерживают особенности межвидовой изоляции и коммуникации. Видоспецифичность стридуляционных сигналов может быть дополнительным инструментом, обеспечивающим межвидовую изоляцию для особей, начавших заселение дерева. Во время взаимодействия самцов разных видов реципиент сигнала может не воспринимать его как сигнал отпугивания. Явная репеллентная реакция во время взаимодействия конспецифических особей может указывать на решающую роль этих сигналов в снижении внутривидовой конкуренции.

В ходе исследования было показано, что временные параметры внутривидовых сигналов тестовых видов демонстрируют существенные

различия по ряду характеристик не только между симпатрическими видами, но и с видом, имеющим четкое разграничение по растению-хозяину.

Видовая специфичность стридуляционных сигналов может быть дополнительным параметром репродуктивной изоляции видов, которые изредка встречаются на одном и том же виде деревьев. Прием и реакция на этот тип сигналов могут присутствовать как на межвидовом уровне взаимодействий, так и только при внутривидовых контактах. Для проверки возможности межвидовой коммуникации на уровне одного рода необходимо проводить эксперименты по воспроизведению, регистрируя ответы на чередующиеся внутри- и межвидовые сигналы. С биологической точки зрения сигналы, издаваемые самцами одного вида, могут снижать внутривидовую конкуренцию при высокой плотности популяции.

Особый интерес представляет возможность использования видоспецифических характеристик акустических сигналов короедов для идентификации и обнаружения чужеродных видов. Среди протестированных параметров сигналов стридуляции можно выделить следующие специфические характеристики для рода *Polygraphus*: длительность щелчков, количество ударов импульсов за щелчок и интервал между ударами импульсами. Несмотря на ограничения, связанные с анализом, который проводился на основе усредненных акустических данных и иногда включал сигналы обоих самцов, этот метод может быть универсально использован для составления библиотек видоспецифичных сигналов с целью дальнейшей разработки методов обнаружения и видовой идентификации короедов.

4.4.4. Температурная и контекстная зависимость сигналов

Насекомые являются пойкилотермными животными, и большая часть их активности напрямую зависит от условий окружающей среды (Walker, 1975; Pires и Hoy, 1992; Sanborn, 2004). Температура влияет на скорость биохимических процессов в организме насекомых и на нервно-мышечную

реакцию, которая сильно модулирует акустическую коммуникацию (Gerhardt и Huber, 2002; Sanborn, 2006). Одним из важных вопросов, является температурная зависимость модуляции стридуляционных сигналов и правильность их распознавания организмом реципиентом. При выборе полового партнера предполагается, что эта проблема может быть решена насекомыми двумя способами (Conrad et al., 2017). Один из способов – «температурная связь», когда изменение сигнала сопровождается параллельными изменениями в предпочтениях приемника, возникающими в результате изменения температуры (Gerhardt, 1978). Другая возможность заключается в том, что предпочтение получателя сигнала остается неизменным, независимо от температуры. В этом случае сигналы, которые меньше модулируются температурой, будут распознаваться правильно, а в случае сигналов спаривания будут более привлекательными (von Helversen and von Helversen, 1981; Ritchie et al., 2001).

Влияние температурных колебаний на параметры акустических сигналов изучалось в основном на примере нескольких таксономических групп, которым отдавали предпочтение специалисты по биоакустике: прямокрылые Orthoptera и полужесткокрылые Hemiptera (Doherty, 1985; Souroukis et. al., 1992; Pires, Hoy, 1992; Korsunovskaya, Zhantiev, 2007; Жемчужников, Князев, 2015). Узкая избирательность при выборе модельного организма привела к существенной диспропорции в изучении влияния температуры на акустическую коммуникацию насекомых и не затронула наиболее крупные отряды, такие как жесткокрылые Coleoptera, перепончатокрылые Hymenoptera и полужесткокрылые Hemiptera (Fonseca, Revez, 2002; Sanborn, 2004; Andrew et al., 2013; Conrad et al., 2017). Диапазон изучаемых видов должен быть расширен из-за эффектов полисемии в коммуникативной активности, которые наблюдаются даже внутри родственных видов (Sanborn and Mater, 2000; Fonseca and Revez, 2002; Sueur and Sanborn 2003; Sanborn, 2006).

Зависимости параметров акустического сигнала уссурийского полиграфа от изменения температуры окружающего воздуха была проверена в экспериментальных условиях (Kerchev, 2020).

Во время регистрации сигналов при температуре 5–30 °С было обнаружено, что по крайней мере 22 из 37 протестированных жуков издают сигналы (например, набор 10-секундных записей стридуляции одного и того же самца при разных температурах (Kerchev, 2020). При повышении температуры до 35 °С только восемь самцов продолжали стридулировать. Только четыре особи стридулировали во всех семи температурных условиях. Контрольная группа из четырех жуков, которая была записана при температуре 22 °С в течение всего экспериментального периода, стабильно сохраняла способность подавать сигналы.

Анализ изменчивости характеристик сигнала у самцов показал высокую согласованность для таких характеристик, как интервал между импульсами в одном щелчке, интервал между щелчками, их длительностью и их частотой. Медианное соответствие было установлено для параметров длительности слога и количества щелчков на слог (таблица 4.6).

Таблица 4.6. Результаты анализа изменчивости параметров сигнала у самцов *Polygraphus proximus* в зависимости от температуры

Параметр	(N)	W (r'-values)	H -test (Z '-values)
Интервальный между слогами	283	0,14	146,14*
Длительность слога	283	0,5	46,46*
Количество щелчков на слог	283	0,31	14,3
Частота щелчков	278	0,95	176,97*
Длительность щелчков	277	0,80	114,98*
Интервал между щелчками	276	0,89	159,20*
Количество импульсов на щелчок	274	0,09	12,8
Интервал между импульсами	276	0,85	122,96*

* $p < 0,001$, без звездочки – незначимо. В столбце H -тест приведены значения Z -фактора (мера размера статистического эффекта).

При множественных сравнениях были установлены высокосignимые различия почти для всех параметров сигнала при проверяемых (рисунок 4.11)

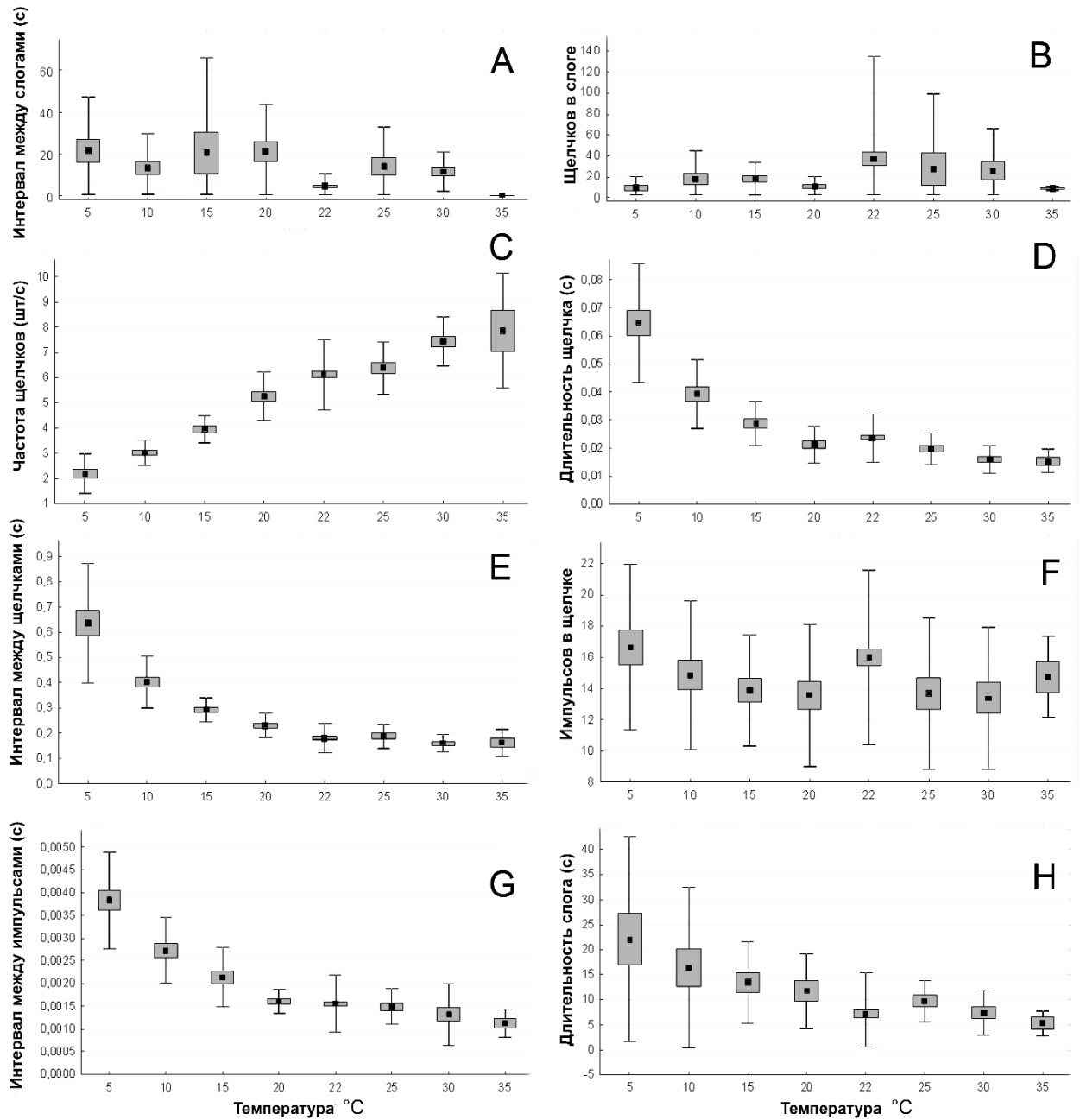


Рисунок. 4.11. Характеристики простых сигналов во время взаимодействия самцов и самок при тестируемых температурных настройках: А. – межслоговой интервал; В – количество щелчков на слог; С – частота щелчков; Д – длительность щелчков; Е – интервал между щелчками; F – количество импульсов; G – интервал между импульсами; Н – длительность слога характеристиках, за исключением количества щелчков на слог и количества импульсов на щелчок.

Среди проанализированных характеристик сигналов *P. proximus* была обнаружена сильная корреляция между температурой окружающей среды и частотой щелчков (корреляции рангов Спирмена ($r_s = 0,8$; $p < 0,05$). Средний коэффициент отрицательной корреляции с повышением температуры был отмечен для нескольких параметров, а именно: длительность щелчков, интервал между щелчками и интервал между импульсами ($r_s = -0,6$; $p < 0,05$). Слабая обратная связь с температурой наблюдалась для длительности межслогового интервала ($r_s = -0,4$; $p < 0,05$) и длительности слога ($r_s = -0,3$; $p < 0,05$). Не было установлено статистически значимых корреляций с температурой для количества импульсов или щелчков на слог ($r_s = 0,02$; $r_s = 0,04$; $p > 0,05$ соответственно). Впервые установлена корреляция между изменением температуры и временными параметрами сигнала у короедов и для жесткокрылых насекомых в целом.

Не было выявлено статистически значимой связи между длительностью слога и количеством щелчков на слог, и, вероятно, она больше зависит от контекста, как было описано ранее (Kerchev, 2019). Колебания температуры не привели к значительным изменениям количества импульсов на один щелчок.

Сильная корреляция между частотой щелчков в единицу времени и повышением температуры была отмечена ранее для многих представителей Orthoptera (Doherty, 1985; Beckers and Schul, 2008) и других холоднокровных животных, в том числе таких как амфибии (Gayou, 1984). Увеличение частоты щелчков также вызывало уменьшение их длительности, без изменения амплитуды движения брюшка, которая в противном случае оказала бы влияние на количество импульсов за щелчок. Как показали нейрофизиологические исследования кузнечиков и сверчков, импульсы некоторых спонтанно активных нейронов в центральной нервной системе насекомых являются результатом фазовых перестроек, которые способны синхронизироваться в основном с конспецифичными сигналами. Этот механизм, действуя как внутренний осциллятор, позволяет выделять внутривидовые сигналы с небольшим отличием в ритме от внешнего шума (Жантиев и Корсуновская,

2014). Механизмы, используемые при массовой синхронизации конспецифических сигналов у насекомых, использующих другой канал для коммуникации, вероятно, имеют ту же нейрофизиологическую природу (например, светлячки, (Carlson et al., 1976)). Таким образом, значительные модуляции сигналов, которые отмечаются в диапазоне температур от 5 до 30°C, и работа механизма их распознавания для поддержания роли внутривидовой коммуникации, скорее всего, работают в соответствии с теорией «температурной связи», о которой упоминалось ранее.

Число насекомых, издавших сигналы ($n = 22$), показывает, что низкотемпературная установка (5°C) не является пороговой для производства акустических сигналов и общей активности взрослых особей. Эта температура на 10°C ниже той, при которой происходит массовый весенний лет жуков в регионе инвазии (Керчев, 2014). Таким образом, акустические сигналы являются первым способом общения короедов на стадии имаго, и, вероятно, сохраняют приоритетное значение до момента питания тканями свежего дерева-хозяина.

Предположительно коллективное стридулирование самцов после зимовки может служить сигналом для колонии под корой о том, что температура окружающей среды достигла значений, подходящих для расселения, или сигналом для самок о выходе из-под коры дерева, на котором они развивались.

Резко сниженное количество стридулирующих самцов при 35°C также указывает на то, что эта температура превышает пределы оптимальных условий. В полевых условиях было отмечено, что *P. proximus* избегает колонизации южной стороны ствола дерева, которая подвергается воздействию прямых солнечных лучей.

Хотя ни один из тестируемых самцов, выпущенных на арену, не находился под защитой своего гнезда и не вел себя агрессивно относительно соперника, характеристики их сигналов (за исключением слоговых параметров) по временным параметрам были схожи с сигналами контекста

соперничества или агрессии (Kerchev, 2019). Вероятно, необходимым условием для стридуляции самцов в контексте ухаживания является наличие агрегационных феромонов, продукция которых была исключена дизайном эксперимента.

Таким образом установлено, что температура влияет на производство акустических сигналов *P. proximus* через изменения ритмичности стридуляции, о чем свидетельствуют измененные характеристики сигнала, которые зависят от частоты движений насекомых.

Эти результаты позволили установить несколько закономерностей в температурной зависимости акустической сигнализации у короедов, которые могут быть универсальными для видов с различными типами стридуляции. Однако для других родов и, возможно, для видов внутри рода *Polygraphus* тенденции и зависимость от температурных эффектов могут быть разными и могут потребовать индивидуального подхода для различных видов.

4.4.5. Влияние трансляции сигнала на микропопуляционные характеристики короедов

В лабораторных условиях проведены playback эксперименты по определению влияния внутривидовых сигналов на продукцию самками агрегационных феромонов и определение ряда критериев, позволяющих оценить степень воздействия этих сигналов на поведение насекомых на микропопуляционном уровне. Эксперименты заключались в трансляции на протяжении 55 дней на один из экспериментальных вариантов колонизированных отрезков ствола дерева видоспецифических сигналов, производимых самцами. Второй вариант был подвержен шумовому воздействию. Третий – контрольный вариант колонизированных отрезков не подвергался внешним шумовым раздражителям. Отрезки пихтового горбыля (20×12, толщина луба 9,5– 7,5 мм) были помещены в цилиндрические контейнеры диаметром 15 см и длиной 150 см.

На протяжении эксперимента фиксировались факты втачивания насекомых в отрезок и случаи покидания короедами своих гнезд. По прошествии периода развития одной генерации под звуковым воздействием была оценена суммарная смертность самцов и самок в галереях, протяженность маточных ходов, плодовитость самок на основе количества яйцевых камер, смертность на личиночной стадии и успешность завершения развития потомства.

В результате проведения playback эксперимента с трансляцией сигнала соперничества самцов “стресс” на протяжении образования и всего процесса развития короедных семей установлено наличие значимых изменений ($\chi^2=20,5$; $p=0,00$) в длине маточного хода и длине личиночных ходов при воздействии шумов и внешнего сигнала ухаживания (рисунок 4.12).

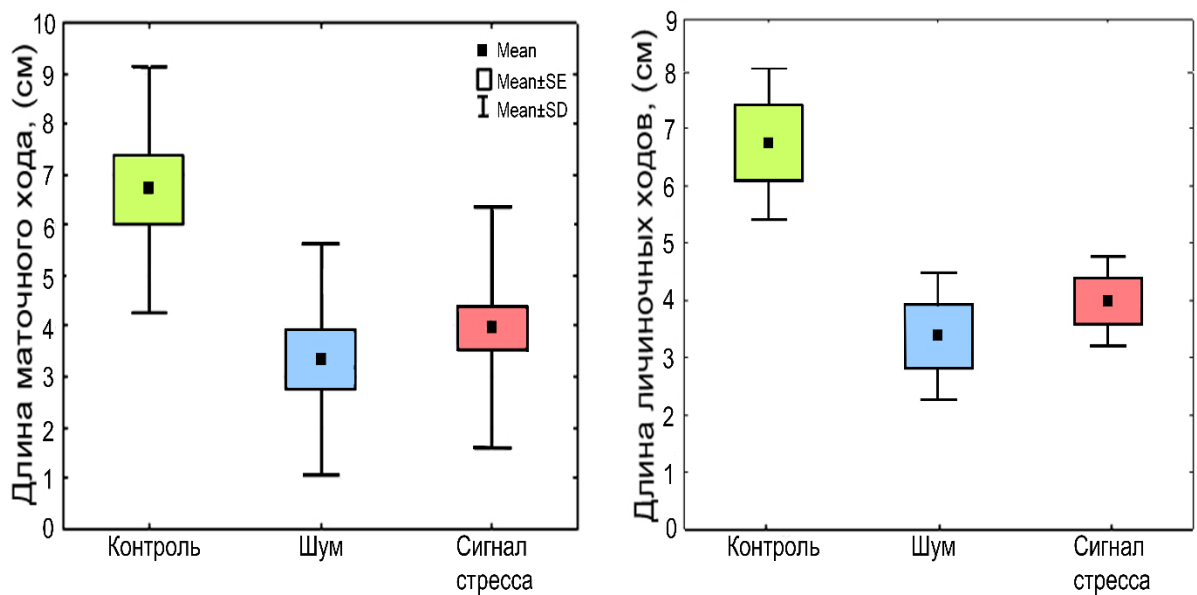


Рисунок 4.12. Результаты эксперимента по оценке внешних раздражителей на популяционные показатели

Полученные результаты подтверждают наличие территориального контекста в сигналах самцов. При этом статистически значимых отличий в эффекте воздействия на поведение насекомых между вариантами рандомизированных шумов и трансляции усиленного сигнала самцов этого

вида не установлено ($z=0,9$). Воздействие случайных шумов, вероятно, вызывает реакцию избегания у вточившихся насекомых, что приводит к более компактному расположению семей и ограниченному использованию кормового субстрата. Обычно сокращение протяженности маточных галерей происходит при увеличении плотности популяции. Кроме того, в 11 % семей, подвергшихся шумовому воздействию, отмечено агонистическое поведение самца по отношению к самке, завершившееся актом каннибализма. В варианте воздействия “стресс” сигнала отмечено аналогичное поведение в 3% семей. В контрольном варианте агрессии самца по отношению к самке не отмечено.

Полученные результаты доказывают, что акустические сигналы являются полноправным элементом коммуникативной системы короедов, активно влияющим на их пространственную организацию и социальное поведение. Это расширяет наше понимание механизмов регуляции плотности популяции, показывая, что помимо химических сигналов, важную роль играют и другие каналы связи, способные модулировать репродуктивный успех и уровень агрегации семей на субстрате.

4.5. Роль коммуникации короедов в поддержании их микроценозов

Эволюция разнообразных средств внутривидовой коммуникации (биохимической, акустической, тактильной) у короедов была направлена на решение ключевых задач: облегчение поиска полового партнера, обеспечение репродуктивной изоляции близких видов и регуляцию степени агрегации семей на кормовом субстрате (Swaby, Rudinsky, 1976; Sauvard, 2007; Byers, 2007; Raffa et al., 2015). Однако эти сигналы не существуют в вакууме; они встроены в сложную сеть экологических взаимодействий, где выполняют множественные функции.

Важнейшим фактором, влияющим на коммуникацию короедов, являются их микробные симбионты. Короеды образуют единый холобионт с разнообразными бактериями и дрожжами, населяющими их кишечник

(Delalibera et al., 2005; Vasanthakumar et al., 2006) и поверхность хитиновых покровов (Six and Paine, 1998; Lim et al., 2005). Эти симбионты не только участвуют в переваривании пищи (Hodges et al., 1968; Coppedge et al., 1995) и защите от патогенов (Cardoza et al., 2006), но и играют ключевую роль в синтезе феромонов (Brand et al., 1975). Микроорганизмы продуцируют широкий спектр летучих веществ (спирты, эфиры, терпены), которые варьируют у разных видов грибов и дрожжей (Hanssen, 1993; Dorado et al., 2000; Lanza and Palmer, 1977; Mironov et al., 1982). Таким образом, симбионты напрямую влияют на видоспецифичный семиохимический портрет короеда, опосредуя его взаимодействие с окружающей средой.

Семиохимические соединения, являющиеся агрегационными феромонами для короедов, одновременно выступают и в качестве кайромонов – сигналов для их естественных врагов. Это формирует сложный экологический баланс: симбионты, поддерживая жизнь короедов, одновременно повышают их уязвимость, производя летучие вещества, привлекающие энтомофагов.

Хищники и паразитоиды активно используют эти сигналы. Хищники (например, пестряк *Th. femoralis* часто ориентируются непосредственно на феромоны короедов (Wood, 1982), проявляя избирательность к их определенным компонентам и отслеживая их вариации (Miller et al., 1997; Raffa and Klepzig, 1989; Costa and Reeve, 2011). Паразитоиды (например, *Tomicobia tibialis* Ashmead, 1904 (Pteromalidae)) часто используют комбинации феромонов и растительных летучих веществ (Seybold et al., 1995). Инокуляция отрезков кормовых растений аксеничными культурами симбионтов короедов (*Ophiostoma spp.* и *Burkholderia spp.*) наглядно показывает (Boone et al., 2008), что такие паразитоиды, как *Heydenia unica* Heydeniidae Hedqvist, 1961 (Pteromalidae), и хищные мухи-короедницы (Dolichopodidae) используют для поиска хозяев летучие соединения метаболизма грибов и бактерий. Так, применение искусственных феромонных смесей короеда-типографа для отлова *I. amitinus* показало, что основным объектом отлова стал сам типограф,

а вторым по численности (9,5%) – хищник *Th. femoralis* (Керчев и др., 2025). Это доказывает, что феромоны служат эффективным кайромоном, позволяя хищникам отыскивать жертву по универсальному компоненту их феромона и включать в свой рацион даже инвазионные виды короедов.

Летучие вещества также привлекают многочисленных обитателей ходов короедов (Nitidulidae, Staphylinidae, Tenebrionidae, Histeridae и др.), которые выбирают свежие ходы для откладки яиц, обеспечивая потомство благоприятной средой.

Если летучие вещества помогают найти заселенное дерево, то для точной локализации жертвы внутри древесины многие организмы используют акустические и вибрационные сигналы. В замкнутых пространствах ходов химические сигналы могут быть менее эффективны из-за ограниченной циркуляции воздуха, тогда как вибрации, создаваемые движением короедов и их личинок, служат надежным ориентиром. Эксперименты показывают, что личинки хищников (например, муравьежука или короедницы *Medetera penicillata* Neg., 1970 (Diptera: Dolichopodidae)) успешно отыскивают личинок *P. proximus*, даже замурованных в ходах, реагируя на малейшие вибрации от их движения и питания (Керчев, 2014). Хотя прямых исследований по ориентации нематод и клещей в ходах короедов нет, можно предположить, что вибрационные сигналы играют ключевую роль и для них, аналогично тому, как это происходит у почвобитающих видов, где органическое вещество снижает эффективность химических аттрактантов (Torr et al., 2004).

Эволюция феромонов у короедов, вероятно, связана с изменениями в производстве и/или реакции на отдельные компоненты. Исследования Cognato (1998) показывают, что, несмотря на филогенетическую инерцию, ключевые феромоны (ипсенол и ипседиенол) изменялись несколько раз в филогении *Ips*. Большинство изменений связано с утратой производства или реакции на один из компонентов и происходило на протяжении всей истории группы, не демонстрируя жестких исторических ограничений (Cognato et al., 1997; Cognato, 1998). Межвидовая конкуренция и давление хищников,

использующих феромоны в качестве кайромонов, являются одними из движущих сил, способствующих такому разнообразию (Wood, 1982).

Таким образом, коммуникация у короедов представляет собой сложный комплекс химических, акустических и тактильных сигналов. Поведение, опосредованное этими сигналами, является ключевым компонентом, позволяющим особям формировать вокруг себя и интегрироваться в случаях инвазии в сложные сообщества. Оно проявляется не только в создании оптимизированной среды (устройство галерей), но и в формировании сбалансированных социальных взаимодействий (кооперация и конкуренция). Эта система связей регулирует численность популяций, взаимодействие «хищник-жертва», конкуренцию и, в конечном счете, все аспекты популяционной экологии, обеспечивая устойчивость и функционирование всей экосистемы.

4.6. Заключение по Главе 4

Пространственное поведение уссурийского полиграфа характеризуется бимодальной стратегией расселения: основная часть популяции заселяет деревья в радиусе нескольких десятков метров, тогда как отдельные особи способны к дальнему расселению (>1 км), инициируя новые очаги. Динамика усыхания напрямую зависит от пространственной структуры и породного состава насаждений.

Химическая коммуникация исследованных видов короедов демонстрирует высокую видоспецифичность и сложность. Установлено, что у *P. proximus* агрегационный феромон продуцируется самцами (Viklund et al., 2025), а его активность регулируется при взаимодействии полов. Для инвазионного вида *I. amitinus* существующие коммерческие аналоги феромонов оказались неэффективными для мониторинга в условиях Сибири, что объясняется как возможными генетическими различиями инвазионной

популяции, так и влиянием нового растения-хозяина (*P. sibirica*) на состав феромонной смеси.

Акустическая коммуникация *P. proximus* представляет собой сложную многофункциональную систему. Впервые детально описана морфология стридуляционного аппарата и доказано наличие двух механизмов сигнализации (элитро-тергального и элитро-тибиального), используемых в разных поведенческих контекстах (стресс, соперничество, ухаживание). Установлены достоверные межвидовые различия в сигналах у видов рода *Polygraphus*, выполняющие роль репродуктивного изолирующего механизма. Впервые для жуков показана выраженная температурная зависимость временных параметров акустических сигналов.

Экспериментально доказано, что акустические сигналы являются значимым экологическим фактором, регулирующим микропопуляционные характеристики короедов. Трансляция конспецифических сигналов соперничества и случайного шума вызывала стресс-реакцию, проявляющуюся в сокращении длины маточных и личиночных ходов, провокации агонистического поведения и каннибализма. Это подтверждает роль акустического канала в регуляции пространственно-этологической структуры и демографии микропопуляций.

Коммуникационные системы короедов интегрированы в комплексные экологические сети. Семиохимические сигналы (феромоны) одновременно выполняют функцию кайромонов для хищников и паразитоидов. Виброакустические сигналы (семиофизические) являются критически важным ориентиром для энтомофагов в условиях замкнутого пространства ходов. Акустические факторы способны модулировать плотность поселения и использование ресурса.

Таким образом, успех инвазии и массового размножения короедов определяется эффективностью их комплексных коммуникационных систем, обеспечивающих внутривидовую координацию и для массового развития. Однако поддержание жизнеспособности в таких плотных скоплениях требует

механизмов сдерживания эпидемий. Таким механизмом у *P. proximus* выступает развитый социальный иммунитет (каннибализм, изоляция погибших особей), детально рассмотренный в Главе 5 в контексте взаимодействия с комплексом энтомопатогенов.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МИКРОЦЕНОЗОВ ИНВАЗИОННЫХ КОРОЕДОВ-ДЕНДРОФАГОВ

5.1. Введение к Главе 5

Как было показано в обзоре литературы (Глава 1), успех инвазии стволовых дендрофагов определяется не только особенностями вида-хозяина, но и комплексом его симбионтов, формирующих целостный микроценоз. Симбиотические взаимодействия, включающие мутуалистические, антагонистические и комменсальные связи, широко распространены среди короедов и видов – представителей других таксонов, обитающих в их ходах, являются ключевым фактором их экологии и эволюции, влияющим на питание, защиту от патогенов и коммуникацию (Barras, 1970; Six, 2011; Kirisits, 2004; Hofstetter et al., 2015). Не смотря на их важнейшую роль, традиционные исследовательские подходы часто фокусируются на изучении парных взаимодействий (например, «короед – гриб»), в то время как комплексные работы, рассматривающие микроценоз как единую, коадаптированную и транспортируемую систему, практически отсутствуют. Такой холистический подход особенно важен в контексте биологических инвазий, где судьба всего симбиотического комплекса определяет успех проникновения вида-хозяина в новые экосистемы.

В связи с этим, данная глава посвящена проверке гипотезы о том, что успех инвазии определяется не отдельным видом-хозяином, а совместным переносом и функциональным воспроизводством целостного микроценоза, обладающего устойчивым ядром и пластичностью к интеграции местных видов.

Для достижения этой цели проанализирован массив оригинальных данных, собранных за 15 лет исследований с использованием комплекса методов (см. Главу 2), включая молекулярно-генетический анализ, морфологическую идентификацию, получение аксенных культур,

физиологические исследования, и биотестирование. Анализ охватывает все основные компоненты микроценоза связанного с короедами: грибных и бактериальных симбионтов (включая эндосимбионтов), нематод, клещей и насекомых-спутников.

Глава структурирована следующим образом: в разделах 5.2 и 5.3 представлен сравнительно-экологический анализ микроценозов *Polygraphus proximus*, Blandford, 1894 и *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) соответственно, сфокусированный на выявлении консервативного ядра симбиотического комплекса и закономерностей формирования его вариативных компонентов в новых условиях. Для каждого модельного вида акцент сделан на наиболее изученных и функционально значимых блоках его микроценоза. В разделе 5.4 на основе полученных данных проведен кросс-видовой сравнительный анализ, направленный на выявление общих структурных и функциональных инвариантов организации микроценозов инвазионных дендрофагов. В заключительном синтезе (раздел 5.5) обобщены доказательства гипотезы о совместном переносе ядра микроценоза и сформулирована обобщенная модель его роли в преодолении инвазионных барьеров.

5.2. Микроценоз уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus*

Анализ микроценоза уссурийского полиграфа был направлен на проверку гипотезы о формировании устойчивого, транспортируемого симбиотического ядра в процессе инвазии. В качестве модельных регионов сравнения выступили нативный ареал (Приморский край и о. Сахалин) и зона первичной инвазии в Западной Сибири (Томская область). Для оценки стабильности выявленного ядра в дальнейшем были привлечены материалы из других регионов вторичного ареала. Комплексный анализ включал метагеномное секвенирование (NGS) бактериома и микобиома, молекулярную идентификацию эндосимбионтов, а также экспериментальные исследования функциональных взаимодействий.

5.2.1. Анализ микробиома уссурийского полиграфа в первичном и инвазионном ареалах

Впервые для анализа микробиома уссурийского полиграфа использовались материалы, собранные в его первичном ареале (о. Сахалин) и инвазионной популяции (Томская область) в 2015 г. Всего было проанализировано 18 образцов и получено 277837 прочтений, относящихся к 431 OTU. Установлено, что во вторичном ареале происходит снижение разнообразия бактериального и грибного сообщества симбионтов уссурийского полиграфа. В обоих сообществах (бактериальном и грибном) отмечено двукратное уменьшение OTU и индекса Чао во вторичном ареале по сравнению с первичным (тест Манна-Уитни, $P < 0,05$). Хотя выравненность обилия в сообществах (индекс Шеннона) была довольно высокой (> 2) и существенно не различалась у исследуемых популяций, что может свидетельствовать о стабильности сообществ микроорганизмов в обоих локациях.

Кластерный анализ показал, что сообщества микроорганизмов томской и сахалинской популяций образуют отдельные клады, но при этом для грибного сообщества (по сравнению с бактериальным) характерно более отчетливое дистанцирование между вторичным и первичным ареалом (рисунок 5.1). Для сообществ первичного ареала характерно большее количество уникальных OTU – встречающихся только в одном из двух местообитаний. Так для обеих локаций отмечено 56,6% уникальных OTU бактерий, но их количество в первичном ареале составляло 33,3 %, а во вторичном ареале – 23,3%. Еще большие отличия установлены по грибному сообществу. Почти 80% OTU отмечалось только в первичной либо инвазионной популяциях. Количество уникальных грибных OTU в сахалинской популяции – 115, в томской – 39.

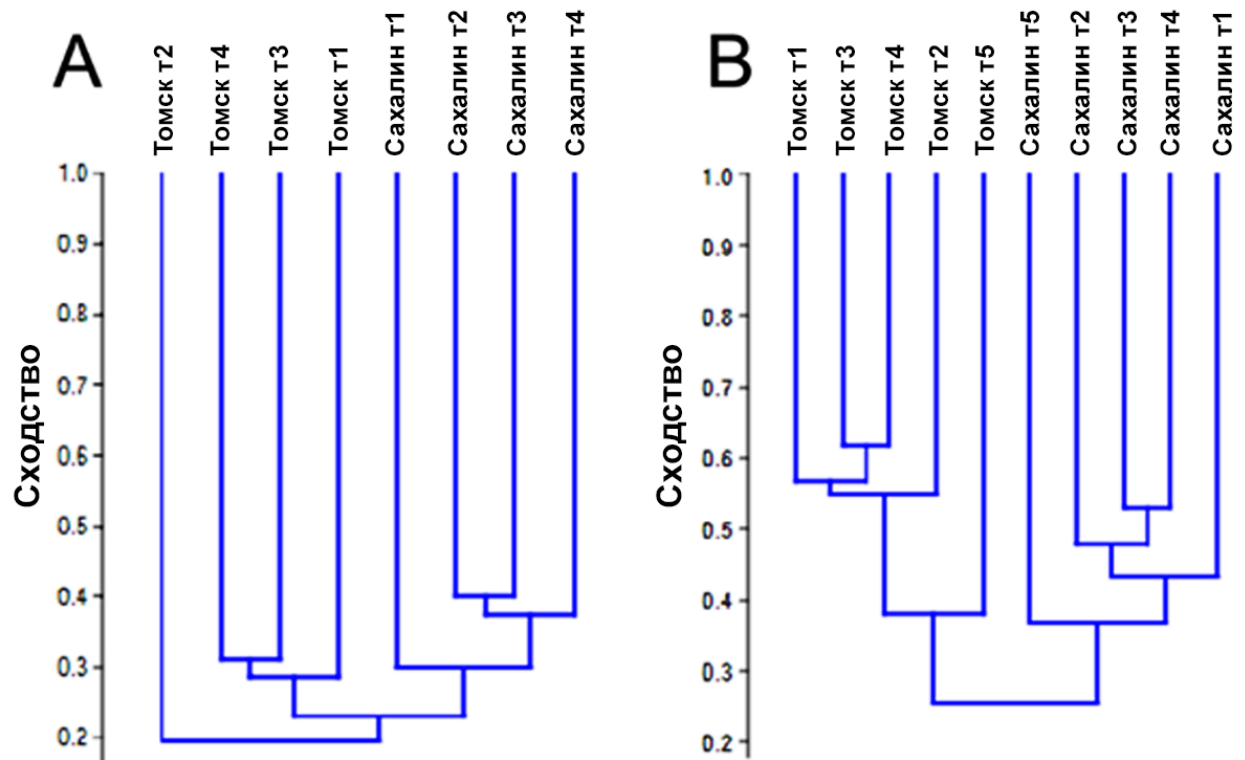


Рисунок 5.1. Дендрограммы сходства бактериома (А) и микобиома (В) уссурийского полиграфа из томской и сахалинской популяций. Анализ проведен на уровне OTU с использованием индекса Жаккара

Ядро бактериома уссурийского полиграфа в западносибирской и сахалинской популяциях составляли энтеробактерии (unc Enterobacteriales и unc Enterobacteriaceae). Сопоставление с типовыми культурами генбанка показало наибольшую их близость к родам *Biostraticola*, *Gibbsiella*, *Rahnella*, *Serratia* и *Erwinia*. Также относительно высокое обилие отмечено у unc. *Proteobacteria*, *Pseudomonas*, *Pseudoxanthomonas*, *Mycobacterium*, *Acinetobacter* и *Rickettsia*.

Анализ встречаемости отдельных компонентов микробиома показал наличие значимых отличий между двумя популяциями по таким представителям бактерий как: OTU-1 unc. Enterobacteriales ($p=0.03$), составлявшая в образцах из нативного ареала 30%, а в инвазионном 50% соответственно. (рисунок 5.2).

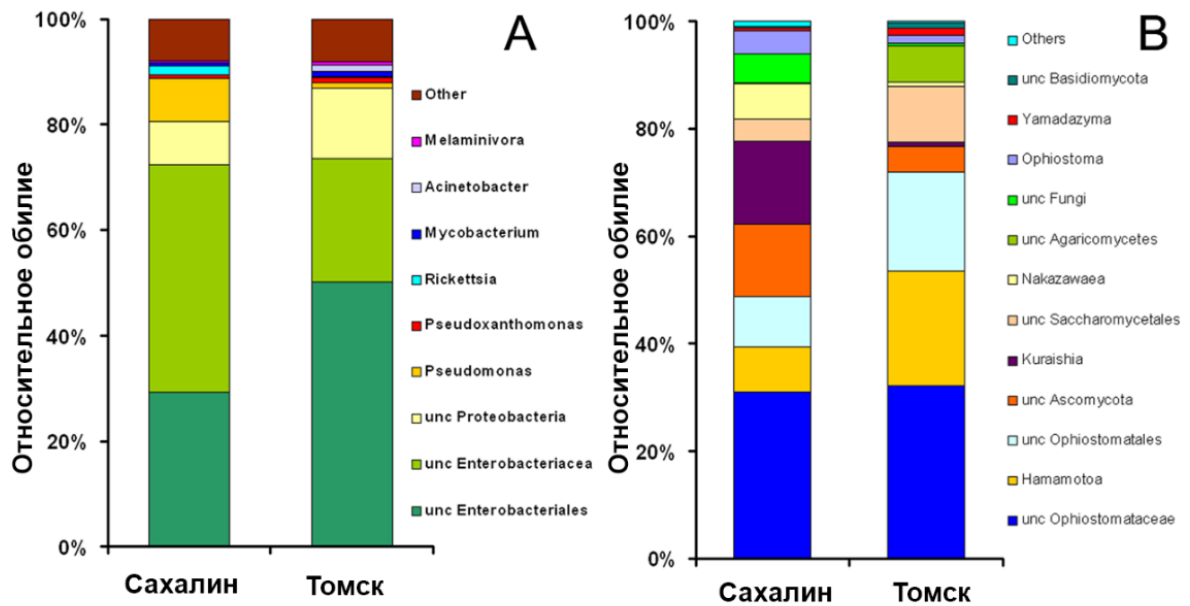


Рисунок 5.2. Относительное обилие основных компонентов микробиома уссурийского полиграфа в первичном и инвазионном ареалах.

(А – бактериом; В – микобиом)

Данная бактерия наиболее близка к представителям родов *Biostraticola* и *Gibbsiella*. Среди представителей последнего рода имеются вероятные фитопатогены – возбудители бактериальной водянки древесных растений (Brady et al., 2010). Во всех образцах с высоким значением относительного обилия был выявлен эндосимбионт *Wolbachia pipientis* (Томск – 13,4%; Сахалин – 8,4%). Преимущественно в сахалинских образцах (Томск – 0,2%; Сахалин – 17,5%; $p=0,03$) обнаруживается OTU, имеющая 100% сходство с граммотрицательной бактерией *Rahnella aquatilis*, обнаруживаемой в том числе среди облигатных симбионтов у короеда *Dendroctonus frontalis* Zimmermann, 1868, отвечающих за азотфиксацию и метаболизм фенолов (Govindarajulu et al., 2020). Аналогичное сходство эта OTU имела с условно-патогенными представителями кишечной биоты *Serratia* sp. В сахалинских пробах – 8%, и в Томских – 0,6 % ($p=0,03$) составили бактерии рода *Pseudomonas*. Значимые отличия обнаружены в соотношении *Rickettsia* (Сахалин – 1,7 %, Томск – 0,04 %; $p=0,03$). В сахалинских образцах было отмечено значимо большее обилие *Sphingomonas polyaromaticivorans* (Сахалин – 0,13%; Томск – 0,01 %; $p=0,03$).

Только в образцах из первичного ареала отмечались OTU наиболее близкие к *Paraburkholderia xenovorans* (сходство 99,53%) известных в качестве организмов способных нейтрализовывать в результате метаболизма различные токсичные ароматические соединения (Méndez et al., 2025). Также только в сахалинских образцах обнаруживались OTU наиболее близкие к *Chitinophaga costaii* - эндосимбионтам сосны приморской (Proença, et al., 2014).

Что касается грибного сообщества, наибольшее обилие в образцах (по 30% в Сахалинской и Томской области) имели OTU офиостомовых грибов наиболее близких к виду *Graphilbum rectangulosporium*, ранее отмеченному в ходах полиграфа на интродуцированной *Abies balsamea* в Японии (Ohtaka et al., 2006). В обоих ареалах отмечена высокая доля OTU дрожжей рода *Hamamotoa*. Бласт-анализ показал их наибольшую близость к *Hamamotoa lignophila*. Функциональная роль этого вида заключается в ферментировании пяти и шестиатомных полисахаров из ксилемы, и являющихся неотъемлемым компонентом кишечной микобиоты стволовых дендрофагов (Sevim et al., 2016). Вероятно, аналогичную роль выполняют дрожжевые грибы, имеющие сходство с видом *Kuraishia capsulata* (99,7%) имеющий относительное обилие 16,1% в сахалинских образцах и 0,7% в образцах из вторичного ареала. В два раза большую долю в образцах вторичного ареала составляли OTU дрожжевых грибов *Candida tenuis*, являющиеся представителями лесных биогеоценозов (Максимова, Чернов, 2004). Среди доминирующих OTU (Сахалин – 9,9%, Томск 1,6%) также отмечены дрожжи наиболее близкие к штамму LCF-18 *Pichia* sp., выделенному из грибов в Тайване (Rosa et al., 2023). Почти вдвое чаще в сахалинских образцах встречалась OTU *Nakazawaea holstii* (Сахалин – 6,7%; Томск – 0,8%). В Томской области отмечался компонент наиболее близкий (99,09%) к видам рода *Cylindrobasidium* sp., ранее описываемых (Vaz et al., 2018) в качестве эндофитов только лиственных растений (Томск – 6,7%, Сахалин – 0,005%). Только в сахалинских образцах (6 %) отмечена OTU, отнесенная к *Grosmannia*, видимо являющийся обычным представителем

дальневосточной микобиоты и связанной со стволовыми дендрофагами, обитающими на елях (Ando et al., 2016). Последнее может быть связано с тем, что в первичном ареале у уссурийского полиграфа периодически отмечается смена кормовых пород (Криволуцкая, 1958), при которой может происходить обмен микробными ассоциантами между разными видами ксилофагов. В обоих ареалах около трех процентов микобиома составила OTU *Grosmannia aoshimae*.

Для оценки устойчивости сформировавшегося симбиотического ядра в различных условиях вторичного ареала был проведен расширенный метагеномный анализ микобиома *P. proximus* из (рисунок 5.3).

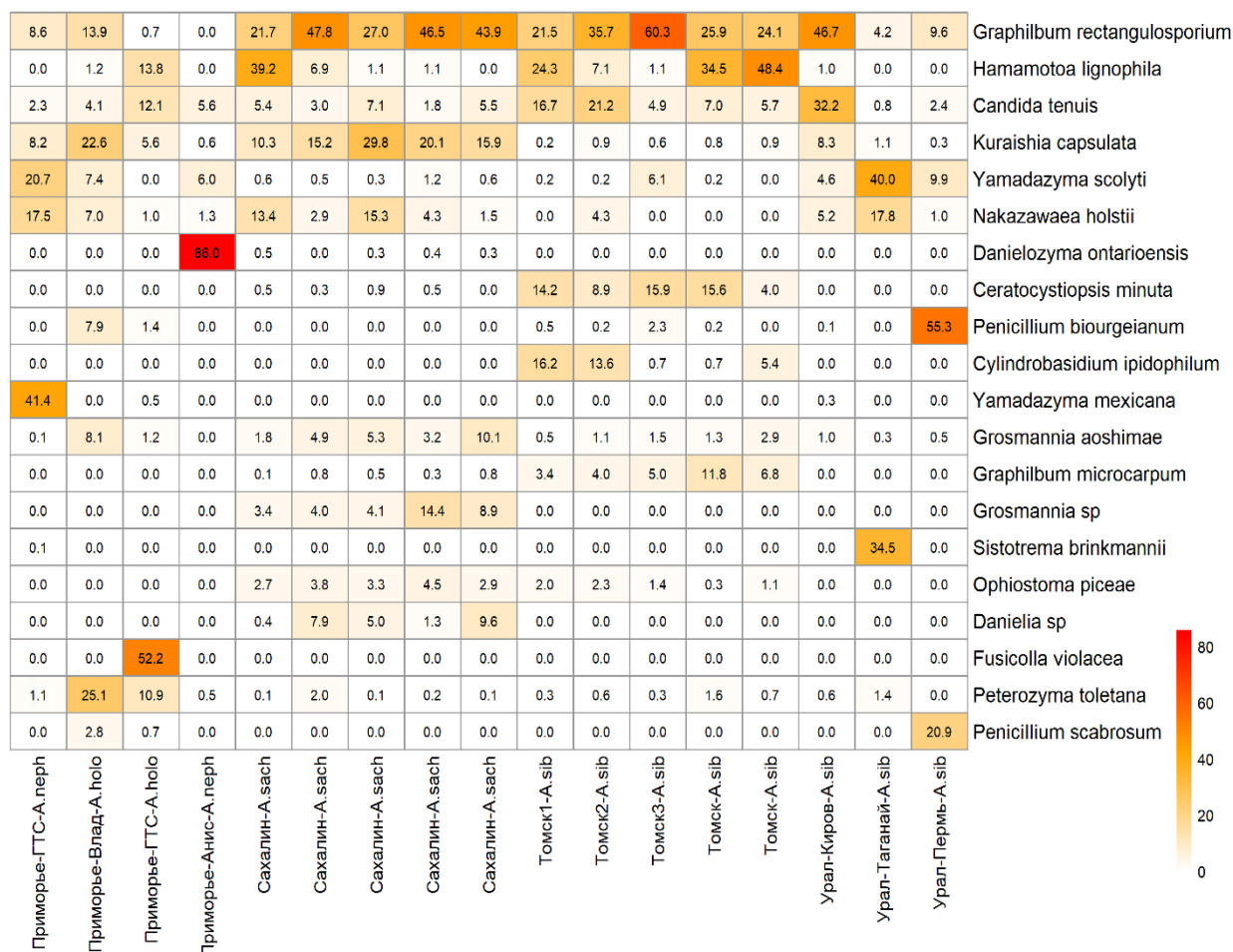


Рисунок 5.3. Пространственная стабильность ядра микобиома *Polygraphus proximus* в инвазионном ареале (значения в ячейках отображают относительное обилие в пултированных образцах в %)

шести географически удаленных регионов: о. Сахалин, Приморского края (зона первичного ареала), Томской области (зона ранней инвазии), а также новых областей расселения – Кировской, Пермской и Челябинской областей, где он был обнаружен значительно позднее

На теплокарте показано относительное обилие (%) ключевых таксонов-индикаторов ядра микроценоза (*G. aoshimae*, *Hamamotoa lignophila*, *Graphilbum rectangulosporium*) и основных переменных компонентов в различных географических популяциях.

Анализ выявил высокую стабильность ключевых компонентов ядра. Облигатный компонент микобиома *G. aoshimae* и дрожжевой симбионт *H. lignophila* были обнаружены во всех без исключения проанализированных популяциях с сопоставимым уровнем обилия (рисунок 5.3). В то же время, периферийные и случайные компоненты микобиома (например, *Cylindrobasidium* sp., некоторые редкие дрожжи) демонстрировали выраженную географическую переменность или встречались единично.

Наши данные свидетельствуют о том, что завоз полиграфа в Западную Сибирь, сопряженный с эффектом «бутылочного горлышка», привел к значительному обеднению комплекса его симбионтов. Однако это обеднение носило не хаотичный, а селективный характер. В результате сформировался минимальный, но функционально сбалансированный симбиотический комплекс, способный к устойчивому воспроизводству и совместному распространению с хозяином. Ключевое ядро этого комплекса сохранилось в обоих ареалах и включает: 1) мутуалистические фитопатогены (офиостомовые грибы, прежде всего *G. aoshimae*), обеспечивающие преодоление защитных барьеров растения-хозяина, и 2) бактериальных симбионтов (представители *Enterobacteriaceae*), вероятно, отвечающих за питание и детоксикацию фитотоксинов. Таким образом, «бутылочное горлышко» инвазии отфильтровало симбионтов, оставив только наиболее важных для выживания и распространения жука. Обеднение разнообразия в инвазионном ареале

произошло в основном за счет элиминации условно-патогенных и комменсальных микроорганизмов (например, *Serratia*, *Rickettsia*, *Pseudomonas*), которые могли снижать жизнеспособность хозяина в новых условиях. Расширенный анализ популяций из разных частей вторичного ареала подтвердил, что сформировавшееся ядро является устойчивым, транспортируемым и воспроизводимым комплексом, что служит прямым доказательством его целостности и коадаптации с хозяином.

Анализ грибного компонент микроценоза *P. proximus* на более широкой пространственной выборке демонстрирует наиболее яркую картину эффекта «бутылочного горлышка», сопряжённую со сложной пространственно-временной динамикой. Проведенный метагеномный анализ выявил общий таксономический пул из 247 идентифицированных до вида таксонов (после фильтрации неклассифицированных и редких OTU).

Несмотря на значительные географические вариации, абсолютно консервативное ядро из шести таксонов было обнаружено во всех шести проанализированных популяциях от Приморья до Урала. Это ядро составили: *G. rectangulosporium* (Mean = 17,48%), *Y. scolyti* (7,73%), *C. tenuis* (6,67%), *Nakazawaea holstii* (4,69%), *Kuraishia capsulata* (4,32%), *G. aoshimae* (1,22%). Присутствие этих видов, и в особенности *G. aoshimae*, во всех популяциях служит прямым доказательством их совместного переноса и коадаптации с хозяином. Данный вид составляет основу транспортируемого функционального ядра, ответственного за преодоление защитных барьеров растения-хозяина.

Расширенный анализ популяций из разных частей ареала выявил чёткий градиент трансформации, соответствующий модели ступенчатой инвазии: нативный ареал (Приморский край): характеризуется максимальным таксономическим богатством (99 таксонов ядра микроценоза) и самой высокой долей уникальных видов (58,0%). Это отражает длительную коэволюцию в разнообразных кормовых нишах (*Abies nephrolepis*, *A. holophylla*) и, вероятно, активный «обмен» ассоциантами с другими ксилофагами пихты в рамках

сложившегося микробного сообщества; изолированная островная популяция (Сахалин): обладает редуцированным составом (50 таксонов), что является классическим проявлением эффекта островной изоляции и ограниченности генофонда основателей а также ограниченным кругом растений-хозяев; инвазионный ареал (Томская обл.): демонстрирует ярко выраженное «бутылочное горлышко» – таксономическое разнообразие сокращается до 33 таксонов. При этом сохраняются все виды консервативного ядра, а доминирующим компонентом остаётся *G. rectangulosporium* (~30%).

Инвазионные популяции, возникшие в результате ступенчатой инвазии (Урал – Пермский, Кировский, Челябинский регионы): происходит частичное восстановление разнообразия (до 60 таксонов) за счет активного формирования уникального регионального пула (до 45 индикаторных таксонов). Это указывает на активное приобретение локальных грибных ассоциантов и адаптацию микроценоза к новым условиям.

Инвазия привела не только к утрате части нативных симбионтов, но и к включению в микроценоз новых видов. Так, в уральских популяциях (особенно в Пермском крае) отмечено доминирование плесневого гриба *Penicillium biourgeianum* (44,78%). Ещё более показателен факт обмена с аборигенными вредителями. По литературным данным в красноярских популяциях *P. proximus* также обнаружен гриб *Leptographium sibiricum*, являющийся специфичным местным ассоциантом чёрного пихтового усача *Monochamus urusovi*, Fisch. 1806 (Пашенова и др., 2017). Полевые биотесты красноярских коллег подтвердили высокую фитопатогенность этого вида для пихты сибирской, что служит прямым свидетельством формирования смешанного микроценоза в новом ареале, где происходит интеграция занесённых видов с местными.

Данные по сходству сообществ (индекс Жаккара) подтверждают, что географический фактор является более сильным драйвером структуры периферийного пула микобиома, чем вид дерева-хозяина. Наибольшее сходство наблюдается между Томском и Сахалином (0,622), что может

объясняться сходными экологическими условиями, в то время как Приморский край резко обособлен (сходство с другими регионами 0,097–0,228). В этом регионе наблюдается и наиболее разнообразная генетическая структура популяции уссурийского полиграфа (Kononov et al., 2016), растений хозяев, и, вероятно, случайных грибов, с которыми короеды встречаются во внешней среде. Однако для всесторонней проверки гипотезы о формировании и стабильности ядра микроценоза, а также для оценки его трансформации на продвинутых стадиях инвазии, был необходим более глубокий анализ – в контексте генетической структуры популяций как самого инвазионного короеда, так и ключевых компонентов его симбиотического ядра. Изучение генетических маркеров совместного распространения (ко-филогении) позволило бы получить прямые доказательства транспортировки микроценоза как целостной системы.

5.2.1.1. *Grosmannia aoshimae* как облигатный компонент функционального ядра микобиома уссурийского полиграфа

Гриб *G. aoshimae* является наиболее изученным и, по всей видимости, ключевым мутуалистическим симбионтом *P. proximus*. Его высокая фитопатогенная активность по отношению к различным видам рода *Abies* критически важна для подавления защитных реакций дерева-хозяина.

Молекулярно-генетический анализ (ITS2-маркер) изолятов *G. aoshimae*, собранных нами и коллегами (Пашенова и др., 2017) из популяций *P. proximus* по всему ареалу – от Приморья до Москвы, подтвердил конспецифичность данных образцов с типовыми штаммами, описанными в Японии (Yamaoka et al., 2004). Это исключает возможность замены симбионта в процессе инвазии на морфологически сходный местный вид и служит прямым доказательством его совместного переноса с короедом.

Результаты микологического скрининга в литературных данных, проведенного по изолированным культурам (Пашенова и др., 2017),

демонстрируют абсолютную консервативность *G. aoshimae* как компонента микроценоза. Гриб был обнаружен во всех без исключения проанализированных популяциях – от Приморья и Сахалина до Томской области, Красноярского края и Урала. В нативном ареале (Приморье, Сахалин) гриб регистрировался с частотой встречаемости 73–88%, а в инвазионном (Томская область, Красноярский край) – 17–90% (Пашенова и др., 2017), оставаясь постоянным компонентом микобиоты даже в популяциях, прошедших через «бутылочное горлышко». Его относительное обилие в микобиоме (~1,2–3%) оставалось стабильным, что свидетельствует не о случайной ассоциации, а о жесткой коадаптированной связи.

Ключевым доказательством сохранения функциональной роли ядра микроценоза являются полевые эксперименты по инокуляции чистых культур *G. aoshimae* на пихту сибирскую – основного хозяина вредителя в Сибири (Пашенова и др., 2017). Гриб сохранил высокую фитопатогенность в новых условиях: вызываемые им некрозы флоэмы (протяженность некротического пятна в среднем $42,8 \pm 14,9$ мм ($p < 0,05$)) достоверно превышали контроль и были сопоставимы по протяженности с некрозами, полученными в биотестах японскими коллегами на пихте Вича *Abies veitchii* (Yamaoka et al., 2004). Это доказывает, что ключевой агент вирулентности не только был успешно транспортирован, но и полностью сохранил свою функциональную роль, обеспечивая короеду возможность колонизировать здоровые деревья.

Таким образом, *G. aoshimae* выступает в роли функционального инварианта и таксономического маркера ядра микроценоза *P. proximus*. Его обязательное присутствие, подтверждённое генетически, и сохранение патогенного потенциала в новом ареале являются необходимым условием инвазионного успеха хозяина. Одновременно, способность микроценоза к интеграции высоковирулентных местных симбионтов (напр., *L. sibiricum*) демонстрирует его пластичность и потенциал для усиления инвазионного воздействия на экосистемы-реципиенты (Пашенова и др., 2017).

В результате, комбинация метагеномного и филогенетического (ITS2) анализа позволила выявить формирование стабильного симбиотического ядра в ходе инвазии *P. proximus*. Однако для прямого доказательства кофилогении и совместной демографической истории жука и его ключевых симбионтов, аналогично исследованиям в системе *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, 1902 (Tsui et al., 2014), в перспективе требуется проведение популяционно-генетического анализа с использованием высокополиморфных маркеров (микросателлитов) или полногеномного секвенирования.

5.2.1.2. *Wolbachia* как генетический маркер ко-инвазии и популяционной истории хозяина

В контексте изучения инвазионных процессов насекомых-дендрофагов особый интерес представляет анализ их эндосимбионтов, передающихся по материнской линии. Бактерии рода *Wolbachia* (Rickettsiales) являются одними из самых распространённых внутриклеточных симбионтов членистоногих, способными оказывать глубокое влияние на репродуктивную биологию хозяев через механизмы цитоплазматической несовместимости, феминизации, партеногенеза или убийства самцов (Werren et al., 2008). Их вертикальная трансмиссия и частая ассоциация с определёнными митохондриальными гаплотипами делают их уникальными генетическими маркерами для реконструкции путей расселения и выявления демографических событий, таких как эффект основателя (Shoemaker et al., 1999; Cariou et al., 2017). В рамках изучения комплекса симбионтов уссурийского полиграфа проведен масштабный скрининг на наличие *Wolbachia* в его нативной и инвазионной популяциях, а также дана детальная молекулярно-генетическая характеристика выявленных эндосимбионтов с целью проверки гипотезы о совместном переносе (ко-инвазии) короеда и его симбиотического комплекса.

Используя специфичные праймеры к консервативным генам *coxA* и *fbpA* (Baldo et al., 2006), мы проанализировали 249 особей *P. proximus*, собранных в

нативной (о. Сахалин) и трёх инвазионных (Томская область, Удмуртия, Республика Бурятия) популяциях. Результаты показали, что *Wolbachia* является широко распространённым симбионтом уссурийского полиграфа (Вуков et al., 2020).

Средняя заражённость по всем выборкам составила 50,2% (95% ДИ: 43,8–56,6%), при этом статистически значимых различий между нативной и инвазионными популяциями не выявлено (Рисунок 5.4 А). На Сахалине уровень инфицирования варьировал от 40 до 67,6%, а в Томской области – от 23,1 до 76,9%, что указывает на значительную внутрирегиональную вариабельность.

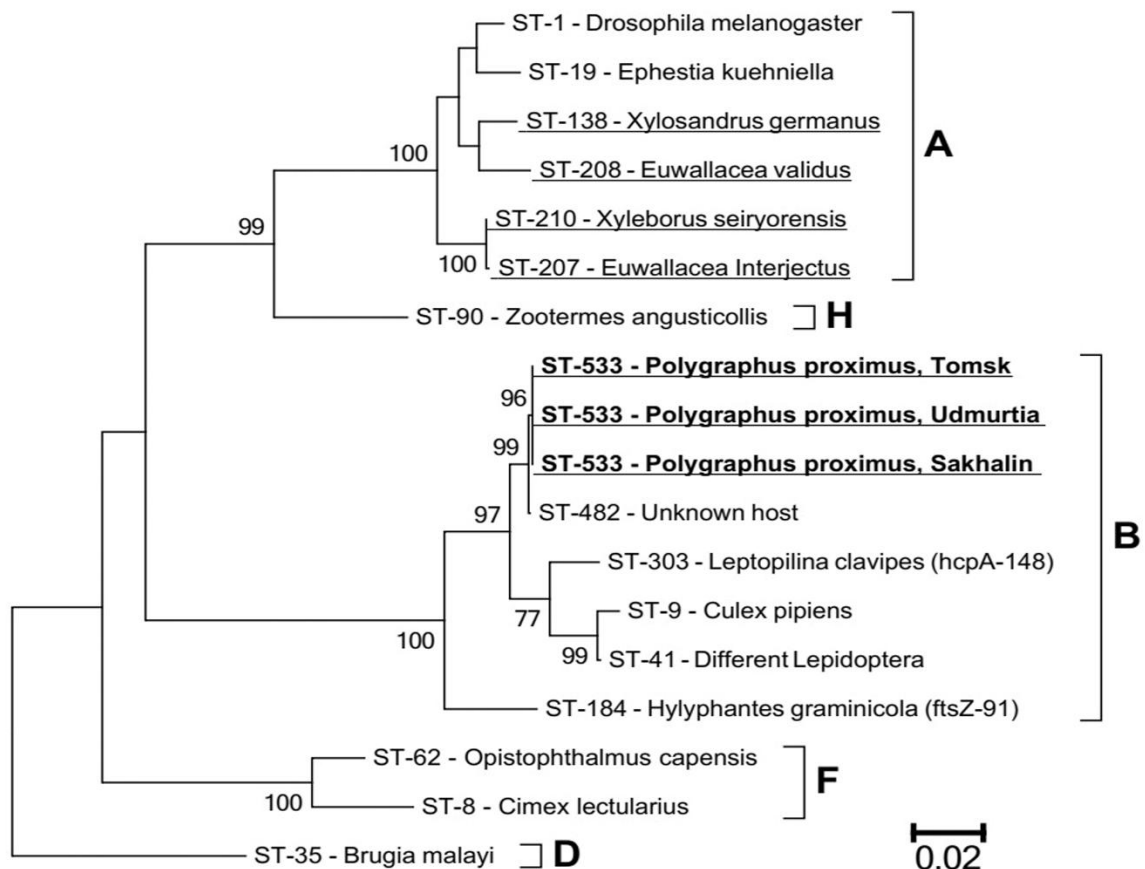


Рисунок 5.4. Филогенетическое дерево (ML) изолятов *Wolbachia*, построенное по конкатенированным последовательностям пяти генов MLST (модель GTR). Указаны: ST, ID (PubMLST), номера GenBank, хозяева, супергруппы и бутстреп (>75, 1000 реплик). Изоляты Scolytinae подчёркнуты. Исследованные изоляты *Wolbachia* wProx (ST-533) среди штаммов супергруппы B (модифицировано из (Вуков et al., 2020))

Распространение и эпидемиология инфекции. Бактерия рода *Wolbachia* впервые выявлена нами в популяциях *P. proximus*. Показатели заражения варьировали от 40 до 68% на Сахалине (в среднем 51,7%) и от 23 до 77% в Томской области (в среднем 47,4%), достигая 59,5% в Удмуртии.

Средние показатели заражения статистически не различались между местными и инвазионными популяциями ($\chi^2 = 1,808$; $p = 0,405$).

Особый интерес представляет половая специфичность инфекции, выявленная в материале из Томаринского-1 (Сахалин) и Удмуртии. Все самки, инициировавшие ходы, были инфицированы *Wolbachia*, тогда как присоединившиеся к ним самцы (за единичным исключением) – нет (точный критерий Фишера, $p = 7,02 \times 10^{-9}$).

Этот выраженный половой диморфизм в заражении может указывать на влияние эндосимбионта на поведенческие аспекты, такие как феромонная коммуникация, участвующая в привлечении половых партнёров и агрегации (Byers, Wood, 1980; Керчев, Поушева, 2016).

Генетическая идентичность изолятов и связь с мтДНК хозяина. Мультилокусное типирование (MLST) изолятов из Томской и Сахалинской областей показало их абсолютную идентичность. Все они обладали уникальным профилем, классифицированным как новый тип последовательности ST-533 в супергруппе В. Секвенирование маркерных генов *fbpA* и *ftsZ* у дополнительных образцов подтвердило, что во всех исследованных инвазионных популяциях циркулирует один и тот же вариант *Wolbachia* (wProx).

Анализ митохондриальной ДНК хозяина выявил, что инвазионные популяции Томской области и Бурятии принадлежат преимущественно к гаплогруппе I, доминирующей в западносибирских очагах (Kononov et al., 2016; Kerchev et al., 2023). В Удмуртии также была обнаружена гаплогруппа II, более характерная для нативного ареала. Ключевым является факт ассоциации единственного гаплотипа *Wolbachia* (wProx) с обеими этими митохондриальными линиями в инвазионном ареале. Такое сочетание – крайне

низкое генетическое разнообразие симбионта при его повсеместном распространении и связь с ограниченным набором гаплогрупп мтДНК хозяина – является прямым молекулярным свидетельством прохождения популяцией-основателем эффекта «бутылочного горлышка» и последующей ко-инвазии короеда и его эндосимбионта (Shoemaker et al., 2004).

Заключение и перспективы. Таким образом, *Wolbachia* служит высокоинформативным генетическим маркером, подтверждающим гипотезу о целостном переносе микроценоза. Обнаружение идентичного уникального гаплотипа в удалённых популяциях указывает на их общее происхождение и совместную инвазию. Отсутствие репродуктивных аномалий (например, смещения соотношения полов) при высокой заражённости позволяет предположить, что wProx может вызывать цитоплазматическую несовместимость или оказывать иное положительное влияние на хозяина, например, модулируя его поведение или физиологию (Marino et al., 2017). Выявленный половой диморфизм в заражении открывает перспективы для экспериментальных исследований роли *Wolbachia* в коммуникации *P. proximus*. Дальнейшее изучение этого взаимодействия может внести вклад как в понимание механизмов успешной инвазии, так и в разработку новых стратегий контроля численности вредителя на основе манипуляций с его симбиотическим комплексом.

5.2.2. Система «хозяин-паразит-патоген» как модуль микроценоза и фактор регуляции численности

Ряд исследований экологии уссурийского полиграфа затрагивает его взаимоотношения с симбиотическими фитопатогенными аскомицетами (Ohtaka et al., 2006; Пашенова и др., 2011; Пашенова и др., 2012). В то же время, видовой состав энтомопатогенных грибов, поражающих *P. proximus*, и его восприимчивость к ним ранее не изучались.

Одним из наиболее распространенных энтомопатогенных грибов, в том числе среди Scolytinae, является *Beauveria bassiana* sensu lato (Zimmermann, 2007; Castrillo et al., 2011; 2012). Для широкого круга короедов он является одним из важнейших факторов смертности и считается одним из самых перспективных энтомопатогенов для биологического контроля стволовых вредителей (Pora et al., 2012; Steinwender et al., 2010). Другим широко распространенным видом в лесных биоценозах является гриб *Isaria farinosa*, который также отмечен среди патогенов Scolytinae (Zimmermann, 2007). Следует отметить, что эти виды грибов, по всей видимости, имеют разные температурные преферендумы. Известно, что большинство штаммов *B. bassiana* имеет лимиты роста от 5 до 37°C, а их вирулентность (способность вызывать гибель тест-объектов) максимальна при 20–28°C (Fargues et al., 1997; Bidochka et al., 2002; Kryukov et al., 2012). Культуры *I. farinosa*, по всей видимости, более психротолерантны, чем *B. bassiana*. Они имеют диапазон мицелиального роста в пределах 2–32°C (Zimmermann, 2007). Кроме того, показано, что культуры *I. farinosa* могут вызывать смертность насекомых при весьма низких температурах: 2–5°C (Doberski, 1981). Данные экологические особенности грибов позволяют моделировать патогенезы в гигротермических режимах, имитирующих начало набора эффективных температур и момент инициации весеннего лёта *P. proximus*.

В задачи данного исследования входило: определение видового состава возбудителей микозов уссурийского полиграфа во вторичном ареале и оценка вирулентности изолятов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv) Vuill и *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr. в условиях разных гигротермических режимов.

Микроскопический анализ 17 изолятов энтомопатогенных грибов, выделенных из *P. proximus*, показал их принадлежность к *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr. (3 изолята), *Beauveria* (12 изолятов) и *Lecanicillium* (2 изолята). Для двух последних представителей проведена молекулярно-генетическая идентификация (рисунок 5.5).

Анализ нуклеотидных последовательностей региона EF1 α показал принадлежность культур рода *Beauveria* к *B. pseudobassiana* S.A. Rehner & Humber 2011 (11 изолятов) и *B. bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. (1 изолят). При этом

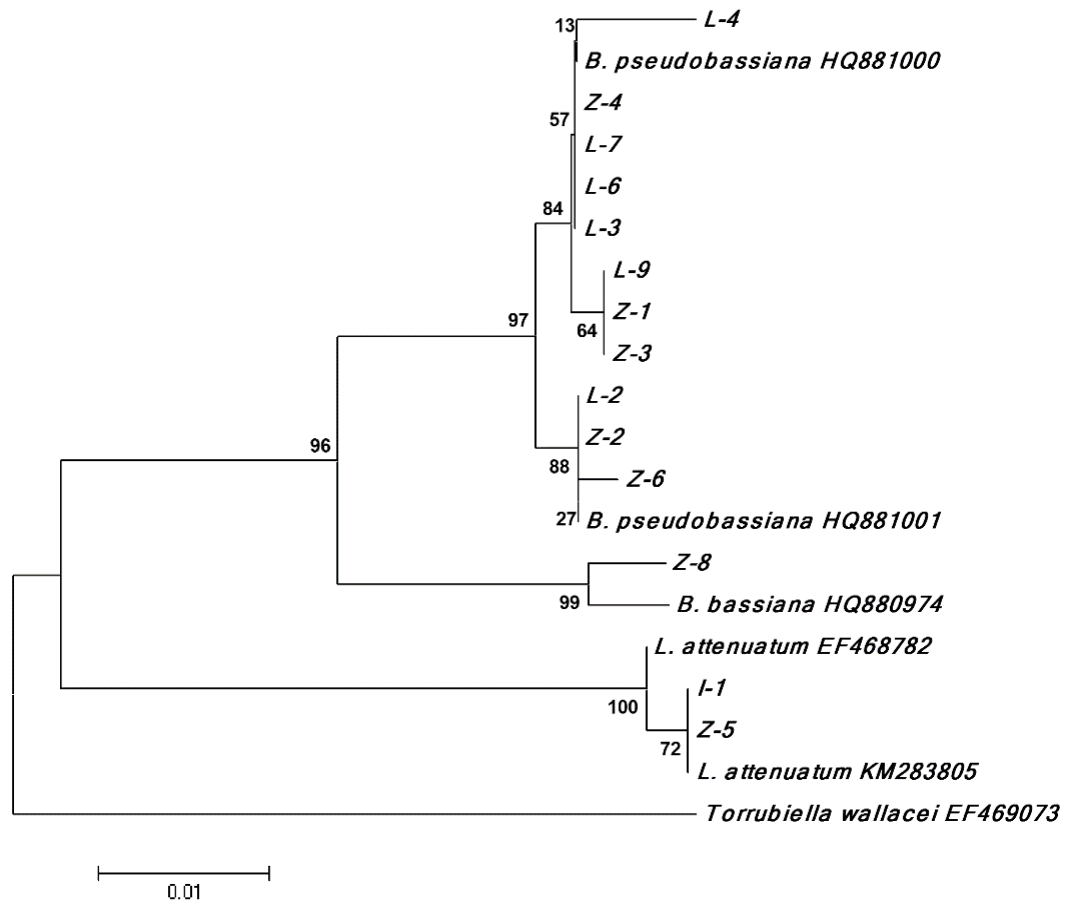


Рисунок 5.5. Дендрограмма сходства изолятов энтомопатогенных грибов *Beauveria* и *Lecanicillium* из уссурийского полиграфа, построенная методом ближайшего соседа на основе нуклеотидных последовательностей гена фактора элонгации EF-1 α . Цифрами показаны значения поддержки (N=1000)

культуры *B. pseudobassiana* представлены двумя гаплотипами, соответствующими гомологичным последовательностям штаммов ARSEF 6229, номер доступа в Генбанке HQ881001/ (штаммы L-2, Z-2, Z-6,) и ARSEF 2997, номер доступа в Генбанке HQ881000 (штаммы L-3, L-4, L-6, L-7, L-9, Z-1, Z-3, Z-4) (Rehner et al. 2011). При этом штаммы L-9, Z-1, Z-3 и Z-6 имеют сходство с референтными штаммами на 99 %, остальные культуры – на 100%.

Изолят Z-8 имеет 100%-ное сходство с типовым штаммом ARSEF 1564 (HQ880974) (Rehner et al., 2011). Анализ региона EF1 α двух изолятов рода *Lecanicillium* (I-1 и Z-5) показал их идентичность друг другу и сходство на уровне 99,8 % (что соответствует одной замене на 450 нуклеотидов) с типовым штаммом *L. attenuatum* CBS 402.78 (EF468782) из листового опада сахарного клёна *Acer saccharum* (Zare and Gams 2001; Sung et al. 2007). Соответствующий сиквенс *L. attenuatum* КАСС 43049 (KM283805) из ржавчинного гриба *Coleosporium phellodendri* совпадает с сиквенсами на 100%.

Биотестирование.

Тестирование изолятов *B. bassiana* и *I. farinosa* на биологическую эффективность в отношении имаго *P. proximus* показало, что при исследуемых температурах наблюдается длительный инкубационный период заболевания. Начало массовой гибели насекомых от микозов регистрировалось в период с 8 по 28–30 сутки в зависимости от штамма гриба, концентрации конидиальной суспензии и температуры инкубации (рисунок 5.6).

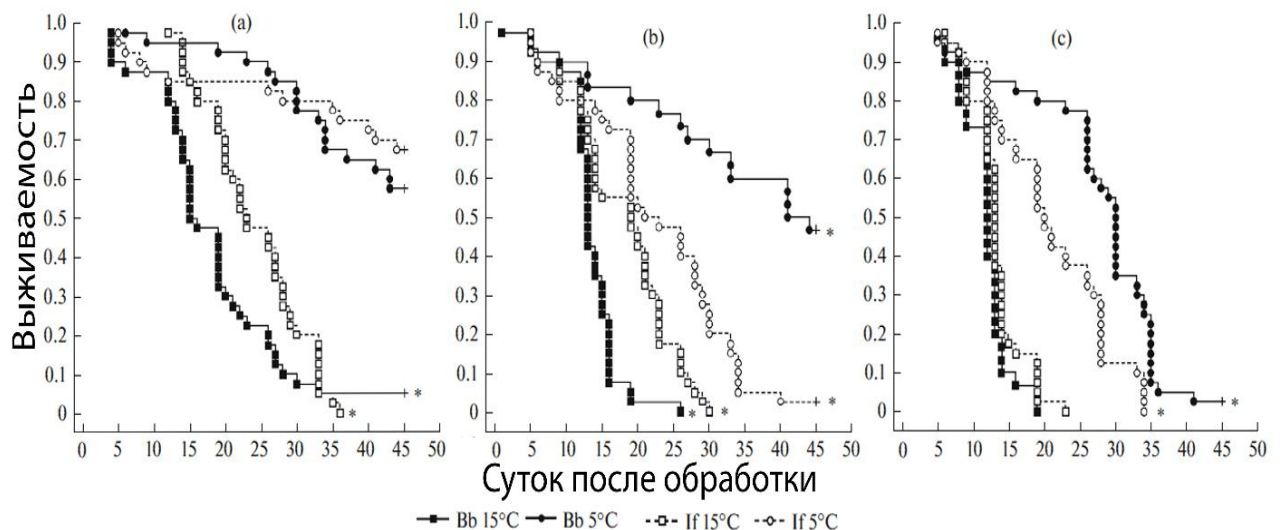


Рисунок 5.6. Динамика выживаемости имаго уссурийского полиграфа при 5°C и 15°C после инокуляции грибами *B. bassiana* (Bb) и *I. farinosa* (If) в дозах 5×10^5 (a), 5×10^6 (b) и 5×10^7 (c) конидий/мл. * - достоверные отличия (P < 0.05) между *B. bassiana* и *I. farinosa* внутри одного титра и одной температуры (Log-Rank test)

Выживаемость в контрольных вариантах - 74–75 % к 45 суткам эксперимента, 100%-ная смертность регистрировалась не ранее, чем через 18 суток после инокуляции. Гибель в контрольном варианте (насекомые без обработки грибами) при обеих температурах не превышала 25–26% на 45 сутки эксперимента. При более низкой температуре (5°C) смертность жуков от грибов обоих видов наступала позднее, чем при более высокой (15°C) ($F_{1,7} = 12,8$; $p = 0,009$). Установлено, что *B. bassiana* проявляет более высокую вирулентность, по сравнению с *I. farinosa*, при температуре 15°C. Напротив, *I. farinosa* более активна при низкой температуре (5°C), по сравнению с *B. bassiana*. В частности, более высокая скорость гибели от *B. bassiana* по сравнению с *I. farinosa* при 15°C отмечалась после заражения низкой (5×10^5) и средней (5×10^6) концентрациями ($\chi^2=5,8$; $P=0,016$ и $\chi^2=15,2$; $P < 0,0001$ соответственно). После заражения высокой концентрацией (5×10^7) данные различия были сходными, но на уровне тенденции ($\chi^2=3,5$, $P = 0,06$). При 5°C более высокая вирулентность *I. farinosa* по сравнению с *B. bassiana* отмечена при высокой (5×10^7) и средней (5×10^6) концентрациях конидий ($\chi^2=15,4$, $P < 0,0001$ и $\chi^2=23,7$; $P < 0,0001$ соответственно), но при минимальных дозах (5×10^5) из-за низкой гибели различия оказались не существенными ($\chi^2=2,7$; $P=0,09$). Следует отметить, что уровень вирулентности обоих культур без учета фактора температуры достоверно не отличался ($F_{1,7} = 0,30$; $p=0,60$).

Нами выявлено 4 вида энтомопатогенных грибов, циркулирующих в популяциях *P. proximus*. Данные паразиты характеризуются относительно широкой гостальной специфичностью, поражая представителей различных отрядов насекомых, и космополитическим распространением, что позволяет предположить их наиболее вероятную принадлежность к местной микобиоте, в отличие от фитопатогенов проникших из первичного ареала в тандеме с короедом (Пашенова и др., 2012). Наиболее часто в популяциях инвазионного короеда обнаруживались представители рода *Beauveria*. Это повсеместно распространенные патогены членистоногих, имеющие обширный круг хозяев (Zimmermann, 2007; Rehner et al., 2011). В большинстве случаев гибель

уссурийского полиграфа была вызвана грибом *B. pseudobassiana*, который, в отличие от реже встречавшегося *B. bassiana*, имеет более выраженную приуроченность к лесным биотопам (Lednev et al., 2014). *B. bassiana*, согласно литературным источникам значительно чаще указывается в качестве возбудителя микозов у короедов, чем другие виды (Wegensteiner et al., 2015). Тем не менее, штамм *B. pseudobassiana* ARSEF 9271, выделенный из инвазионного стволового вредителя *Dendroctonus micans* Kug. в Турции, показал высокую вирулентность по отношению к данному виду (Kocacevik et al., 2016). Авторы отмечают значительную перспективность указанного штамма для использования в борьбе с этим агрессивным стволовым вредителем.

Другим распространенным патогеном в популяции *P. proximus* на территории Западной Сибири оказался *Lecanicillium attenuatum*. Род *Lecanicillium* включает в себя виды, которые являются космополитными возбудителями микозов, но наиболее известны как патогены Homoptera, поэтому ранее рассматривались преимущественно в качестве потенциальных агентов биологического контроля тлей и белокрылок (Огарков, Огаркова, 2000; Kim, Kim, 2008; Kim et al., 2009). Согласно данным И. Лиал с соавторами (Leal et al., 2008), *L. attenuatum* отмечался в качестве возбудителя микозов смолевки веймутовой сосны *Pissodes strobi* Peck, 1817 (Coleoptera, Curculionidae) – карантинном для территории РФ североамериканском стволовом вредителе сосен. Также ранее была показана вирулентность *Lecanicillium lecanii* s.l. в отношении переносчика голландской болезни вязов, ильмового заболонника *Scolytus scolytus* (Fabricius, 1775) (Coleoptera, Scolitydae) (Balazy, 1963; Barson, 1976).

Гриб *I. farinosa* также является широко распространенным энтомопатогеном. Наряду с открытоживущими насекомыми, *I. farinosa* зачастую поражает и стволовых дендрофагов. Например, изоляты *I. farinosa* отмечались в качестве возбудителей микозов агрессивного инвазионного вредителя ясеней, златки *Agrilus planipennis* Fairmaire в Канаде. Однако

эффективность этого патогена оказалась значительно ниже коммерческих изолятов *Beauveria* и *Metarhizium* (Johnny et al., 2012).

Ранее проводимые учеты причин смертности уссурийского полиграфа в инвазионных очагах позволили установить, что энтомопатогенные грибы могут вызывать 20–30%-ную гибель короеда в естественных условиях (Керчев, и др., 2016). Наибольшая смертность наблюдалась среди молодых имаго во влажных микростациях. Подобные наблюдения приводятся и для других видов короедов (Wegensteiner et al., 2015). Личинки и куколки также подвержены микозам, но все же меньшей степени. Объяснить это можно несколькими причинами: личинки прокладывают ходы преимущественно изолированно друг от друга и по мере питания удаляются от материнской галереи (единственного сообщения с внешней средой) изолируют себя от нее плотно утрамбованными экскрементами. Горизонтальной трансмиссии патогенов среди молодых жуков может способствовать перфорация луба в результате их дополнительного питания и нарушение целостности коры. Заражению молодых имаго также способствует нарастание численности под корой деревьев потенциальных переносчиков пропагул патогенов (клещей, нематод, коллембол), достигающей максимальных значений к моменту отрождения молодых жуков.

При тестировании изолятов *B. bassiana* и *I. farinosa* на имаго *P. proximus* наблюдался длительный инкубационный период заболевания. Гибель *P. proximus* от грибных патогенов началась на 8–28 сутки и достигла 100% к 45 суткам эксперимента. Аналогичные результаты были получены при проведении лабораторных биотестов на фоне, имитирующем условия гибернации, для короеда-типографа (Hallet et al., 1994). В эксперименте после обработки конидиями гриба *B. bassiana* подстилки, в которой находились жуки, была достигнута более чем 70% смертность при 20, 17, и 12°C через 28, 35 и 41 день, соответственно (Hallet et al., 1994).

Вирулентность исследуемых патогенов оценивалась ранее на разных видах короедов, при этом изоляты *B. bassiana* показывали более высокую вирулентность. Однако, необходимо отметить, что тестирование проводилось

преимущественно при температурах 20°C и выше. Так в работах Дж. В. Доберски (Doberski, 1981) изоляты *B. bassiana* были более патогенны для личинок и взрослых жуков ильмового заболонника *S. scolytus* в сравнении с *I. farinosa*. При испытаниях на шестизубчатом короеде *Ips sexdentatus* Boern. использование *B. bassiana* приводило к 90%-ной смертности, против 45–66% для *I. farinosa* (Draganova et al., 2007). В нашем исследовании была установлена статистически значимая зависимость активности двух испытуемых грибов от температурных условий. При инкубации в температурных условиях 15°C жуки, подвергшиеся обработке конидиями *B. bassiana*, погибали значительно раньше, чем от *I. farinosa*. При низких же температурах (5°C) обработка грибом *I. farinosa* приводила к более ранней и более высокой смертности жуков по сравнению с *B. bassiana*. Аналогичные результаты были получены нами при тестировании *B. bassiana* и *I. farinosa* на личинках вошинной огневки *Galleria mellonella* L., 1758 (Lepidoptera, Pyralidae) (Крюков и др., неопубликованные данные). Это подтверждает ранее полученные результаты о более высокой психротолерантности *I. farinosa* по сравнению с *B. bassiana* (Doberski, 1981; Zimmermann, 2007) и позволяет предложить культуры грибов для биологического контроля исследуемого дендрофага. Так, в ранневесенний и осенний периоды после гибернации жуков и перед ней более перспективным будет использование *I. farinosa*, тогда как при термическом режиме, при котором проходит массовый лёт жуков *P. proximus* (Керчев, 2014), более эффективным будет использование *B. bassiana*.

Представленные результаты были первыми исследованиями видового состава и вирулентных свойств энтомопатогенных грибов инвазионного короеда *P. proximus* (Керчев и др., 2016). Последующие исследования были направлены на детальное изучение механизмов горизонтального переноса энтомопатогенных грибов в популяциях *P. proximus*.

В результате эксперимента по изучению трансмиссии грибных патогенов (на сэндвич пластинах) в популяциях уссурийского полиграфа установлено, что зараженность одного из жуков родительского поколения статистически

значимо не отражается на смертности потомства на стадии яйца, но в результате мицелиального роста и распространения спор энтомопатогенных грибов беспозвоночными ассоциантами короеда происходит передача патогенов через субстрат и приводит практически к 100% гибели на стадиях личинки–молодого имаго.

В итоге были обнаружены статистически высоко значимые отличия (χ^2 (N=5; df. 2) = 9,50; $p = 0,0087$, Coeff. of Concordance = 0,95000 $r = 0,94$) в среднем количестве отрождения жуков дочерней генерации между вариантами, в которых был заражен один из родителей и контролем (рисунок 5.7).

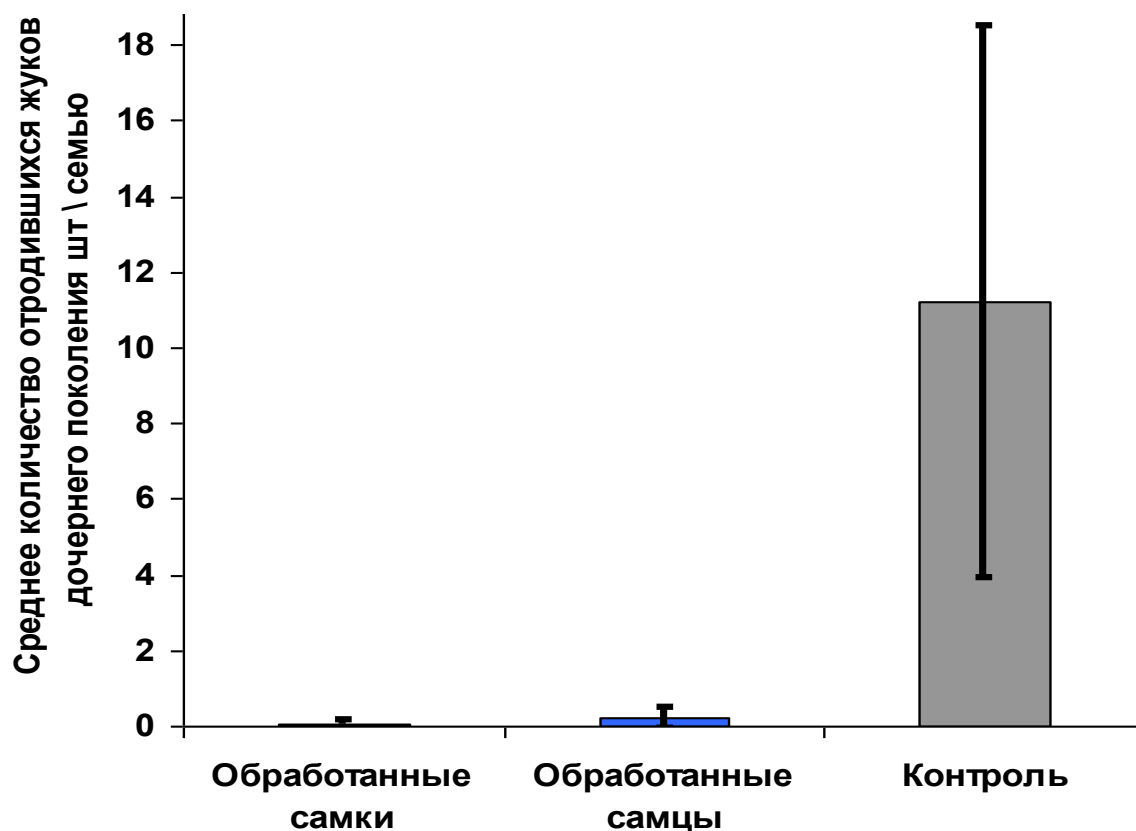


Рисунок 5.7. Влияние зараженности родительского поколения на выживаемость потомства уссурийского полиграфа

Установлено значительное ($F_{эмп} = 4,93$; df (2, 63); $p=0,0102$) снижение плодовитость самок *P. proximus* Blandf. в вариантах обработки самцов

($9,3 \pm 8,6$); самок ($11,8 \pm 12,2$) по отношению к контрольному варианту ($18,9 \pm 10,3$) при обработке суспензией спор *B. bassiana* (рисунок 5.8).

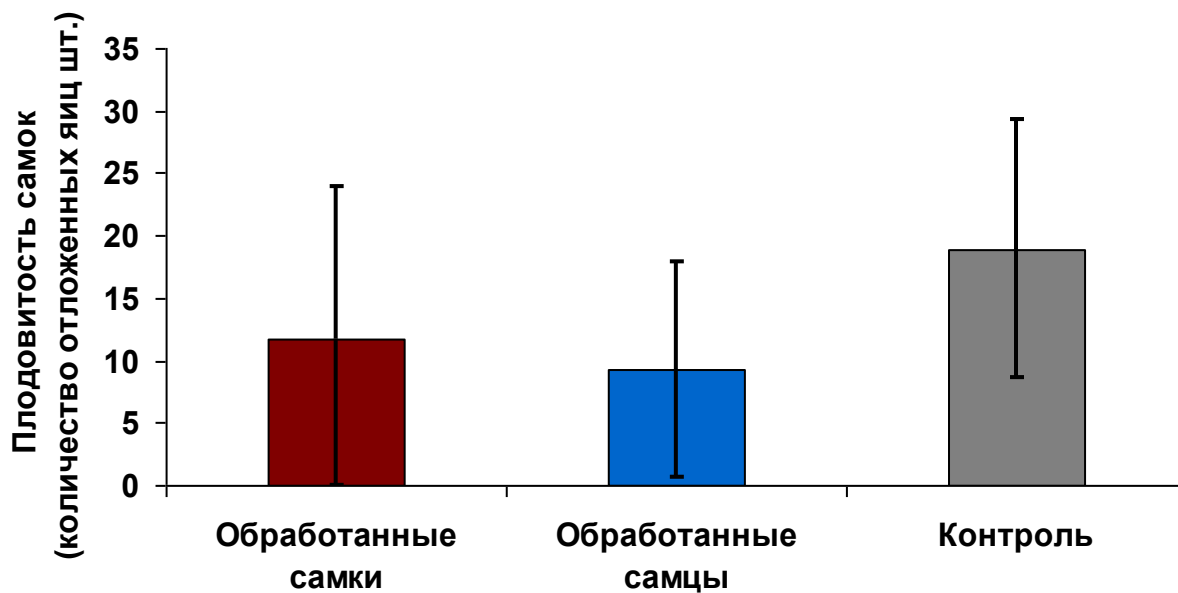


Рисунок 5.8. Плодовитость *P. proximus* Blandf. при обработке самцов и самок суспензией *Beauveria bassiana*

Установлены защитные стереотипы поведения *P. proximus* направленные на защиту от паразитических и патогенных организмов такие как: запечатывание личинками ходов с помощью экскрементов и буровой муки, замуровывание погибших партнёров в галерее (рисунок 5.9)



Рисунок 5.9. Изолированная от потомства с помощью буровой муки
погибшая самка *P. proximus*

или каннибализм с последующим выбрасывание останков через входное отверстие. Хотя при проведении эксперимента погибшие особи родительского поколения изымались из ходов, тем не менее, между наблюдениями отмечались случаи замуровывания погибшей самки самцом (N=4) и акт каннибализма (N=1), замуровывания самкой самца (N=1) и акт каннибализма (N=1).

Изоляция и каннибализм по отношению к погибающим особям, учитывая высокую плотность поселений, наряду с феромонной коммуникацией, направленной на оптимальное освоение кормового субстрата, имеют также положительные социальные эффекты за счет сдерживания распространения патогенов внутри популяции.

В Западной Сибири у *P. proximus* выявлено 4 вида энтомопатогенных грибов *B. bassiana*, *B. pseudobassiana*, *L. attenuatum* и *I. farinosa*, характеризующихся широким распространением и широким кругом хозяев.

Испытанные штаммы *B. bassiana* и *I. farinosa* позволяют достигать высокого уровня смертности *P. proximus* (до 80–100%) даже при низких температурах (5°C). Данный факт очень важен, поскольку этот чужеродный вид – представитель одной из самых ранних фенологических групп лесных вредителей.

Таким образом, комплекс выявленных энтомопатогенов с комплементарными температурными оптимумами формирует в инвазионном ареале постоянный патогенный фон. Это наглядный пример того, как локальные виды, составляющие пластичную периферию микроценоза, быстро включаются во взаимодействие с вселенцем, образуя новый функциональный модуль регуляции его численности. Данный модуль, наряду с паразитами и хищниками, составляет формирующийся в новом ареале блок естественных врагов, влияющий на численность чужеродного короеда.

5.2.3. Нематоды: видовой состав, адаптации к форезии и воздействие на иммунную систему *P. proximus*

На основании трофической специализации, локализации на теле хозяина и степени облигатности связей сообщество нематод *P. proximus* четко разделяется на два основных компонента: ядро микроценоза (облигатные и факультативные симбионты, регулярно использующие жука для форезии или паразитизма) и периферию (вариабельные ассоцианты, связанные преимущественно с субстратом). Ядро сообщества формируют три экологические группы нематод, закономерно обнаруживаемые на теле или внутри жука на всех исследованных выборках в Западной Сибири: бактериотрофы-комменсалы, микофаги, распространяемые форически и облигатные эндопаразиты.

В кишечнике *P. proximus* доминируют виды рода *Parasitorhabditis* (Rhabditidae). Они регулярно выявляются как в первичном (Сахалин), так и в инвазионном ареалах (Западная Сибирь, Пермский край), где представлены, по меньшей мере, двумя морфотипами (мелкой и крупной).

Под надкрыльями жуков постоянно встречаются нематоды рода *Aphelenchoides* (Aphelenchoididae). Наиболее специализированным компонентом ядра являются виды рода *Cryptaphelenchus*. Их личинки-дауэры, покрытые гидрофобным чехликом, адаптированным к переносу по сухим поверхностям, локализуются в специализированных кутикулярных углублениях (нематангиях) под тазиками задних конечностей жуков.

Для вида *Cryptaphelenchus baujardi* подтверждена способность к размножению на грибе *Botrytis cinerea*, что свидетельствует о факультативном характере энтомопаразитизма и трофической пластичности (Рысс и др., 2025; Ryss, Seliuk, 2026).

Центральным элементом ядра нематоконспекса уссурийского полиграфа в западносибирских популяциях выступают представители родов *Sychnotylenchus* (Anguinidae) и *Parasitylenchus* (Allantonematidae). Их

ювенильные и половозрелые стадии постоянно обнаруживаются в гемоцеле жука, начиная со стадии окукливания и до периода откладки яиц имаго. В отличие от первичного ареала (Сахалин), где *Sychnotylenchus* sp. встречается с умеренным обилием, в инвазионных очагах Западной Сибири (Кемеровская, Томская области) этот паразит является абсолютным доминантом, что позволяет рассматривать его как ключевой вид-регулятор в новом ареале.

В случае гибели насекомого-носителя колония личинок *Cryptaphelenchus* spp. вытягивается через канал между задними тазиками (рисунок 5.10),

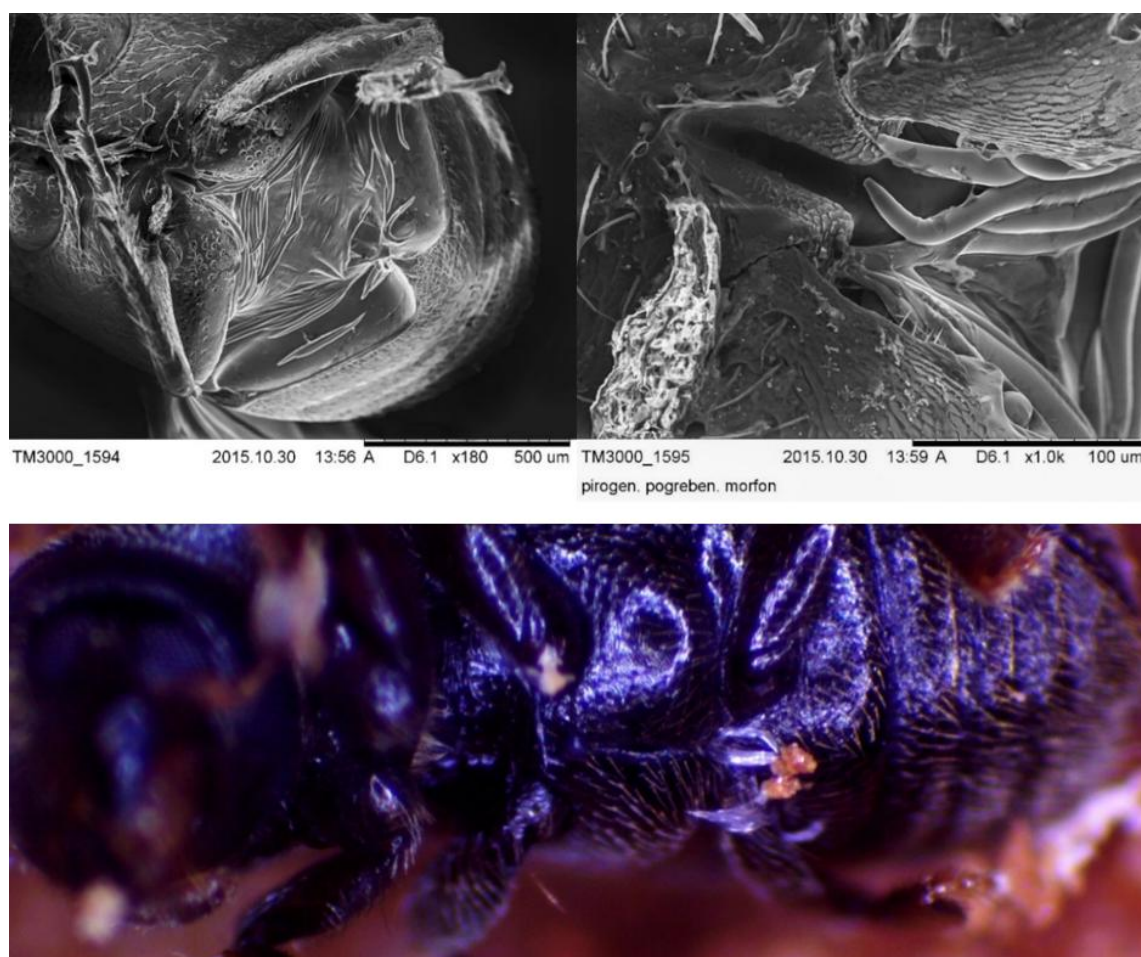


Рисунок 5.10. Скопление нематод в специфических вместилищах под тазиками задней пары конечностей уссурийского полиграфа

сплетаясь в единый тяж, и раскачиваются, пытаясь достигнуть субстрата или нового переносчика. Данный паттерн является прямой поведенческой

аналогией формированию живых мостов у кочевых муравьёв (Reid et al., 2015) и служит адаптацией, минимизирующей риск прерывания форезии.

В периферийный комплекс микроценоза входят нематоды, населяющие субстрат (кору, заболонь, буровую муку) и, вероятно, не имеющие облигатной фориской связи с *P. proximus*.

В ходах и под корой пихты сибирской обнаружены *Laimaphelenchus deconincki* и *L. penardi*. Единично встречаются хищные или микотрофные *Ektaphelenchus spp.* и *Paraphelenchus spp.* (последние массово отмечены в образцах, собранных с пихты сахалинской).

В разлагающейся заболони отмечены представители родов *Panagrellus*, *Panagrolaimus*, *Acrostichus* (Diplogasteridae) и *Cylindrocorpus* (Diplogasteridae) обычны в буровой муке как в сибирских, так и в сахалинских выборках.

Важным механизмом формирования периферии является активная интеграция занесённых видов в локальные грибные комплексы. Экспериментально подобные переходы подтверждались (например, на фитопатогенной нематоды *Bursaphelenchus ulmophilus*, когда в биотестах специалисты ЗИН РАН показали ее способность размножаться на грибах, ассоциированных с другими дендрофагами (*Mucor hiemalis* ассоциированный с ходами *P. proximus*, а также грибом *Trichoderma harzianum* из ходов *Ips sp.*) (Ryss, Seliuk, 2026). Это указывает на возможность быстрого установления новых мутуалистических связей между инвазионными нематодами и местными грибами-симбионтами, что повышает устойчивость микроценоза в целом. Находка *Bursaphelenchus mucronatus* в Бурятии на пихте сибирской в ассоциации с уссурийским полиграфом иллюстрирует потенциальное расширение ареала этой группы вслед за короедами.

Нематоды рода *Sychnotylenchus*, являясь доминирующими эндопаразитами западносибирских популяций *P. proximus* (Kerchev et al., 2017), были использованы в качестве модели для изучения функциональной роли паразитического компонента микроценоза. Их свободноживущие формы

питаются грибами в буровой муке (Fortunes, Maggenti, 1987), а форезирующие перемещаются от дерева к дереву в полости тела жука.

Экспериментальное исследование воздействия *Sychnotylenchus* sp. на физиологию хозяина выявило его мощное иммуносупрессивное действие (рисунок 5.11).

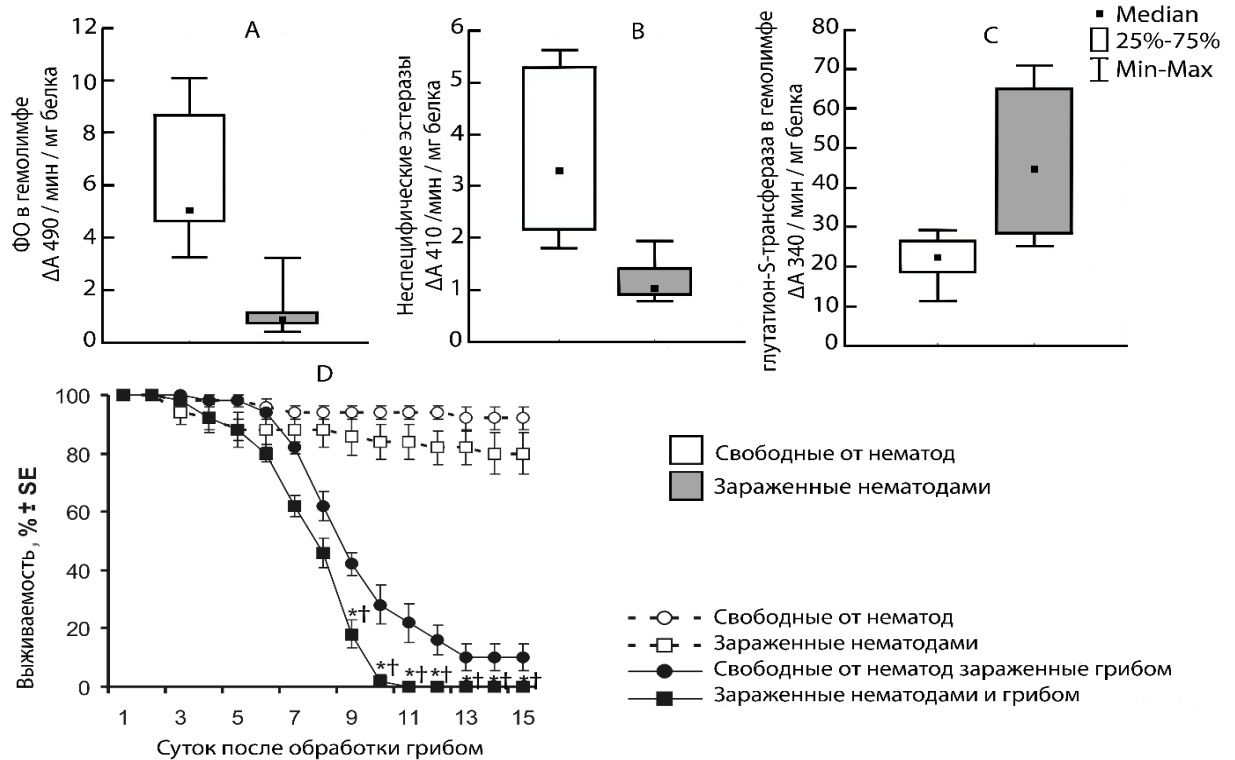


Рисунок 5.11. Влияние зараженности эндопаразитической нематодой *Sychnotylenchus* sp. на выживаемость имаго уссурийского полиграфа без обработки и после обработки суспензией (1×10^{-7} конидий / мл) спор *Beauveria bassiana*. †- значимые отличия между зараженной и освобожденной линиями ($Z > 2,73$; $p < 0,006$), * - синергетический эффект от воздействия нематоды и энтомопатогенного гриба ($\chi^2 > 3,97$; $p < 0,05$)

У заражённых жуков отсутствовала инкапсуляция нематод в гемоцеле, а активность ключевого фермента иммунитета – фенолоксидазы, центрального элемента профенолоксидаза-активирующей системы (каскад proPO), – была подавлена в 4,7 раза ($Z = 2,74$; $P = 0,006$). Активность неспецифических эстераз также снижалась в 3,02 раза ($Z = 3,38$; $P = 0,0007$), в то время как активность глутатион-S-трансферазы, ключевого фермента детоксикации и защиты от окислительного стресса (Hemingway, 2000; Wu et al., 2013), возрастала в 2,1

раза ($Z = 2,73$; $P = 0,006$) по сравнению с контрольной группой. Это свидетельствует о комплексном влиянии паразита, подавляющего клеточный иммунитет и вызывающего физиологический стресс у хозяина. Отсутствие капсуляции и подавление активности фенол оксидазы указывают на активный механизм подавления иммунных реакций, вероятно, за счёт секреции нематодами или их симбионтами иммуносупрессивных молекул (Cooper, Eleftherianos, 2016).

Наиболее значимым с экологической точки зрения оказалось выявление синергизма между эндопаразитической нематодой и энтомопатогенным грибом одним из компонентов регуляторов численности. Жуки, заражённые *Sychnotylenchus* sp., показали достоверно более высокую восприимчивость к *B. bassiana* (LT_{50} составила $8 \pm 0,32$ дня против $9 \pm 0,35$ дня у незаражённых особей; $\chi^2 = 13,44$; $P = 0,0002$). Статистически значимый синергетический эффект наблюдался с 9 по 15 день после инокуляции грибом ($\chi^2 > 3,97$; $P < 0,05$).

Таким образом, эндопаразит, сам по себе вызывающий лишь сублетальные эффекты, выступает в роли фактора ослабления хозяина, резко повышающего эффективность действия патогенных организмов. Это подтверждает гипотезу о том, что генералистические энтомопатогены наиболее эффективны против насекомых, ослабленных другими стресс-факторами (Boomsma et al., 2014). Данный механизм иллюстрирует быстрое формирование плотной сети регулирующих связей в новом ареале: занесённый паразит усиливает воздействие патогенов, в том числе местных, интегрируясь в существующие трофические и патогенетические цепи.

5.2.4. Клещи-симбионты *P. proximus*

Данный раздел представляет собой интерпретацию литературных данных, представленных в серии публикаций (Khaustov, 2017; Klimov & Khaustov, 2018; Khaustov et al., 2018), а также на анализе автора образцов коры

пихты сибирской из очагов уссурийского полиграфа, переданных специалистами ЦЗЛ из Пермского края.

В первичном ареале (Приморский и Хабаровский края, о. Сахалин, Курильские о-ва) акарикомплекс *P. proximus* характеризуется значительным таксономическим богатством. Он включает представителей различных отрядов (Mesostigmata, Prostigmata, Astigmata), выполняющих функции хищников (например, *Proctolaelaps fiseri* Samsinak, 1960 (Mesostigmata: Melicharidae)), сапро-мицетофагов (например, *Trichouropoda* sp. (Mesostigmata: Uropodina: Trematuridae)) и специфичных комменсалов. Особый интерес представляют олигоксенные (специфичные) виды, такие как сапротрофный клещ *Histiostoma shiramba* Klimov & Khaustov, 2018 (Astigmata: Histiostomatidae), описанный исключительно из галлерей *P. proximus*, что указывает на длительную коэволюцию.

В инвазионном ареале (Томская область, Алтай) картина принципиально иная и демонстрирует ярко выраженный эффект «бутылочного горлышка». Транспортируемый минимум и формирующаяся периферия представлены поликсенными видами-генералистами: хищными клещами *Proctolaelaps fiseri* Samsinak, 1960 (замещаемым на Алтае *P. hystricoides* Lindquist & Hunter, 1965 (Mesostigmata: Melicharidae)) и сапро-мицетофагами, такими как *Trichouropoda* sp. Единственным специфичным, но, по-видимому, более экологически пластичным видом, отмеченным в Сибири, является *Tarsonemus striatus* Khaustov, 2017 (Prostigmata: Tarsonemidae). Наиболее показательное полное отсутствие в сибирских популяциях высокоспецифичных олигоксенных видов *Histiogaster* sp. (Astigmata: Acaridae) и *Histiostoma shiramba*.

Сборы материала в Пермском крае (2022 г.), расположенном на более поздней стадии инвазионной волны, выявили ещё более обеднённую картину – всего два массовых неспецифичных вида: хищного клеща *Proctolaelaps hystricoides* Lindquist & Hunter, 1965 и сапрофага *Ameroseius longitrichus* Hirschmann, 1963 (Mesostigmata: Ameroseiidae). Отсутствие в этих сборах даже

таких обычных поликсенных сапрофагов, как *Trichouropoda* sp., может указывать на дальнейшее упрощение акарикомплекса по мере расселения или на региональные особенности формирования периферии микроценоза.

Анализ происхождения видов в инвазионном ареале подтверждает гипотезу о формировании вариативной периферии микроценоза за счет местной фауны. Основу комплекса здесь составляют аборигенные генералисты, широко распространенные в ходах различных короедов Сибири и Урала. Их включение в микроценоз *P. proximus* носит факультативный характер (Khaustov, 2017).

Ключевым выводом проведенного анализа является классификация акарикомплекса *P. proximus* как «беспаразитоидного» типа. В нем полностью отсутствуют специализированные клещи-паразитоиды яиц или личинок короедов (роды *Iponemus*, *Pyemotes*), которые являются важнейшими регуляторами численности у многих аборигенных короедов, например, у короеда-типографа *Ips typographus* (Linnaeus, 1758). Таким образом, в новом ареале данный структурный модуль микроценоза не сформировал эффективного блока биологической регуляции в отношении *P. proximus*. Опыты с интродукцией паразитоида *Pyemotes dryas* (Vitzthum, 1923) подтвердили его нежизнеспособность в специфических микроклиматических условиях ходов полиграфа. Эта структурная и функциональная редукция, возможно, является одним из факторов, способствовавших первоначальной вспышке численности вредителя.

Таким образом, комплекс клещей-симбионтов *P. proximus* служит убедительной моделью, демонстрирующей, что инвазия сопровождается: 1) селективной утратой высокоспецифичных компонентов ядра (*Histiostoma shiramba*, *Histiogaster* sp.), 2) сохранением и доминированием поликсенных видов (*Proctolaelaps* spp., *Ameroseius longitrichus*), 3) формированием периферии из местных генералистов и 4) возникновением функционально неполноценного модуля микроценоза («беспаразитоидный» тип), который не выполняет значимой регулирующей роли по отношению к хозяину. Контраст

между этим простым, нефункциональным в регуляторном плане акарикомплексом *P. proximus* и сложными, включающими паразитоидов, комплексами короедов рода *Ips* будет специально рассмотрен в сравнительном анализе (раздел 5.4) как иллюстрация различных пулов формирования периферии микроценоза в зависимости от экологии хозяина и фауны региона-реципиента.

5.2.5. Насекомые-спутники: формирование комплекса естественных врагов в инвазионном ареале

Анализ комплекса насекомых, ассоциированных с *P. proximus* в Сибири, предоставляет ключевые доказательства для проверки предположения о быстром формировании в новом ареале эффективного блока естественной регуляции численности инвазионного вида.

Комплексное исследование, проведенное в 2010–2015 гг. в очагах массового размножения *P. proximus* по всей Южной Сибири, выявило богатое сообщество насекомых-спутников (Krivets, Kerchev, 2016). Всего зарегистрировано 28 видов из 14 семейств и 5 отрядов, что принципиально меняет картину консортивных связей короедов рода *Polygraphus* Erichson, 1836 в регионе.

По характеру трофических связей с короедом все виды четко делятся на три функциональные группы.

Группа Облигатных хищников. Включает 7 видов специализированных многоядных энтомофагов, жизненный цикл которых тесно связан с ксилофагами: клоп *Scoloposcelis pulchella* (Zetterstedt, 1838) (Hemiptera, Anthocoridae), стафилинид *Nudobius lentus* (Gravenhorst, 1806) (Coleoptera, Staphylinidae), щелкун *Denticollis varians* Germar, 1846 (Coleoptera, Elateridae), пестряки *Thanasimus femoralis* (Zetterstedt, 1828) (Coleoptera, Cleridae) и *Th. formicarius* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Cleridae), стволоед *Xylophagus cinctus* (De Geer, 1776) (Diptera, Xylophagidae). Наиболее многочисленны и значимы в

очагах *Th. femoralis* и муха-короедница *Medetera penicillata* Negrobov, 1970 (Diptera, Dolichopodidae) (рисунок 5.12).

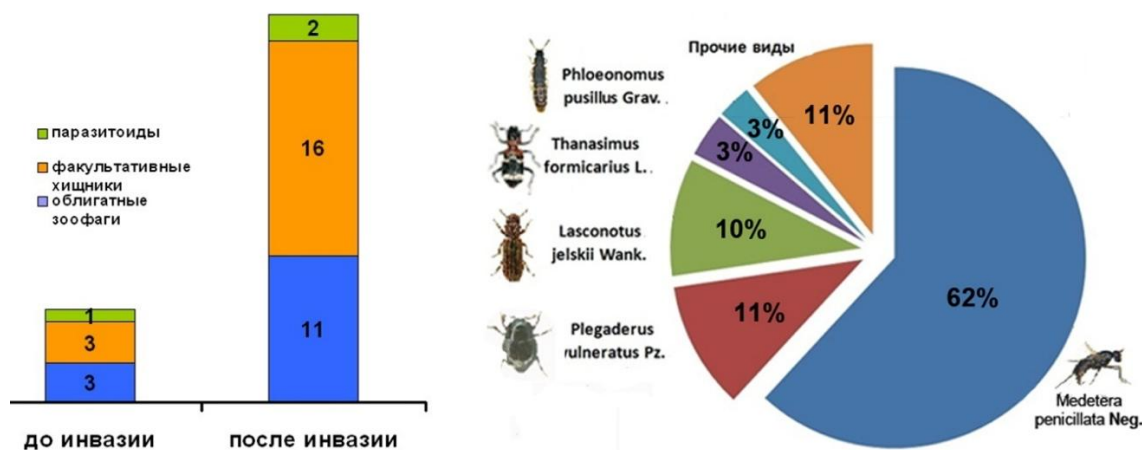


Рисунок 5.12. Количество видов и трофическая структура энтомофагов уссурйского полиграфа

Наиболее многочисленная по числу видов группа факультативных хищников и сапромицетофагов составила 15 видов. К ней относятся стафилиниды *Phloeonomus lapponicus* (Zetterstedt, 1838) (Coleoptera, Staphylinidae), *Phloeopora testacea* (Mannerheim, 1830) (Coleoptera, Staphylinidae), *Placusa depressa* Maeklin, 1845 (Coleoptera, Staphylinidae); карапузики *Plegaderus vulneratus* (Panzer, 1797) (Coleoptera, Histeridae), *Paromalus parallelepipedus* (Herbst, 1792) (Coleoptera, Histeridae); блестянки *Epuraea pallescens* (Stephens, 1835) (Coleoptera, Nitidulidae), *Glischrochilus quadripunctatus* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Nitidulidae); монотомида *Rhizophagus dispar* (Paykull, 1800) (Coleoptera, Monotomidae); псевдоплоскотелка *Cryptolestes alternans* (Erichson, 1846) (Coleoptera, Laemophloeidae); зоферида *Lasconotus jelskii* (Wankowitz, 1847) (Coleoptera, Zopheridae); трухляк *Pytho depressus* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera, Pythidae);

чернотелки *Corticeus fraxini* (Kugelann, 1794), *C. linearis* (Fabricius, 1790), *C. suturalis* (Paykull, 1800) (Coleoptera, Tenebrionidae); и лъвинка *Zabrachia minutissima* (Zetterstedt, 1838) (Diptera, Stratiomyidae).

Группа паразитоидов насчитывает 5 видов и представлена наездниками-эктопаразитоидами личинок короедов: птеромалиды *Dinotiscus eupterus* (Walker, 1836) (Hymenoptera, Pteromalidae) и *Roptrocerus mirus* (Walker, 1834) (Hymenoptera, Pteromalidae); эвритомида *Eurytoma kangasi* Hedqvist, 1966 (Hymenoptera, Eurytomidae); бракониды *Ecphyllus silesiacus* (Ratzeburg, 1848) (Hymenoptera, Braconidae) и *Meteorus ipidivorus* Tobias, 1986 (Hymenoptera, Braconidae).

В очагах массового размножения *P. proximus* отмечено большее видовое разнообразие хищных и паразитических насекомых-ксилобионтов по сравнению с аборигенными сообществами. Абсолютное большинство видов в нем являются широко распространенными представителями местной фауны, установившими новые трофические связи с чужеродным короедом.

Для 20 видов впервые установлена возможность развития в поселениях короедов рода *Polygraphus* в Сибири, появились облигатные хищники, виды, неизвестные ранее в Сибири как паразиты этой группы короедов, расширился круг факультативных хищников.

Особое место в комплексе занимает муха-короедница *M. penicillata*. Специфическим компонентом в ходах уссурийского полиграфа в районах инвазии являются облигатные хищники дальневосточного происхождения *M. penicillata*, для которых можно с высокой степенью уверенности предполагать совместное проникновение с *P. proximus* в Сибирь при случайном завозе с заселенными лесоматериалами по Транссибирской железнодорожной магистрали. Этот вид, описанный с Дальнего Востока (Negrobov, 1970), с высокой вероятностью был завезен в Сибирь совместно с *P. proximus* (Керчев, 2013). Во вторичном ареале он стал абсолютно доминирующим и наиболее специализированным хищником уссурийского полиграфа, демонстрируя черты классической ко-инвазии. Абсолютное доминирование данного вида по

встречаемости и численности в очагах инвазионного короеда говорит о его становлении в качестве третьего компонента нового триотрофа.

M. penicillata имеет одно поколение в год, зимует в фазе предкуколки под корой. Лёт имаго синхронизирован с развитием личинок короеда в ходах. Вид характеризуется высокой константностью и численностью: заселяет более 50% гнезд короеда на дереве, плотность личинок достигает 6,9–9 экз./дм² коры, а уровень уничтожения жертвы составляет 30–75% (Керчев, Негрбов, 2012). В первичном ареале (Приморье, Сахалин) *M. penicillata* также встречается в ходах полиграфа, но её относительное обилие и численность существенно ниже (Кривошеина и др., 2018). Данные за 2023 г. подтверждают доминирование этого вида в новых районах инвазии: даже в ограниченных сборах из Челябинской области (*M. penicillata* – 14 экз., *M. pinicola* – 9 экз.) и Свердловской области (*M. penicillata* – 3 экз.) на личинок *M. penicillata* приходилось более 60% всех собранных хищных насекомых, что свидетельствует о продолжающемся продвижении и закреплении данного специализированного регулятора в западной части ареала *P. proximus*. При выявлении восточной границы распространения уссурийского полиграфа в пихтовых насаждениях Хамар-Дабана *M. penicillata* была единственным хищником, обнаруженным в ходах уссурийского полиграфа.

Подавляющее большинство выявленных видов являются представителями аборигенной сибирской фауны или транспалеарктическими видами, связанными с очень широким списком видов короедов, установившими новые трофические связи с инвазионным короедом. Этот процесс демонстрирует довольно быстрое формирование блока регуляции численности чужеродного короеда из местных видов, однако его эффективность в сдерживании массового размножения инвайдера остается ограниченной.

Многоядные хищники, такие как пестряк *Th. femoralis*, быстро включили нового массового хозяина в свой рацион. Относительное обилие массовых

видов хищных насекомых). Например, плотность личинок *Th. femoralis* в Ларинском заказнике достигала 0,4 экз./дм².

Птеромалида *D. eupterus*, широкий голарктический паразитоид короедов, была обнаружена во всех исследованных популяциях *P. proximus*. Её численность первого поколения достигала 34 экз./дм² коры (Krivets, Kerchev, 2016). При этом на данный момент темой для отдельных научных исследований может быть проверка гипотезы о совместной инвазии дальневосточной популяции этого вида совместно с короедом.

Специальное исследование двукрылых (Diptera) – спутников *P. proximus* выявило 14 видов из 8 семейств (Кривошеина и др., 2018). Помимо ранее известной только на Дальнем Востоке *M. penicillata*, в ходах короеда были найдены и широко распространенные в Голарктике виды: *Medetera excellens* Frey, 1909; *M. pinicola* Kowarz, 1877; *Lonchaea collini* Hackman, 1956; *Toxoneura ephippium* (Zetterstedt, 1860), а также эндемичный для Дальнего Востока хищник *Xylophagus sachalinensis* (Pleske, 1925). Впервые в ходах короедов зарегистрированы сапрофаги – *Dicranomyia modesta* (Meigen, 1818) (Diptera, Limoniidae); *Chalcosyrphus piger* (Fabricius, 1794) (Diptera, Syrphidae); *Xylosciara lignicola* (Winnertz, 1867) (Diptera, Sciaridae) и *Pseudolycoriella unispina* (Mohrig et Krivosheina, 1983) (Diptera, Sciaridae).

Таким образом, регуляция численности *P. proximus* (в пределах кормовой базы, пригодной для развития насекомых) осуществляется внутривидовыми взаимоотношениями и в меньшей степени естественными врагами. Для уссурийского полиграфа свойственно доминантное освоение кормового объекта, что обусловлено узким диапазоном пищевой специализации.

5.3. Микроценоз союзного короеда *I. amitinus*

Для анализа микроценоза союзного короеда выступили популяции из первичного ареала в Европе (Швейцария, Австрия, Болгария, Чехия) и зона инвазии в Западной Сибири (Томская область). Ключевым методом стало

метагеномное секвенирование (NGS) микобиома, позволившее напрямую оценить стабильность ядра микобиома короеда. Дополнительно на основе оригинальных сборов в Сибири были охарактеризованы комплексы клещей-симбионтов, насекомых-спутников и нематод, формирующие вариативную периферию микроценоза в новом ареале; для сравнения с первичным ареалом привлекались литературные данные. Сведения о бактериальном компоненте на данный момент специальным исследованиям не подвергались и носят фрагментарный характер.

5.3.1. Анализ грибных симбионтов союзного короеда в первичном и вторичном ареалах

Одним из ключевых элементов при оценке масштаба трансформации микроценоза *I. amitinus* в ходе его инвазии был сравнительный анализ структуры микобиома в его первичном (европейском) и инвазионном (западносибирском) ареалах.

Методом высокопроизводительного секвенирования (Miseq Illumina) ампликонов ITS2-региона рибосомальной ДНК было получено и проанализировано 304 939 качественных прочтений, сгруппированных в 297 оперативных таксономических единиц (OTU). Таксономическая интерпретация выявила присутствие широкого спектра грибов, ассоциированных с короедом.

Сравнение полученных последовательностей с референсными базами данных (GenBank NCBI) подтвердило гипотезу о транспортировке ключевых симбионтов. В инвазионном ареале было выявлено устойчивое «ядро» микобиома, включающее OTU офиостомовых грибов, демонстрирующих 99,5–100% сходство с видами, ранее описанными в качестве облигатных ассоциантов *I. amitinus* в Европе (Kirisits, 2007; Repe et al., 2013): *Ophiostoma bicolor*, *O. brunneo-ciliatum*, *O. fuscum* и *Ceratocystiopsis minuta*. Помимо патогенных аскомицетов, в состав ядра вошли многочисленные представители

дрожжей класса *Saccharomycetes*, что согласуется с современными представлениями о структуре микобиома короедов (Chakraborty et al., 2020).

Сравнительный анализ микобиома инвазионной популяции *I. amitinus* в Сибири, проведенный И.Н. Павловым и соавторами методом прямого секвенирования ДНК с жуков, выявил абсолютное доминирование дрожжей, на долю которых пришлось более 90% всех прочтений (Pavlov et al., 2023). Наиболее обильными видами в их работе оказались *Nakazawaea holstii* (59,0%), *Kuraishia molischiana* (13,0%) и *N. ambrosiae* (10,1%).

В наших данных эти таксоны также регистрировались с высокой частотой (встречаемость *N. holstii* и близкородственных дрожжей в составе «ядра» составляла 85,7–99%). Однако расхождение в доминирующей группе (дрожжи vs. офиостомовые грибы) между исследованиями, при внешнем сходстве методик (секвенирование ITS2), имеет важное методологическое объяснение. Различие в доминировании дрожжей и офиостомовых грибов, по-видимому, обусловлено разными стадиями жизненного цикла жуков, отобранных для анализа: в нашем исследовании – имаго в фазе прокладки маточных ходов, в работе Pavlov et al. (2023) – молодые жуки на стадии дополнительного питания. В то время как в нашем анализе использовались жуки, отобранные в момент прокладки маточных ходов в живых тканях дерева и представляющие разные семьи.

Это различие в стадии жизненного цикла жука и состоянии субстрата принципиально важно. На стадии дополнительного питания в старых галереях происходит активное развитие аутохтонной сапротрофной и дрожжевой микробиоты, которая может количественно подавлять сигнал от фитопатогенных симбионтов, более активно проявляющих себя в момент начала заселения. Таким образом, полученные данные не столько отражают разницу анализируемых «ниш» в классическом понимании, сколько подчеркивают временную динамику и сукцессию микобиома в системе «жук-фитопатогенный гриб-дерево». Наша выборка, сфокусированная на начальной фазе колонизации, в большей степени отражает состав первоначально

инокулируемого симбиотического комплекса, включающего ключевые фитопатогенные виды.

Это наблюдение указывает на сложную временную и пространственную организацию микобиома короеда, где доминирующие функциональные группы могут сменять друг друга на разных этапах взаимодействия с питательным субстратом (растением-хозяином).

Сравнительный анализ количественных данных по относительному обилию таксонов между ареалами выявил как консервативные черты, так и значимые различия (рисунок 5.13).

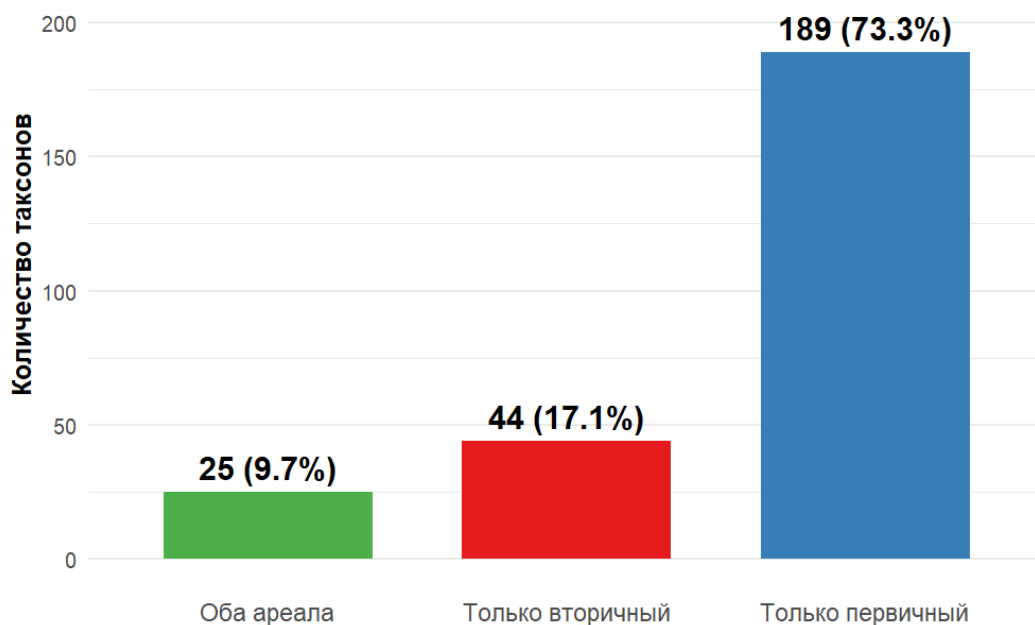


Рисунок 5.13. Сравнительная структура микобиома *Ips amitinus* в инвазионном и первичных ареалах по данным относительного обилия основных таксономических групп

Одним из доминантных видов дрожжей был вид *Ogataea pini*. Ранее этот сахаромицет обнаруживался в микангиях короедов рода *Dendroctonus* Er. По литературным данным, в биотестах для этого симбионта было показано значимое положительное влияние на радиальный рост офиостомовых грибов и ингибирование роста энтомопатогена *B. bassiana* (Davis et al., 2019). В ходах союзного короеда на модельных деревьях всегда наблюдается активный рост

офиостомовых грибов, при этом гибель имаго даже в избыточно увлажненных микростациях после зимовки не превышает 10% (рисунок 5.14).

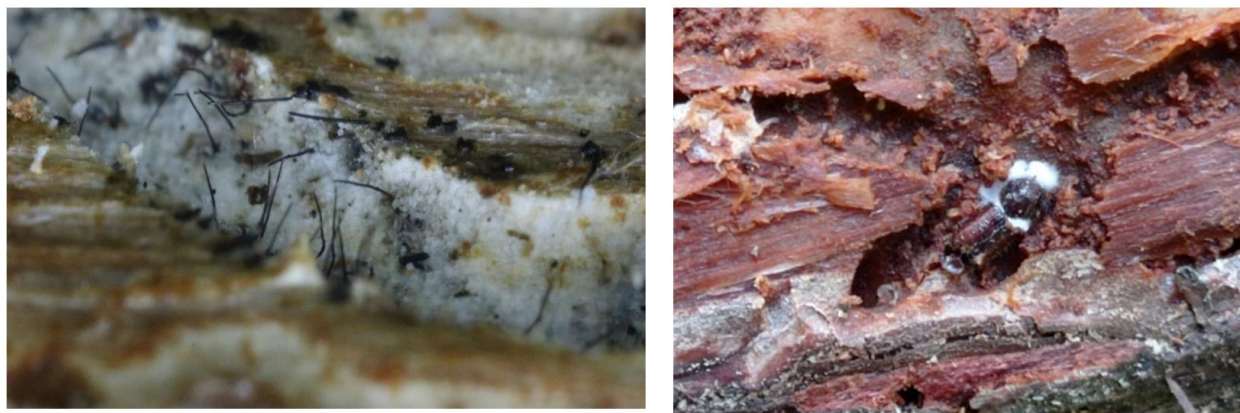


Рисунок 5.14. Грибные ассоцианты союзного короеда в Западной Сибири: слева – перитеции офиостомовых грибов в галереях союзного короеда; справа – имаго *I. amitinus* погибшее от *Beauveria bassiana*

Помимо воздействия на прочие компоненты микобиома *O. pini* способен в течение 7 дней после инокуляции в два раза снижать концентрацию энтомотоксичного Δ -3-карена и более, чем на треть снижать концентрацию терпинолена в тканях растения-хозяина (Davis et al., 2019).

В микобиоме *I. amitinus* методом секвенирования ITS-региона были обнаружены энтомопатогенные грибы шести видов: *Beauveria pseudobassiana*, *B. bassiana*, *B. tenella*, *Isaria farinosa*, *Simplicillium aogashimaense*, *Metarhizium guizhouense* и *M. marquandii*. Основным источником заражения, вероятно, служит лесная подстилка в местах зимовки. Эффективной горизонтальной передаче патогенов внутри популяции могут препятствовать экологические особенности вредителя: заселение относительно сухих микростаций и высокая расселительная активность, ведущая к быстрому снижению плотности поселений.

Несмотря на наличие общих видов в европейских и западносибирских популяциях, общее сходство структуры сообществ между ареалами было низким (индекс Жаккара = 0,097). Анализ частоты встречаемости отдельных

таксонов выявил виды-индикаторы для каждого ареала. В инвазионной популяции резко возросла встречаемость *O. bicolor* (до 100% в Томске) и *O. fuscum*, а также отмечался *Leptographium truncatum* (рисунок 5.15), для которого по литературным данным в результате биотестирования была показана высокая фитопатогенная активность при инокуляции молодых побегов сосны обыкновенной (Jankowiak, 2013).

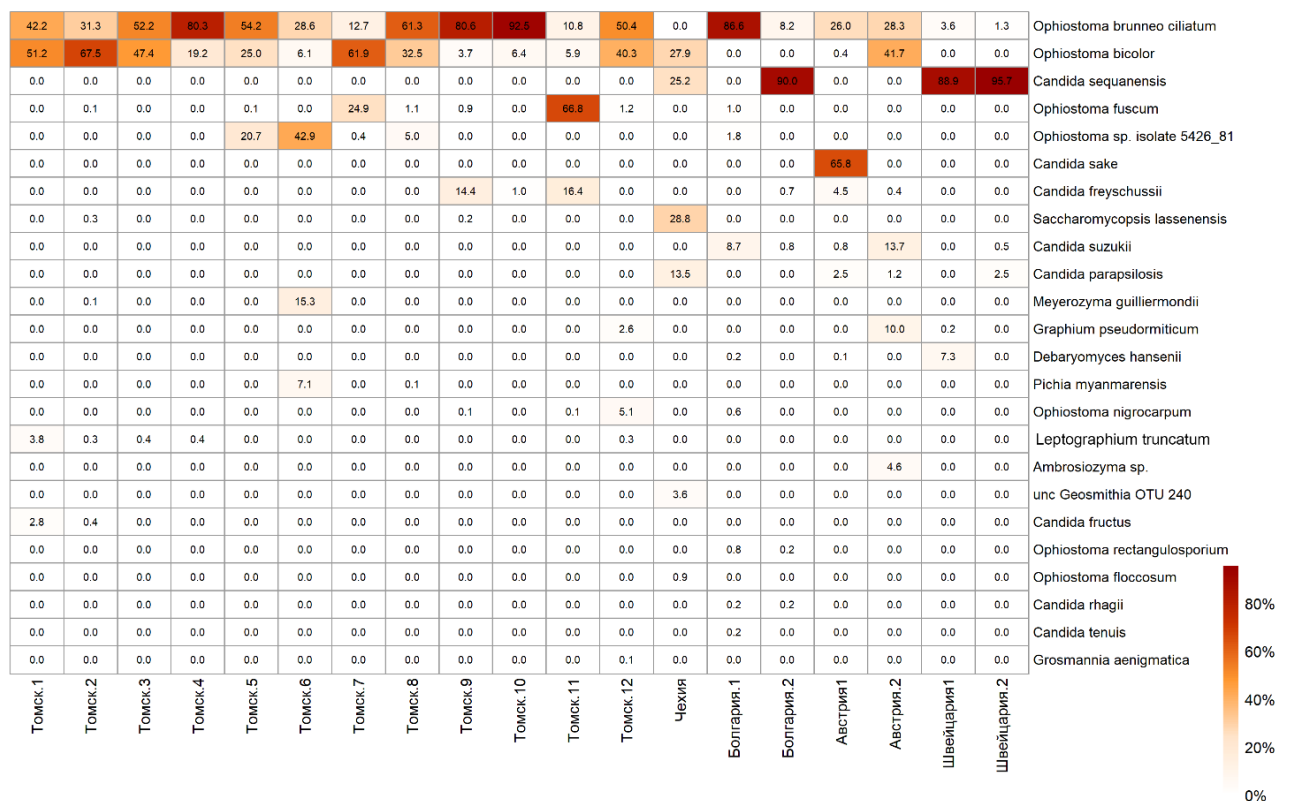


Рисунок 5.15. Пространственная стабильность ядра микобиома *I. amitinus* в первичном и инвазионном ареале (значения в ячейках отображают относительное обилие в пултированных образцах в %)

Для первичного ареала, напротив, были характерны некоторые дрожжи рода *Candida* (*C. suzukii*, *C. sequanensis*), практически отсутствовавшие в сибирских образцах.

Таким образом, микобиом инвазионной популяции *I. amitinus* представляет собой реструктурированную систему, в которой сохраненное консервативное ядро из привнесенных симбионтов (как фитопатогенных

офиостомовых грибов, так и функционально важных дрожжей) сочетается со сдвигами в доминировании и включением новых компонентов.

Критическим вопросом, вытекающим из данного анализа, является функциональная сохранность ключевых компонентов этого ядра, особенно фитопатогенных грибов, в новых условиях. Обладают ли транспортированные виды *O. bicolor*, *O. brunneo-ciliatum* и другие члены ядра прежней вирулентностью по отношению к новому растению хозяину *P. sibirica*, был поставлен отдельный эксперимент, по прямой оценке, фитопатогенного потенциала чистых культур грибов, изолированных из ядра микобиома инвазионной популяции.

В результате изоляции грибов, ассоциированных с вредителем, была получена 41 чистая культура офиостомовых грибов, принадлежащих к четырем основным морфотипам (рисунок 5.16): *O. bicolor* (7 изолятов), *L. spp.*

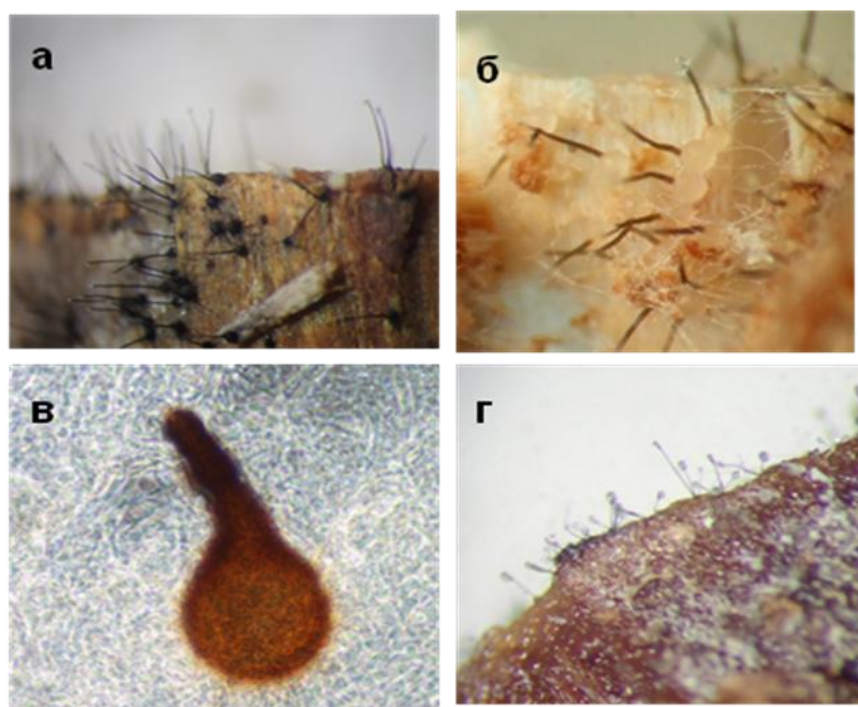


Рисунок 5.16. Плодоношения офиостомовых грибов, обнаруженных в ходах союзного короеда в Сибири: а – перитеции гриба «А-тип»; б – перитеции *O. bicolor*; в – плодовое тело *Ceratocystiopsis minuta*; г – конидиеносцы *Leptographium sp.* (Фото: Н.В. Пашеновой)

(5 изолятов), *Ceratocystiopsis minuta* (2 изолята) и доминирующий «А-тип» (29 изолятов). Морфологический анализ изолята «А-типа» (спиральные остиолярные гифы, прямоугольные аскоспоры, конидиеносцы *Pesotum*-типа) и последующая генетическая идентификация по ITS-региону позволили определить его как *O. brunneo-ciliatum*, входящий в *O. clavatum*-комплекс (рисунок 5.17).

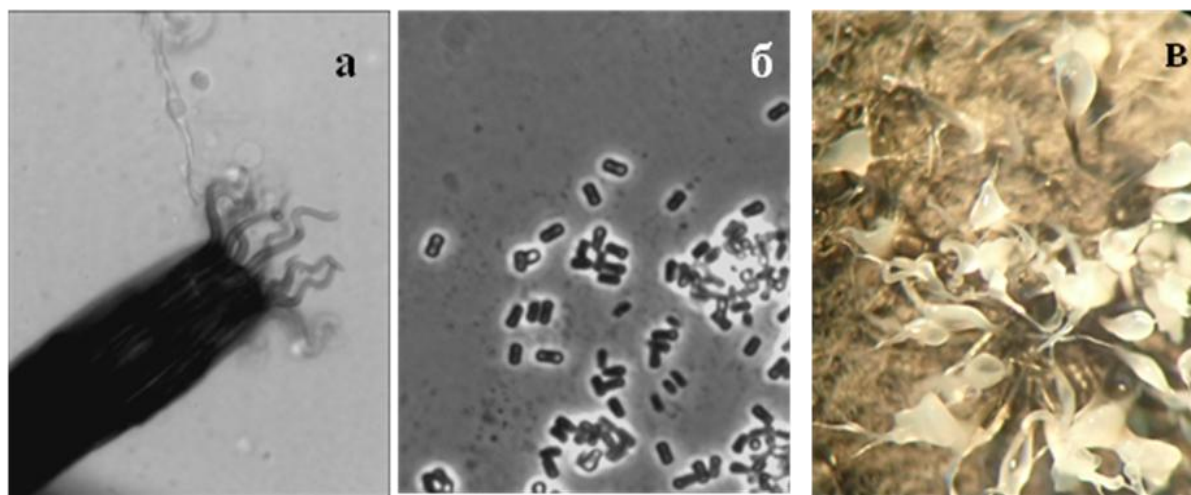


Рисунок 5.17. Культуральные и микроморфологические характеристики грибов «*Ophiostoma clavatum*-комплекса»: а – спирально изогнутые остиолярные гифы на вершине перитециальной шейки; б – прямоугольные аскоспоры; в – конидиеносцы *Pesotum* – типа в колонии гриба на плотной питательной среде (Фото: Н.В. Пашеновой)

Для оценки фитопатогенной активности были отобраны культуры грибов, морфологически идентичные и встречающиеся во всех точках сбора. Полевой эксперимент по биотестированию был проведен в июле на деревьях кедра сибирского возраста 30–40 лет. Инокуляцию проводили блоками агаровой среды с мицелием в отверстия в коре диаметром 4 мм, которые затем герметизировали коровой пробкой и клеем БФ-6. Каждый грибной изолят и контроль (поранения без инокулята) тестировали в 20 репликациях на отдельных деревьях. Через 5 недель измеряли линейную протяженность некрозов флоэмы.

Биотестирование выявило дифференциацию фитопатогенного потенциала среди компонентов ядра. Наибольшую выраженную фитопатогенность к *P. sibirica* проявил изолят *Leptographium* sp. (по данным OTU-анализа на 99,7% соответствующий *L. truncatum*), вызвавший значительно более обширные некрозы по сравнению с другими тестируемыми видами и контролем (Рисунок 5.18).

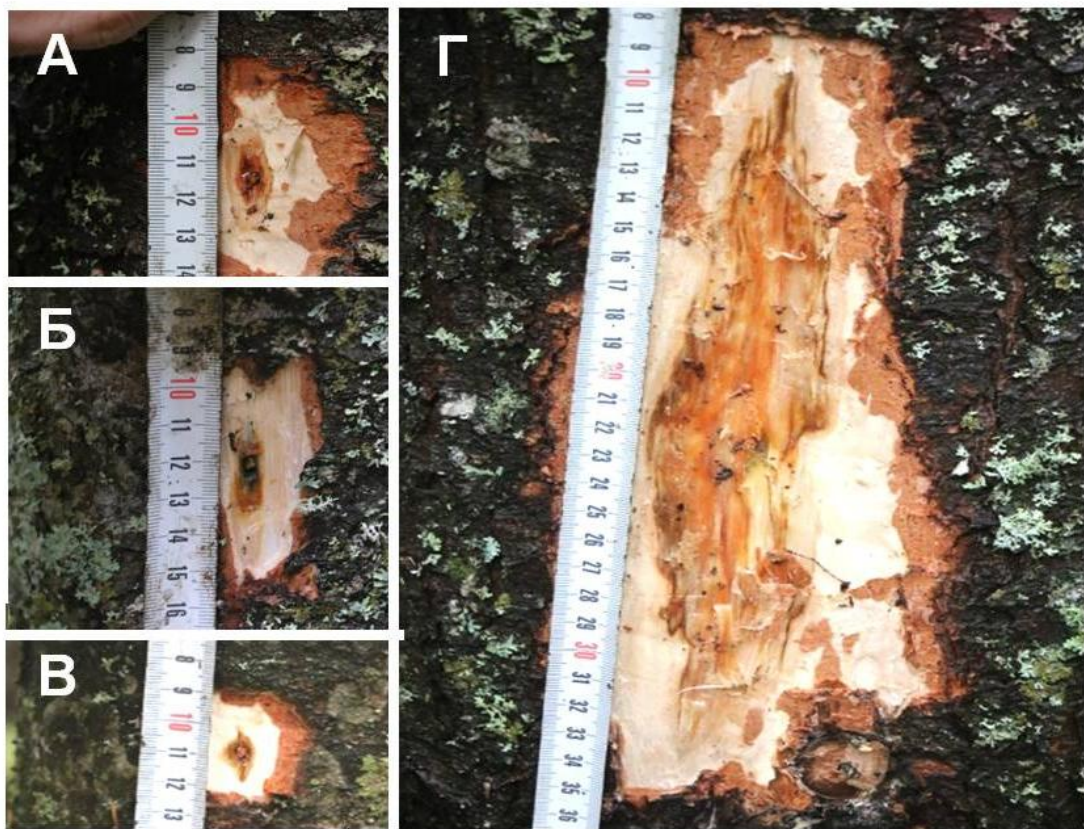


Рисунок 5.18. Результаты биотестирования фитопатогенности грибных изолятов из ядра микобиома *I. amitinus* на *P. sibirica*. (А – контроль (простое поранение); Б – *O. bicolor*; В – *O. brunneo-ciliatum*; Г – *Leptographium* sp.)

Изоляты *O. bicolor* и *O. brunneo-ciliatum*, хотя и не отличались по длине некроза во флоэме, продемонстрировали иную, но не менее значимую стратегию патогенности. Эти грибы с темным мицелием проявляли способность к стремительному радиальному росту вглубь древесины (на 20–30 мм за время эксперимента). Учитывая, что *I. amitinus* преимущественно

заселяет тонкие ветви (диаметром 4–6 см) и проходит дополнительное питание в молодых побегах, такая способность симбионтов к глубокому проникновению может играть критическую роль в ослаблении дерева-хозяина, поражая не только луб, но и проводящие ткани, особенно в ассимиляционном аппарате.

Наблюдения во влажных камерах позволили реконструировать последовательность развития грибного сообщества в ходах короеда. Первопоселенцами, наиболее тесно связанными с фазой активного заселения дерева жуком, выступали *O. brunneo-ciliatum* («А-тип») и *O. bicolor*, чьи перитеции формировались первыми. Позднее, через 2–3 недели, появлялись спороношения *Leptographium* sp. и перитеции *C. minuta*. Это указывает на сложную функциональную дифференциацию внутри ядра: виды-первопоселенцы (*Ophiostoma* spp.), возможно, играют ключевую роль в начальном ослаблении тканей и создании условий для последующего развития более агрессивного патогена (*Leptographium* sp.), обеспечивающего максимальное подавление защитных реакций дерева.

Таким образом, ключевые компоненты транспортированного грибного ядра *I. amitinus* не только сохранились в новом ареале, но и полностью сохранили, а в случае *Leptographium* sp., возможно, и усилили свою вирулентность по отношению к кедру сибирскому. Выявленная функциональная дифференциация (*Leptographium* sp. – максимальный некроз флоэмы; *Ophiostoma* spp. – глубокое проникновение в древесину) и наблюдаемая согласованная сукцессия их развития подтверждают, что инвазионный успех короеда обеспечивается не случайным набором грибов, а коадаптированным функциональным комплексом, способным к многоэтапному патогенному воздействию на нового хозяина. Данный результат является прямым доказательством того, что инвазия микроценоза включает перенос не только таксонов, но и их экологических функций, критичных для преодоления защитных барьеров растения-хозяина.

5.3.2. Эндосимбионты *I. amitinus*

Согласно сравнительному исследованию в Чехии, *I. amitinus* и его основной симпатрический вид *I. typographus*, обладая сходной биологией и часто совместно заселяя одно дерево-хозяин, имеют значительное совпадение в комплексе патогенов (Lukašova et al. 2013). У обоих видов обнаруживаются: простейшие (Apicomplexa): гregarина *Gregarina typographi* (Fuchs, 1915) и неогregarина *Mattesia schwenkei* (Purrini, 1970), впервые зарегистрированная для *I. amitinus* в данном исследовании; микроспоридии (Fungi, Microsporidia): *Chytridiopsis typographi* (Weiser, 1954); вирусы (Poxviridae): энтомопоксвирус *I. typographus* Entomopoxvirus (ItEPV).

При этом для большинства из перечисленных патогенов (*C. typographi*, *G. typographi*, *M. schwenkei*) уровень заражённости у более многочисленного *I. typographus* был статистически значимо выше, чем у *I. amitinus* (Lukašova et al. 2013). Это объясняется тем, что передача данных организмов часто происходит горизонтально через контакт с заражёнными фекалиями или останками в общих ходах, и её вероятность коррелирует с плотностью популяции хозяина (Wegensteiner 1996; Lukašova & Holuša, 2013).

Обнаружение практически идентичного набора факультативных патогенов и паразитов у двух близкородственных видов, занимающих одну экологическую нишу, указывает на активный горизонтальный взаимообмен компонентами микроценоза в зонах симпатрии. Эти данные позволяют предположить, что периферическая часть микроценоза (факультативные патогены и паразиты) может быть динамичной и пластичной: многие её компоненты могут относительно легко приобретаться и теряться в зависимости от локальных условий и соседства с другими видами-носителями.

Ключевым фактором, обеспечивающим возможность такого взаимообмена, является значительное совпадение экологических требований *I. amitinus* и *I. typographus*, выраженное в их пространственном и временном пересечении на одном дереве-хозяине. Их жизненные циклы

синхронизированы, а форезирующие стадии патогенов (споры, инфекционные единицы) напрямую зависят от фенологии и поведения жуков-переносчиков в общих ходах. Это создаёт условия для эффективной горизонтальной передачи как периферических, так и потенциально – видов из ядра микроценоза.

Скрининг на наличие наследственных бактериальных симбионтов (*Wolbachia*, *Spiroplasma*, *Cardinium*, *Arsenophonus*, *Rickettsia*), которые могут влиять на структуру мтДНК хозяина (Cariou et al., 2017) проведенный в рамках совместных исследований проведенных совместно с сотрудниками ИЦИГ СО РАН в рамках исследования филогении союзного короеда в первичном и инвазионном ареалах показал наличие эндосимбиотических бактерий *Spiroplasma* (клад *Ixodetis*) у части особей из Словакии, Чехии и Ленинградской области, причем все зараженные особи несли «инвазионный» гаплотип. В сибирских популяциях *Spiroplasma* и другие целевые симбионты не обнаружены. Обнаружение ассоциации «инвазионного» гаплотипа мтДНК с бактерией *Spiroplasma* в европейских популяциях указывает на потенциальную роль симбионтов в эволюционной истории данного митотипа. Однако отсутствие *Spiroplasma* в Сибири демонстрирует, что инвазионный микроценоз мог сформироваться без части облигатных симбионтов из нативного ареала, что согласуется с положением о настоящей диссертации о трансформации исходного сообщества.

5.3.3. Комплекс клещей-симбионтов

Проведенные исследования в инвазионном ареале *I. amitinus* в Западной Сибири позволили впервые описать комплекс клещей, ассоциированных с этим короедом в инвазионном ареале (Khaustov & Kerchev, 2020). Анализ жуков, собранных с заселенных ветвей кедра сибирского, выявил пять видов клещей, использующих короеда для форезии или обитающих в его галереях. Наблюдения за поведением в природе и лаборатории также позволили зафиксировать ключевые моменты взаимодействия. Все обнаруженные виды

являются типичными компонентами акарикомплексов местных короедов и не обладают специфичностью по отношению к *I. amitinus*, что указывает на быстрое формирование ассоциаций в новом регионе.

Доминирующим и наиболее массовым видом в изученных выборках оказался хищный клещ *Dendrolaelaps quadrisetus* (Berlese, 1920) (Mesostigmata: Digamasellidae). Его дейтонимфы форезируют на имаго короеда, прикрепляясь на скате надкрылий или под надкрыльями (рисунок 5.19).

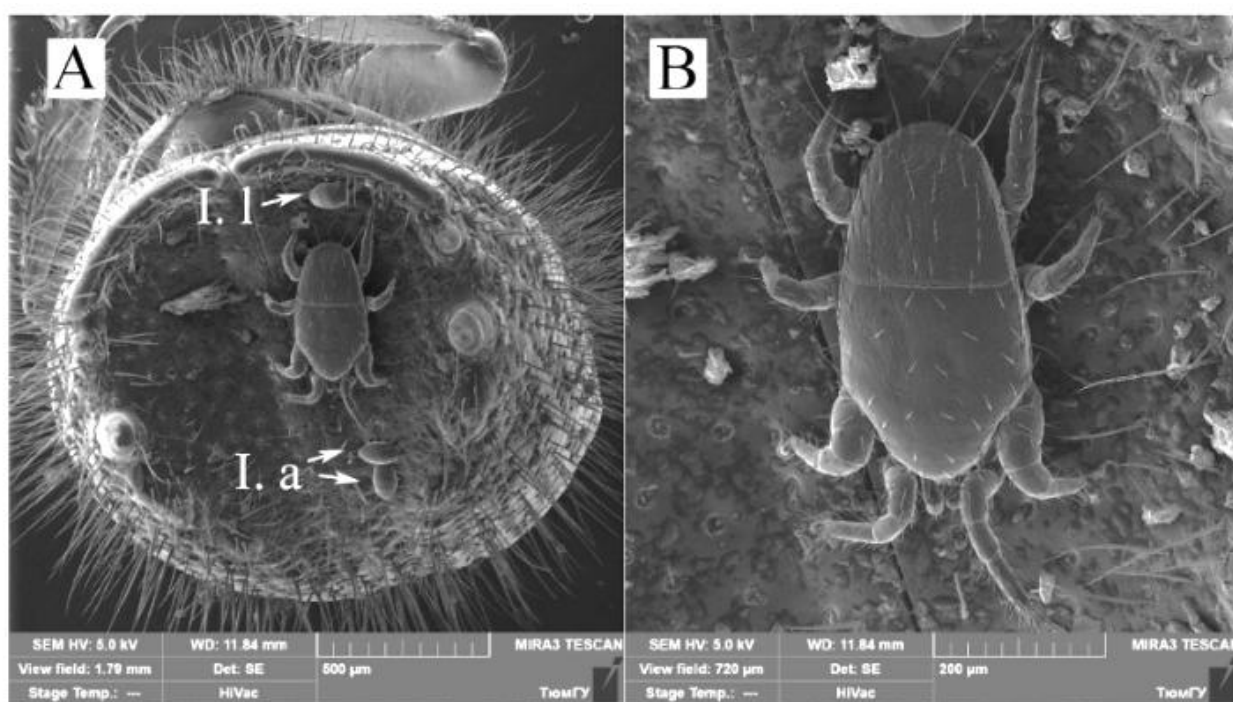


Рисунок 5.19. СЭМ-фотографии клещей, форезирующих на *I. amitinus*. А – Общий вид ската надкрылий с тремя видами форезирующих клещей: *Iponeurus asiaticus* (I.a), *Iponeurus leionotus* (I.l) и *Dendrolaelaps quadrisetus* (крупный клещ в центре); В – Дейтонимфа *Dendrolaelaps quadrisetus* (Khaustov & Kerchev, 2020)

D. quadrisetus – широко распространенный голарктический вид, тесно связанный с короедами трибы Iprini (Khaustov et al., 2018). В Западной Сибири он является обычным компонентом фауны, ассоциированной с местным *I. typographus*. Внутренняя сторона надкрылий может быть плотно заселена форезирующими дейтонимфами (рисунок 5.20).

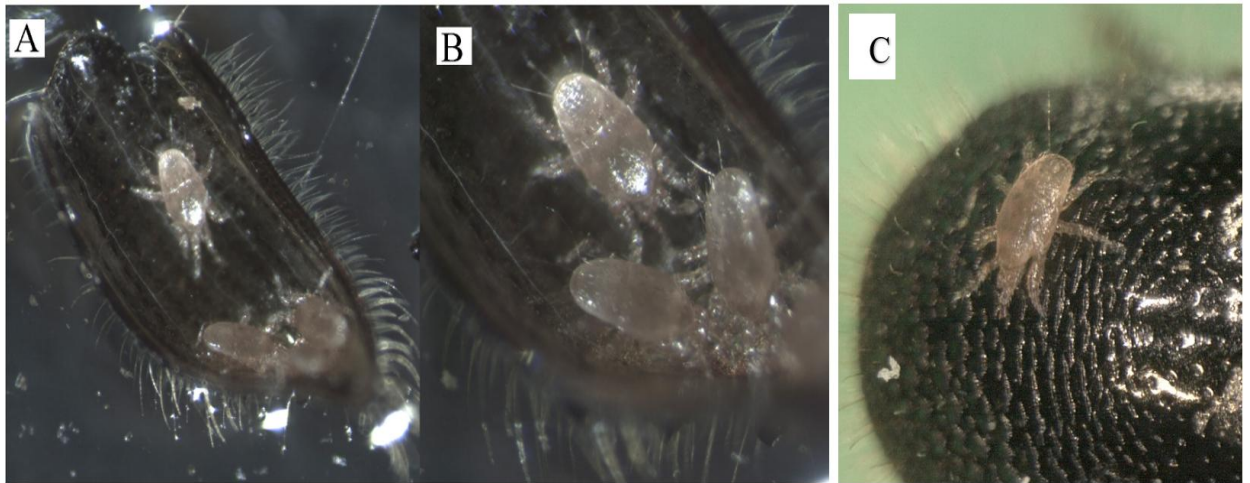


Рисунок 5.20. Фотография отсеченного надкрылья *I. amitinus* с форезирующими дейтонимфами *Dendrolaelaps quadrisetus*: А – общий вид; В – внутренняя сторона надкрылий (Khaustov & Kerchev, 2020) С – дейтонимфа на имаго *I. amitinus* из популяции в провинции Артвин, Турция (Фото: Яшар Аксу)

Интересно, что связь этого хищника с *I. amitinus* носит не локальный характер. Личное сообщение турецкого лесного энтомолога Яшара Аксу (Yaşar Aksu) (провинция Артвин, Турция) с предоставленной фотографией свидетельствует, что дейтонимфы *D. quadrisetus* также форезируют на имаго *I. amitinus* в его европейско-кавказской части ареала, где он отмечался на ели восточной *Picea orientalis* (рисунок 5.20 С). Это наблюдение указывает на устойчивость данной ассоциации в разных частях ареала короеда.

Важную группу в комплексе составляют паразитоидные клещи рода *Iponemus* (Trombidiformes: Tarsonemidae). Были обнаружены два вида: *Iponemus asiaticus* Lindquist, 1969 и *Iponemus leionotum* Lindquist, 1969.

Самки этих облигатных паразитоидов яиц короедов используют жуков для форезии, прикрепляясь на скате надкрылий. Примечательным является редкий случай совместной форезии двух видов одного рода на одном хозяине, причем они занимают разные микрониши: *I. leionotum* локализуется в нижней части ската, а *I. asiaticus* – в верхней (Рисунок 5.21, А) (Khaustov & Kerchev, 2020).

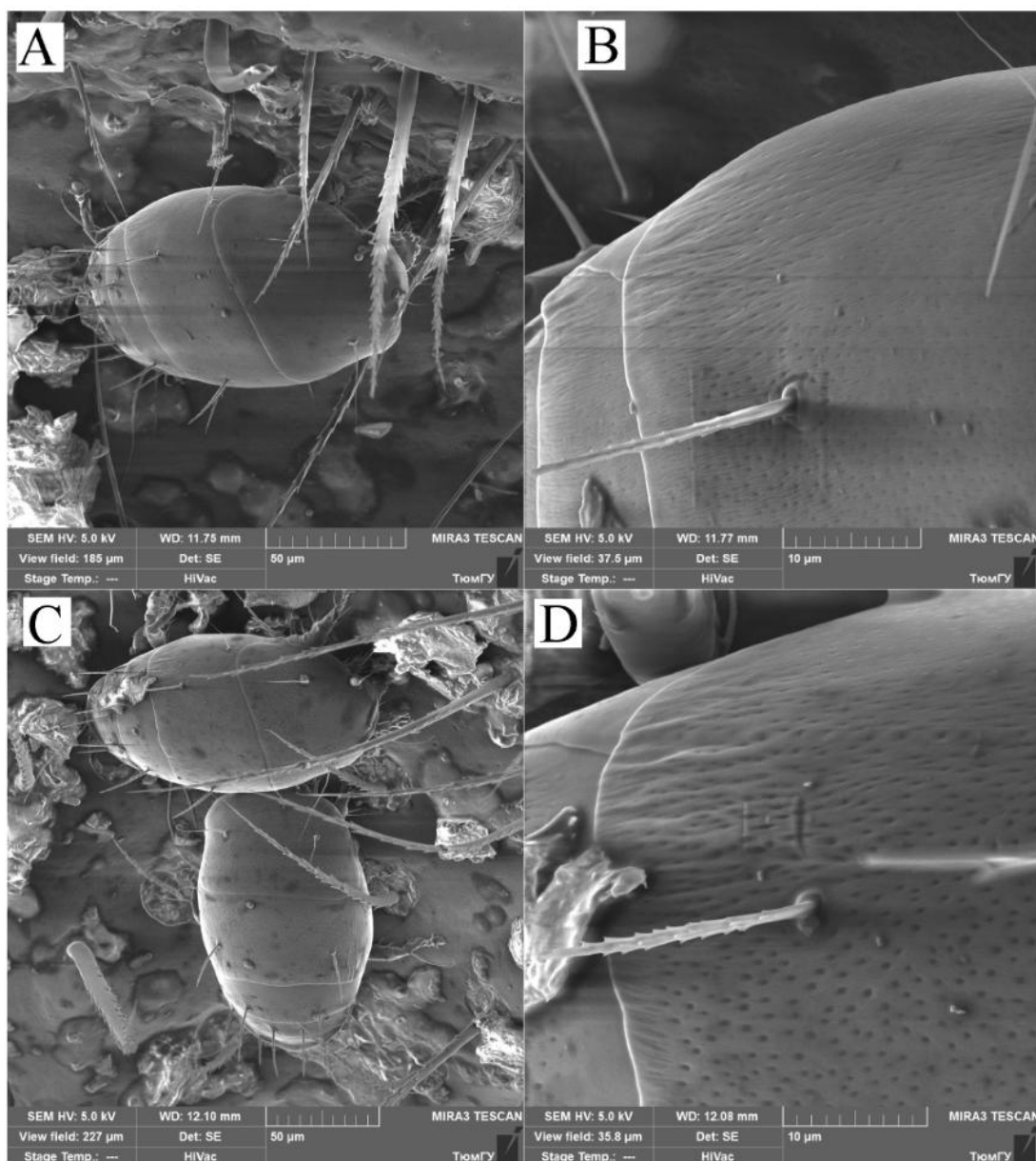


Рисунок 5.21. СЭМ-фотографии самок форезирующих клещей *Ixodes* (А – общий вид *I. leionotum*; В – левая половина тергита *I. leionotum*; С – *I. asiaticus*; D – левая половина тергита *I. asiaticus*) (Khaustov & Kerchev, 2020)

Полевые наблюдения подтверждают их трофическую специализацию: самки *Ixodes* могут быть обнаружены питающимися непосредственно на яйцах короеда в галереях (рисунок 5.22).

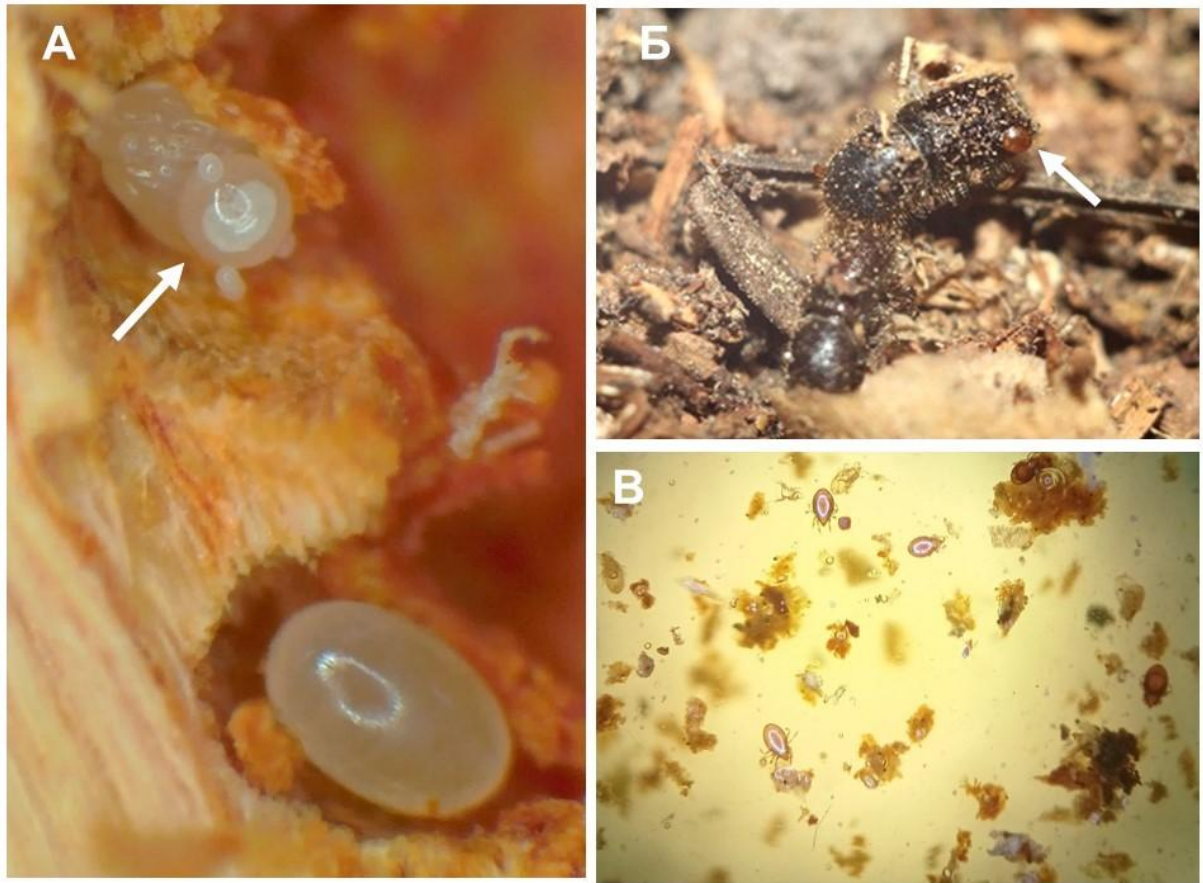


Рисунок 5.22. Наблюдение за поведением и сбор клещей – симбионтов в ходах союзного короеда в западносибирском регионе инвазии (А – самка *Iponemus leionotum*, высасывающая яйцо короеда; Б – дейтонимфы *Nenteria* sp. (Uropodina: Nenteriidae), форезирующие на имаго короеда; В – панцирный клещ *Siculobata leontonycha*, массовый обитатель ходов)

В фауне Западной Сибири *I. asiaticus* является специфичным паразитоидом *I. subelongatus*, а *I. leionotum* – *I. sexdentatus* (Khaustov et al., 2017). Их обнаружение на *I. amitinus* служит прямым свидетельством переключения специализированных паразитоидов на нового, массового хозяина, занимающего сходную экологическую нишу.

Кроме того, в галереях были единично найдены поликсенный хищный клещ *Proctolaelaps hystricoides* Lindquist et Hunter, 1965 (Melicharidae), отмеченный на различных подкорных насекомых Сибири, и микофаг *Ereynetes* (*Huntereynetes*) sp. (Ereynetidae), известный по ассоциации с *I. typographus* в регионе (Khaustov et al., 2018; Trach & Khaustov, 2017).

Формирование выявленного акарикомплекса является наглядным примером экологической интеграции инвазионного вида в существующие симбиотические сети. Механизм этого процесса основан на топических связях: в Сибири *I. amitinus* заселяет кедр сибирский – ту же кормовую породу, что и местные виды *Ips* (*I. sexdentatus*, *I. subelongatus*, *I. typographus*). Совместное заселение ослабленных деревьев и неизбежное пересечение систем галерей разных видов создает условия для непосредственного контакта и горизонтального перехода аборигенных симбионтов (клещей) к новому хозяину. В дальнейшем, форическая связь с имаго *I. amitinus* обеспечивает распространение клещей на новые деревья, закрепляя ассоциацию.

Таким образом, комплекс клещей *I. amitinus* в Западной Сибири формируется не за счет совместной интродукции со специфичными симбионтами, а путем экологического «рекрутирования» аборигенных видов из консорциумов местных короедов, связанных с общим растением-хозяином. Этот процесс подчеркивает высокую пластичность формирующихся связей и способность инвазионного вида быстро встраиваться в трофические и симбиотические сети новой для него экосистемы. Наличие же устойчивой ассоциации с *D. quadrisetus* как в инвазионном (Сибирь), так и в частях естественного ареала (Турция) указывает на возможность формирования долгосрочных и стабильных взаимодействий между короедом и его клещами-симбионтами.

5.3.4. Комплекс насекомых энтомофагов и паразитоидов союзного короеда

Анализ комплекса насекомых-спутников *I. amitinus* в Западной Сибири выявляет принципиально иной, по сравнению с грибными симбионтами, путь формирования компонента микроценоза. Если ядро из офиостомовых грибов демонстрирует трансконтинентальную стабильность, то комплекс энтомофагов образуется *de novo* с высокой скоростью. Это наглядно

иллюстрирует способность инвазионного вида к стремительной интеграции в локальные трофические сети за счёт мобилизации аборигенных видов-генералистов.

Состав и структура комплекса: от аборигенных генералистов к переключающимся специалистам. Исследования 2019–2022 гг. позволили впервые охарактеризовать комплекс энтомофагов *I. amitinus* в его инвазионном ареале, выявив 27 видов из 13 семейств 4 отрядов (Керчев и др., 2022). Сравнение с данными по нативному ареалу (Kenis et al., 2004) показывает принципиально разную картину. Если в Европе для *I. amitinus* надежно указаны преимущественно паразитоиды (около 11 видов), то в Сибири быстро сформировался комплекс с доминированием хищников, что отражает различие в фаунистических пулах и, возможно, более массовый характер инвазионных популяций, привлекающий генералистов.

В группу облигатных хищников вошли 13 видов классических энтомофагов короедов: клоп *Scoloposcelis pulchella*, стафилинид *Nudobius lentus*, пестряк *Thanasimus femoralis*, мухи-короедницы *Medetera fasciata*, *M. pinicola*, стволоед *Xylophagus cinctus* и др. Особого внимания заслуживает *Medetera penicillata* – дальневосточный облигатный хищник, вероятнее всего проникший в Западную Сибирь ранее с *P. proximus*. Его успешное переключение на нового, филогенетически отдаленного хозяина (*I. amitinus*) демонстрирует высокую трофическую пластичность этого ко-инвайдера и возникновение сложных перекрёстных трофических связей между разными инвазионными системами в регионе. *Th. femoralis* был выявлен как доминирующий массовый хищник, что подтверждается его высокой численностью как в ходах, так и в феромонных ловушках.

Наиболее многочисленная по видовому богатству группа факультативных хищников и сапромицетофагов включает 11 видов, таких как: стафилин (например, массовый *Placusa complanata*), карапузиков (*Plegaderus vulneratus*), блестянок (*Glischrochilus quadripunctatus*), чернотелок (*Corticeus*

spp.). Их связь с хозяином факультативна, а присутствие в ходах определяется доступностью жертвы и благоприятными микроклиматическими условиями.

Первоначальные исследования (Керчев и др., 2022) выявили в инвазионном ареале трёх паразитоидов, общих с нативным ареалом: птеромалид *Dinotiscus eupterus* (Walker, 1836) и *Rhopalicus tutela* (Walker, 1836) (эктопаразитоиды личинок), а также браконид *Ropalophorus clavicornis* (Wesmael, 1835) (Hymenoptera: Braconidae) (имагинальный эндопаразитоид).

Более детальный анализ паразитоидов, ассоциированных с союзным короедом в Западной Сибири (Чилахсаева и др., 2024), показал, что из 11 обнаруженных в его ходах видов перепончатокрылых наездников, непосредственно на *I. amitinus* паразитируют 5 видов: *Coeloides unguularis* (Thomson, 1892), *D. eupterus*, *Tomicobia seitneri* (Ruschka, 1924), *R. tutela* и *Roptrocerus xylophagorum* (Ratzeburg, 1844). Ключевым видом оказался браконид *C. unguularis*, впервые указанный для этого хозяина. Его высокая доля (55% от всех собранных паразитоидов) и многочисленные коконы в ходах указывают на быстрое включение местного паразитоидного комплекса, характерного для других короедов рода *Ips*, во взаимодействие со вселенцем.

Обнаружение в ходах *I. amitinus* в Сибири видов *Ph. sjoebergi* и *E. dolosa*, ранее не отмечавшихся в регионе, имеет двойное значение. Это может указывать как на их случайную сопутствующую интродукцию с заражённым материалом, так и на их существование в местной фауне в качестве крайне редких элементов. В любом случае, их массовое развитие в очагах нового хозяина свидетельствует о формировании качественно нового энтомокомплекса, центром которого выступает инвазионный короед.

Сформировавшийся комплекс энтомофагов представляет собой классический пример вариативной, формирующейся на месте периферии микроценоза. Его ядро составляют широко распространенные в Северной Палеарктике виды-генералисты (*Th. femoralis*, *Pl. complanata*, *C. unguularis*), быстро включившие нового массового хозяина в свой пищевой спектр. Однако, как и в случае с *P. proximus*, эффективность этого блока в сдерживании

вспышки численности остаётся ограниченной. Причины, вероятно, кроются в фенологическом несовпадении (способность короеда к растянутому лёту), поведенческих адаптациях (выбор сухих микростаций, снижающий эффективность паразитоидов) и общем временном лаге, необходимом для тонкой настройки отношений «хищник-жертва» в новой системе.

Таким образом, комплекс насекомых-спутников *Ips amitinus* в Сибири служит наглядным доказательством способности инвазионного вида быстро становиться центром выстраивания нового консортивного сообщества. Принципиальное отличие от компонент ядра (грибов, эндосимбионтов) заключается в том, что данный модуль микроценоза не транспортируется, а формируется заново из аборигенной фауны региона-реципиента. Это подтверждает структурную пластичность микроценоза как системы, где стабильное, коадаптированное ядро обеспечивает базовый инвазионный успех, а динамичная периферия, формируемая из местных видов, определяет характер долгосрочной интеграции вселенца в экосистему и потенциал его будущей регуляции.

5.3.5. Нематоды – симбионты *I. amitinus*

Анализ нематод, ассоциированных с *I. amitinus* в инвазионном ареале (Западная Сибирь), был проведен на основании материалов, из галерей короеда на *P. sibirica* в очаге массового размножения в Томской области. Групповая идентификация нематод проводилась по морфологическим признакам.

В проанализированном материале (N = 817 имаго) выявлены нематоды четырех родов, дающих разную степень зараженности, что позволяет предварительно классифицировать их по типу связи с хозяином.

Наиболее высокая зараженность отмечена нематодами рода *Diplogasteroides* (38%), которые обычно являются облигатными эндопаразитами, обитающими в полости тела и снижающими

жизнеспособность хозяина (Grucmanová & Holuša, 2013). Нематоды рода *Micoletzkyia* (13,8%) часто фигурируют в литературе как факультативные паразиты или комменсалы, способные к форезии (Grucmanová & Holuša, 2013).

Нематоды рода *Cryptaphelenchus* (18,8%), согласно данным по другим видам короедов, могут иметь двойной статус, встречаясь как в качестве энтомохорных видов, переселяющихся с дерева на дерево под надкрыльями, так и в мальпигиевых сосудах короеда. Представители рода *Bursaphelenchus* (11%) классически рассматриваются как фитонематоды и микофаги, использующие жука для форезии (Grucmanová & Holuša, 2013).

Общая доля жуков, свободных от обнаруженных нематод, составила 18,4%, что свидетельствует о широком распространении ассоциаций в инвазионной популяции.

Ключевым для проверки гипотез главы является сопоставление полученного списка с фауной нематод *I. amitinus* в его естественном ареале, обобщенной в работе Grucmanová & Holuša (2013). Это сравнение выявляет отчетливый эффект инвазионной редукции таксономического разнообразия. В первичном ареале в Центральной Европе с *I. amitinus* ассоциировано не менее 10 специфичных видов нематод из 8 родов (Grucmanová & Holuša, 2013). В инвазионной популяции Западной Сибири морфологическим методом выявлено лишь 4 рода. Такое сокращение соответствует классическому эффекту бутылочного горлышка, когда через инвазионное событие проходит лишь часть симбиотического комплекса.

Несмотря на редукцию, в инвазионной популяции сохранились представители ключевых функциональных групп: 1) эндопаразиты (*Diplogasteroides* sp.), аналогичные по экологической роли видам *Contortylenchus amitini* или *Parasitorhabditis amitini*, известным из Европы; 2) энтомохорные микофаги *Bursaphelenchus* sp., *Cryptaphelenchus* sp., функционально соответствующие видам *B. eidmanni* или *Ektaphelenchus amitini* из первичного ареала (Grucmanová & Holuša, 2013). Это указывает на селективное сохранение минимального функционального ядра, включающего

как паразитический компонент (потенциальный внутренний регулятор), так и форический (агент распространения грибных симбионтов).

Формирование вариативной периферии: отсутствие в сибирских сборах таких специфичных для *I. amitinus* в Европе родов, как *Fuchsnema* или *Neoditylenchus*, может свидетельствовать как об их утрате, так и о начале формирования новой периферии комплекса за счет местных видов нематод, экологически близких к утраченным. Для подтверждения гипотезы о совместной инвазии комплекса нематод в микроценозе союзного короеда и оценки масштабов включения в него местных видов необходимы дальнейшие исследования, которые должны включать детальный сравнительный морфологический анализ и молекулярно-генетическую верификацию таксонов из первичного и инвазионного ареалов с целью установления их конспецифичности и филогенетической близости.

5.4. Сравнительный анализ и выявление общих закономерностей формирования микроценозов инвазионных дендрофагов

Настоящее исследование, выполненное на примере двух модельных видов инвазионных стволовых дендрофагов – уссурийского полиграфа и союзного короеда *I. amitinus* – выходит за рамки верификации частных гипотез. Его ключевая задача заключается в том, чтобы, опираясь на полученный эмпирический материал, оценить соответствие наблюдаемых процессов фундаментальным концепциям инвазионной экологии и выявить универсальные (инвариантные) закономерности формирования симбиотических комплексов в условиях инвазии. Такой сравнительный подход позволяет не только проверить предсказания теорий, но и раскрыть механизмы их комплексного, взаимосвязанного действия, а также определить экологически обусловленные вариации (Latombe et al., 2021).

Первичным и наиболее очевидным следствием инвазионного события, подтверждаемым данными по обоим видам, является эффект «бутылочного

горлышка» и «эффект основателя». Классически эти концепции описывают сокращение генетического разнообразия популяции-основателя. Наши результаты демонстрируют, что аналогичному селективному давлению подвергается и весь комплекс ассоциированных и привнесенных с короедом хозяином организмов.

У *P. proximus* метагеномный анализ микробиома выявил селективную редукцию комплекса, что подтверждает статистически значимое двукратное сокращение таксономического богатства (количество OTU, индекс Чао) грибного и бактериального компонентов микробиома в инвазионной популяции (Томская область) по сравнению с нативной (о. Сахалин). У *I. amitinus* морфологический анализ показал редукцию комплекса специфичных нематод с более чем 10 видов, известных из первичного европейского ареала, до 4 родов, выявленных в Сибири. Таким образом, мы эмпирически демонстрируем, что эффект бутылочного горлышка действует не только на уровне генов хозяина, но и на уровне его симбиотического сообщества в целом.

Критическим выводом является то, что утрата симбионтов носит не случайный, а селективный характер, который приводит к формированию стабильного функционального ядра. В обоих случаях через бутылочное горлышко проходят и сохраняются в новом ареале ключевые функциональные группы, формируя инвариантное ядро микроценоза. Для *P. proximus* таким ядром выступают облигатный фитопатоген *G. aoshimae* и эндосимбионт *Wolbachia wProx*. Для *I. amitinus* – комплекс транспортированных офиостомовых грибов (*O. bicolor*, *O. brunneo-ciliatum*). Таким образом, инвазия переносит не случайную выборку таксонов, а минимальный, но функционально полноценный симбиотический модуль, обеспечивающий базовые адаптивные потребности хозяина. Этот процесс соответствует концепции фильтров сообщества, где инвазионное событие выступает в роли строгого селективного барьера (Latombe et al., 2021).

Сформировавшееся ядро немедленно включается во взаимодействие с новой средой, и здесь на первый план выходят взаимосвязанные концепции

«нового оружия» (Novel Weapons Hypothesis) и «бегства от врагов» (Enemy Release Hypothesis, ERH) (Richardson, 2008).

Ключевыми элементами ядра в обеих системах являются фитопатогенные грибы. Их роль полностью соответствует концепции «нового оружия»: коэволюционно настроенные на подавление защитных реакций близкородственных растений-хозяев в первичном ареале, они сохраняют, и даже демонстрируют более высокую вирулентность в отношении новых видов (*A. sibirica* для *G. aoshimae* переносимого *P. proximus* и *P. sibirica* для офиостомовых грибов-симбионтов *I. amitinus*). Экспериментальные биотесты подтверждают, что эти симбионты не были утрачены или заменены, а успешно выполняют свою функцию – преодоление барьера дерева-хозяина – определяя начальный успех колонизации нового хозяина и процветания в новом ареале.

Концепция «бегства от врагов» находит частичное и динамичное подтверждение. С одной стороны, инвазионные популяции действительно освобождаются от части специализированных врагов: у *P. proximus* в Сибири отсутствуют специфичные для него клещи-паразитоиды (роды *Ironetus*, *Puermotes*), характерные для комплексов местных короедов. С другой стороны, высвобождение не является полным и абсолютным. Во-первых, происходит ко-инвазия некоторых специализированных энтомофагов (например, короедница *M. penicillata* с *P. proximus*). Во-вторых, и это наиболее важно, наблюдается чрезвычайно быстрое формирование нового блока врагов из аборигенных генералистов, переключающихся на новый обильный кормовой ресурс в фазе нарастания численности вселенца. Однако, как предсказывает теория, между ростом численности вредителя и реакцией его естественных врагов возникает временной лаг (Latombe et al., 2021). Пик численности хищников и паразитоидов запаздывает относительно вспышки плотности короеда, что создает критическое «окно возможностей» для неограниченного размножения вселенца. Таким образом, «бегства от врагов» проявляется не как статическое состояние, а как динамическая фаза, характеризующаяся временным дисбалансом в системе «хозяин-враг».

На основе анализа и сопоставления данных по двум модельным видам можно синтезировать обобщенную фазовую модель инвазии (рисунок 5.23),

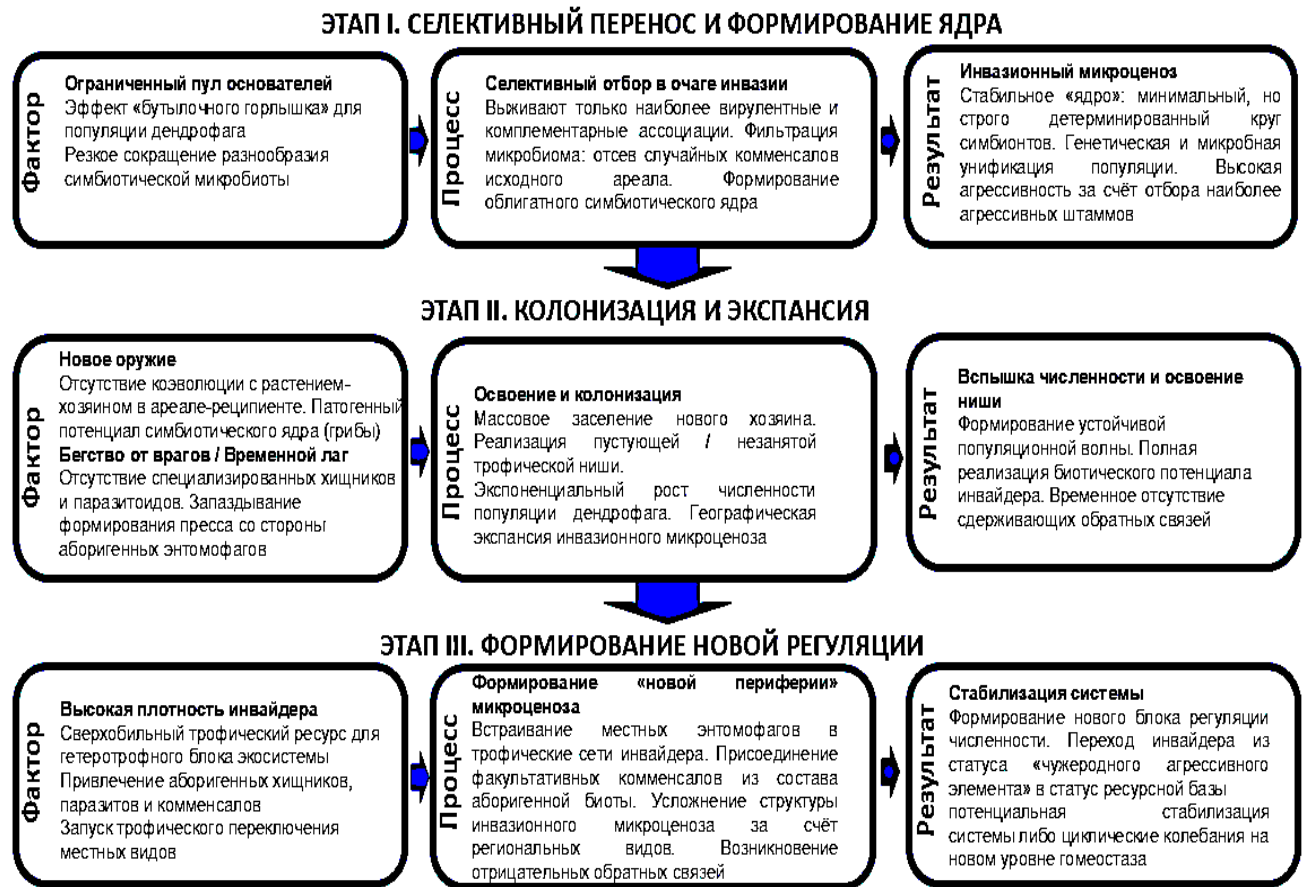


Рисунок 5.23. Фазовая динамика микроценоза инвазионного дендрофага: от селективного переноса ядра к формированию новой регуляции в ареале-реципиенте

в которой классические концепции выступают не как альтернативы, а как последовательные и взаимодополняющие стадии единого процесса. В этой логике трансформация инвазионного микроценоза закономерно проходит три фазы.

1. Селективный перенос. Под действием эффекта основателя формируется «микроценоз-инвайдер» – обеднённый, но целостный симбиотический комплекс с сохранённым функциональным ядром.

2. Экологический прорыв. «Оружие» ядра – фитопатогены – обеспечивает успешную колонизацию. Временное ослабление пресса со

стороны специализированных врагов (эффект бегства) создаёт условия для экспоненциального роста популяции хозяина.

3. Интеграция и формирование новой регуляции. Высокая плотность инвазионного вида-доминанта микроценоза привлекает аборигенных генералистов. Устанавливаются новые трофические связи. Начинается активное формирование вариативной периферии микроценоза: переключение местных хищников, паразитоидов и патогенов на новый обильный ресурс. Этот процесс соответствует переходу от моделей, фокусирующихся на единичных взаимодействиях вселенца, к комплексным сетевым моделям, учитывающим множественные связи в сообществе. Блок регуляции постепенно набирает эффективность, потенциально выводя систему к новому динамическому равновесию.

Сравнительный анализ позволяет выделить как общие инварианты, так и видоспецифичные особенности, обусловленные биологией вида-детерминанта сообщества и свойствами экосистемы-реципиента.

Универсальные инварианты:

- инвазия есть процесс внедрения симбиотического комплекса (микроценоза), а не изолированного вида-хозяина;
- ядро микроценоза (облигатные мутуалисты и/или эндосимбионты) проходит селективный отбор и сохраняется как функционально целостная единица;
- вариативная периферия микроценоза формируется в новом ареале за счет относительно быстрой интеграции в локальные симбиотические сети через переключение аборигенных генералистов;
- целостность микроценоза определяется не стабильностью таксономического состава, а консервативностью функциональных связей между сохранившимися компонентами
- динамика инвазии описывается трехфазной моделью, последовательно объединяющей ключевые теоретические концепции.

Паттерны формирования периферии демонстрируют вариабельность, так у *I. amitinus*, заселяющего кедр сибирский – ту же породу, что и местные виды *Ips*, *Pityogenes*, – наблюдается активное и практически мгновенное включение их специфичных паразитоидов (клещей *Ironetus spp.*). У *P. proximus*, не имеющего на пихте сибирской близкородственных аборигенных видов, комплекс клещей формируется без участия специализированных паразитоидов. В результате регуляторные функции берут на себя хищные насекомые и энтомопатогены. Это различие подчеркивает роль топических связей в скорости и структуре формирования периферии.

5.5. Заключение по Главе 5

Таким образом, микроценозы инвазионных короедов служат наглядной моделью, демонстрирующей, что успешная биологическая инвазия – это не результат действия единого фактора, а сложный каскадный процесс, управляемый целостностью и пластичностью симбиотической системы. Предложенная фазовая модель, интегрирующая классические концепции, позволяет перейти от их альтернативного противопоставления к пониманию последовательного вклада каждой в общую динамику. Ключевым выводом является положение о том, что единицей инвазии выступает микроценоз. Его стабильное, коадаптированное ядро обеспечивает базовый адаптивный потенциал и функцию «прорыва», в то время как пластичность, проявляемая в скорости и паттернах формирования периферии из местных видов, определяет траекторию долгосрочной интеграции в экосистему и потенциал ее обратной связи – регуляции численности вселенца. Результаты, полученные для *P. proximus* и *I. amitinus*, подчеркивают, что именно эта дуальность – консервативность ядра и динамичность периферии – лежит в основе инвазионного успеха стволовых дендрофагов.

ГЛАВА 6. ТРАНСФОРМАЦИЯ АБОРИГЕННЫХ СООБЩЕСТВ СТВОЛОВЫХ ДЕНДРОФАГОВ

6.1. Введение к Главе 6

Целью данной главы является сравнительный анализ трансформации аборигенных консорций двух ключевых темнохвойных пород Сибири – пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. и кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour – под влиянием инвазий агрессивных короедов уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 и союзного короеда *Ips amitinus* Eichhoff, 1872. Исследование направлено на выявление общих закономерностей и специфики консорциогенеза, инициируемого биологическими инвазиями.

Научная новизна представленных результатов заключается в том, что впервые на конкретных примерах проведен сравнительный анализ трансформации консорций двух различных темнохвойных пород, вызванной инвазиями короедов с разной биологией и типами воздействия на дерево-хозяина. В результате не только подтверждена классическая концепция скользящей устойчивости, но и продемонстрировано её развитие при включении в консорцию инвазионного микроценоза. Установлено, что инвазии выступают триггером стремительного консорциогенеза – процесса активного формирования новых консортивных связей, приводящего к качественной перестройке аборигенных сообществ.

В разделе главы 6.1 рассматривается перестройка консорций пихты сибирской, инициированная инвазией уссурийского полиграфа. Раздел 6.2 посвящен анализу воздействия союзного короеда на консорцию кедра сибирского. В разделе 6.3 проводится обобщающий анализ на основе концепции скользящей устойчивости, формулируется и обсуждается феномен консорциогенеза как прямое следствие биологических инвазий.

6.2. Перестройка консорции пихты сибирской под влиянием инвазии *Polygraphus proximus*

Основной комплекс стволовых насекомых-дендрофагов, наиболее тесно связанных с *A. sibirica* в ее ареале, включает представителей отряда жесткокрылых (Coleoptera) из семейств усачей (Cerambycidae), долгоносиков (Curculionidae, в том числе подсемейство короедов Scolytinae), златок (Buprestidae), тенелюбов (Melandryidae) и сверлил (Lymexylonidae), а также семейства рогахвостов (Siricidae) из отряда перепончатокрылых (Hymenoptera). Особенности региональных консорций пихты проявляются в таксономическом разнообразии комплекса и соотношении разных групп по количеству видов и их численному обилию, обусловленных лесорастительными условиями, породным и возрастным составом лесного покрова и спецификой действия факторов ослабления древостоев, приводящим к формированию очагов размножения стволовых насекомых (климатогенных, дефолиационных, пирогенных и др.) (Мамаев, 1985).

Состав и структура комплекса стволовых дендрофагов пихты сибирской в Томской области до инвазии уссурийского полиграфа.

Исходная региональная консорция пихты сибирской реконструирована по данным исследований скрытостволовых вредителей в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных во время вспышки сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) в 1953–1957 гг. (Криволицкая, 1965), дополненных данными многолетних фаунистических исследований вредителей леса в Томской области (Киселева, 1952) и рогахвостов Сибири (Строганова, 1968).

Согласно этим работам в лесах Томской области обитают 32 вида насекомых, питающихся тканями ствола пихты, в том числе 14 видов усачей, 10 видов короедов, по 3 вида златок и рогахвостов, по 1 виду тенелюбов и 1 вид сверлил. Наиболее многочисленные и практически важные виды, составляющие базовую часть консорции, приведены в таблице 6.1.

Таблица 6.1. Таксономический состав и экологические характеристики основных видов стволовых дендрофагов пихты сибирской в лесах Томской области, поврежденных сибирским шелкопрядом

Таксон, частота встречаемости	Трофическая Группа	Кормовой субстрат	Фенологическ ая группа
Scolytinae – короеды			
<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratz.) ++	широкий олигофаг *	луб	весенняя
<i>Trypodendron lineatum</i> (Oliv.) +++	широкий олигофаг *	древесина	весенняя
<i>Pityogenes chalcographus</i> (L.) +	широкий олигофаг	луб	весенняя
<i>Orthotomicus suturalis</i> (Gyll.) +	широкий олигофаг	луб	весенняя
Cerambycidae – усачи			
<i>Monochamus urusovi</i> (Fisch.) +++	полифаг *	луб, древесина	летняя
<i>M. sutor</i> (L.) ++	широкий олигофаг *	луб, древесина	летняя
<i>M. saltuarius</i> Gebl. +	широкий олигофаг	луб, древесина	весенне-летняя
<i>Acanthocinus griseus</i> (F.) ++	полифаг *	луб	летняя
<i>Tetropium castaneum</i> (L.) +	широкий олигофаг	луб, древесина	летняя
<i>Pogonocherus fasciculatus</i> Deg. ++	широкий олигофаг	луб, древесина	весенне-летняя
<i>Rhagium inquisitor</i> (L.) +++	широкий олигофаг *	луб	весенне-летняя
<i>Clytus arietoides</i> Rtt. ++	монофаг на пихте	луб, древесина	летняя
Buprestidae – златки			
<i>Melanophila acuminata</i> (Deg.) ++	широкий олигофаг	луб, древесина	летняя
<i>Buprestis rustica</i> L. +			
<i>Chrysobothris chrysostigma</i> (L.) +	широкий олигофаг	луб, древесина	летняя
	широкий олигофаг	луб, древесина	летняя
Lymexylonidae – сверлила			
<i>Elateroides flabellicornis</i> Schn. +++	широкий олигофаг *	древесина	летняя
Melandryidae – тенелюбы			
<i>Serropalpus barbatus</i> (Schal.) ++			весенне-летняя
Siricidae – рогохвосты			
<i>Urocerus gigas taiganus</i> Bens. +	широкий олигофаг	древесина	летняя
<i>Sirex juvencus</i> (L.) +	широкий олигофаг	древесина	летняя
<i>S. ertmak</i> (Sem.) ++	широкий олигофаг *	древесина	летняя
	широкий олигофаг *	древесина	летне-осенняя

Примечание. Частота встречаемости (по оценкам Г.О. Криволуцкой, 1965): +++ – в массе; ++ – часто; + – спорадически. * – из хвойных пород вид предпочитает пихту.

После вспышки размножения сибирского шелкопряда фоновыми константными видами стволовых дендрофагов в пихтовых древостоях являлись полосатый древесинник *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795), черный пихтовый усач *Monochamus urusovi* (Fischer von Waldheim, 1806),

ребристый рагий *Rhagium inquisitor* (Linnaeus, 1758) и хвойное сверлило *Elateroides flabellicornis* (Schneider, 1791). Довольно часто встречались пальцеходный лубоед *Xylechinus pilosus* Ratzeburg, 1837, малый черный усач *Monochamus sutor* (Linnaeus, 1758), малый серый длинноусый дровосек *Acanthocinus griseus* (Fabricius, 1793), сосновый вершинный усачик *Pogonocherus fasciculatus* (De Geer, 1775), усач *Clytus arietoides* Reitter, 1900, златка пожарищ *Melanophila acuminata* (De Geer, 1774), древесный толстощупик *Serropalpus barbatus* (Schaller, 1783) и черно-синий рогохвост *Sirex ermak* (Semenov, 1921).

В экологической структуре консорции по трофической специализации абсолютно преобладали широкие олигофаги – виды, питающиеся на растениях разных родов сем. Pinaceae, многие из которых предпочитают пихту в качестве кормового растения.

Лишь два вида (*M. urussovi* и *A. griseus*), способные развиваться не только на различных хвойных породах, но и на березе, могут считаться полифагами. Единственным узкоспециализированным видом на пихте в поврежденных сибирским шелкопрядом насаждениях оказался усач *Clytus arietoides* – технический вредитель, питающийся в стволах усохших деревьев, в мертвой и гнилой древесине (Криволицкая, 1965).

Стволовые дендрофаги используют пихту в качестве источника разного кормового субстрата (см. таблицу 6.1) – как исключительно луба либо древесины, так и смешанного питания, характерного для усачей и златок, когда личинки на ранней стадии питаются лубом, а затем затрагивают поверхностные слои древесины или внедряются в нее на разную глубину для завершения развития.

Различие в фенологии, приуроченности массового лёта насекомых и времени заселения дерева к определенному сезонному периоду и физиологическому состоянию дерева усиливает разнообразие консортивного комплекса и позволяет, с одной стороны, избегать конкуренции экологически

близких видов, а с другой стороны, полностью использовать ресурсы, предоставляемые кормовым растением.

После повреждения сибирским шелкопрядом на пихте в лесах Западной Сибири формировались три типа индивидуальных консорций стволовых дендрофагов. В наиболее обычном варианте усыхающие деревья первыми заселяли *M. urussovi* и *T. lineatum*, к которым присоединялись *Rh. inquisitor* и *E. flabellicornis*, а несколько позднее – *A. griseus* и *X. pilosus*. Вторая экологическая группировка образовалась при высокой численности и доминировании *M. urussovi*, спутниками которого являлись лишь *T. lineatum* и *E. flabellicornis*. Третья экологическая группировка формировалась при изначальном массовом поселении на дереве рогохвостов, которым сопутствуют *S. barbatus* и в небольшой численности *M. urussovi* и *A. griseus*.

Вселение в сибирские темнохвойные леса уссурийского полиграфа привело к значительным перестройкам в этом консортивном комплексе.

Особенности постинвазионных консорций.

Согласно дендрохронологическим данным, в Томской области самые ранние датировки гибели деревьев пихты от уссурийского полиграфа относятся к 2000-м гг., а вероятный срок инвазии предполагается в середине 1990-х гг. (Демидко, 2014). Очаги массового размножения *P. proximus* в регионе фиксируются с 2010 г. (Кривец и др., 2011). Многие из очагов полиграфа к началу наших исследований являлись затухающими или затухшими, на финальной стадии динамики комплекса стволовых дендрофагов, что позволяет дать достаточно полную картину новой сформировавшейся консорции, инициатором и основным кормобионтом которой явился инвазионный дендрофаг.

За период исследований на пихте были выявлены 21 вид стволовых дендрофагов, в том числе 8 видов короедов, 5 видов усачей, 5 видов рогохвостов, по одному виду из семейств долгоносиков, златок и тенелюбов (таблица 6.2).

Таблица 6.2. Таксономический состав и экологические характеристики стволовых дендрофагов пихты сибирской в лесах Томской области, поврежденных уссурийским полиграфом

Таксон, численное обилие и частота встречаемости	Трофическая Группа	Кормовой субстрат	Фенологическая группа
Scolytinae – короеды <i>Polygraphus proximus</i> Blandf. +++	монофаг на пихте	луб	весенняя
<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratz.) + <i>Trypodendron lineatum</i> (Oliv.) +++	широкий олигофаг * широкий олигофаг *	луб древесина	весенняя весенняя
<i>Pityogenes chalcographus</i> (L.) + <i>Hylurgops palliatus</i> Gyll. + <i>Ips sexdentatus</i> Boern. + <i>Ips typographus</i> L. + <i>Crypturgus cinereus</i> Hbst. +	широкий олигофаг широкий олигофаг широкий олигофаг широкий олигофаг широкий олигофаг	луб луб луб луб луб	весенняя весенняя весенняя весенняя весенняя
Cerambycidae – усачи <i>Monochamus urussovi</i> (Fisch.) +++	полифаг *	луб, древесина	летняя весенне-летняя
<i>M. saltuarius</i> Gebl. ++ <i>Acanthocinus griseus</i> (F.) ++ <i>Tetropium castaneum</i> (L.) + <i>Rhagium inquisitor</i> (L.) ++	широкий олигофаг полифаг * широкий олигофаг широкий олигофаг *	луб, древесина луб луб, древесина	летняя весенне-летняя весенняя
Buprestidae – златки <i>Anthaxia quadripunctata</i> (L.) +	широкий олигофаг	луб	
Melandryidae – тенелюбы <i>Serropalpus barbatus</i> (Schall.) ++	широкий олигофаг	луб, древесина	летняя
Curculionidae – долгоносики <i>Hylobius excavatus</i> (Laich.) +	широкий олигофаг	древесина	летняя
Siricidae – рогохвосты <i>Urocerus gigas taiganus</i> Bens. + <i>Sirex juvencus</i> (L.) + <i>S. ermak</i> (Sem.) + <i>S. noctilio</i> F. ++ <i>Xeris spectrum</i> (L.) ++	широкий олигофаг широкий олигофаг широкий олигофаг * широкий олигофаг * широкий олигофаг *	луб древесина древесина древесина древесина	весенне-летняя летняя летняя летне-осенняя летняя

Примечание. +++ – фоновый константный вид; ++ – обычный второстепенный вид; + малочисленный случайный вид.

Группа фоновых константных видов представлена пихтовым монофагом-инвайдером *P. proximus*, доминирующим среди стволовых дендрофагов, полосатым древесинником *T. lineatum* и черным пихтовым усачом *M. urussovi*. Заметное участие в формировании постинвазионной региональной консорции принимают бархатнопятнистый усач *M. saltuarius*, малый серый длинноусый усач *A. griseus*, ребристый рагий *Rh. inquisitor*,

древесный толстощупик *S. barbatus*, фиолетовый *S. noctilio* и черный *X. spectrum* рогохвосты.

Остальные приведенные в таблице виды, как правило, предпочитают в темнохвойных лесах Западной Сибири другие породы хвойных (Криволуцкая, 1965), встречались единично и являются случайными, не играющими заметной роли в пихтовых консорциях.

За весь период исследований ни на одном дереве не были отмечены такие часто встречающиеся виды на пихте в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом, как малый черный усач *M. sutor* и усач *C. arietoides*, златка *M. acuminata* и хвойное сверлило *E. flabellicornis*.

От консорции, формирующейся в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом, постинвазионная региональная консорция отличается не только уменьшением общего количества видов стволовых дендрофагов, но и качественными изменениями, обусловленными спецификой ослабления пихтовых древостоев, заселенных уссурийским полиграфом.

Инвайдер значительно потеснил своих основных конкурентов, черного пихтового усача и пальцеходного лубоеда, ранее имевших большое значение в аборигенных сообществах.

В насаждениях, поврежденных уссурийским полиграфом, чаще стал встречаться на пихте усач *M. saltuarius*, до этого считавшийся малочисленным в лесах Западной Сибири (Криволуцкая, 1965; Мамаев, 1985).

В заметной численности появились рогохвосты *S. noctilio* и *X. spectrum*, ранее не отмечавшиеся в Томской области, по-видимому, из-за низкой их численности, и фактически вытеснившие черно-синего рогохвоста *S. ermak*, что обусловлено изменением светового режима в насаждениях из-за гибели деревьев. По наблюдениям В.К. Строгановой (1968), в Западной Сибири *S. noctilio* предпочитает светлыхвойные леса, а *X. spectrum* населяет осветленные насаждения и в здоровом, неповрежденном лесу встречается редко.

Участие видов стволовых дендрофагов в популяционных консорциях на пихте значительно варьирует (таблица. 6.3).

Таблица 6.3. Участие видов стволовых дендрофагов в популяционных консорциях, инициированных уссурийским полиграфом

Виды	Заселенность *	Встречаемость **
<i>Polygraphus proximus</i>	100,0	30,4–100,0
<i>Monochamus urusovi</i>	100,0	8,3–86,2
<i>Xeris spectrum</i> + <i>Sirex noctilio</i>	97,8	3,3–46,7
<i>Trypodendron lineatum</i>	69,6	1,0–28,6
<i>Monochamus saltuarius</i> + <i>Acanthocinus griseus</i>	63,0	1,0–16,8
<i>Xylechinus pilosus</i>	45,6	0,8–36,4
<i>Rhagium inquisitor</i>	28,3	0,9–9,9
<i>Urocerus gigas taiganus</i>	39,1	1,1–15,7

Примечание. * – % заселенных насаждений (пробных площадей); ** – % заселенных деревьев пихты в разных насаждениях, min–max.

Во всех исследованных древостоях абсолютно доминировал уссурийский полиграф, постоянным обитателем поврежденных инвайдером насаждений являлся черный пихтовый усач.

Состав и структура комплексов стволовых дендрофагов специфичны в насаждениях разного породного состава. Характерно увеличение совместного участия уссурийского полиграфа и черного пихтового усача в популяционных консорциях с увеличением доли пихты в составе древостоя. От доли пихты в древостое в прямой зависимости находится также степень совпадения видов (мера Ратледжа) ксилофильных энтомокомплексов ($r_s = 0,61$), характеризующая стабильность консорций в разных насаждениях, поврежденных уссурийским полиграфом. При этом в насаждениях с более разнообразным породным составом комплекс дендрофагов пополняется за счет случайных видов, способных переходить с других хвойных пород.

(рисунок 6.1).

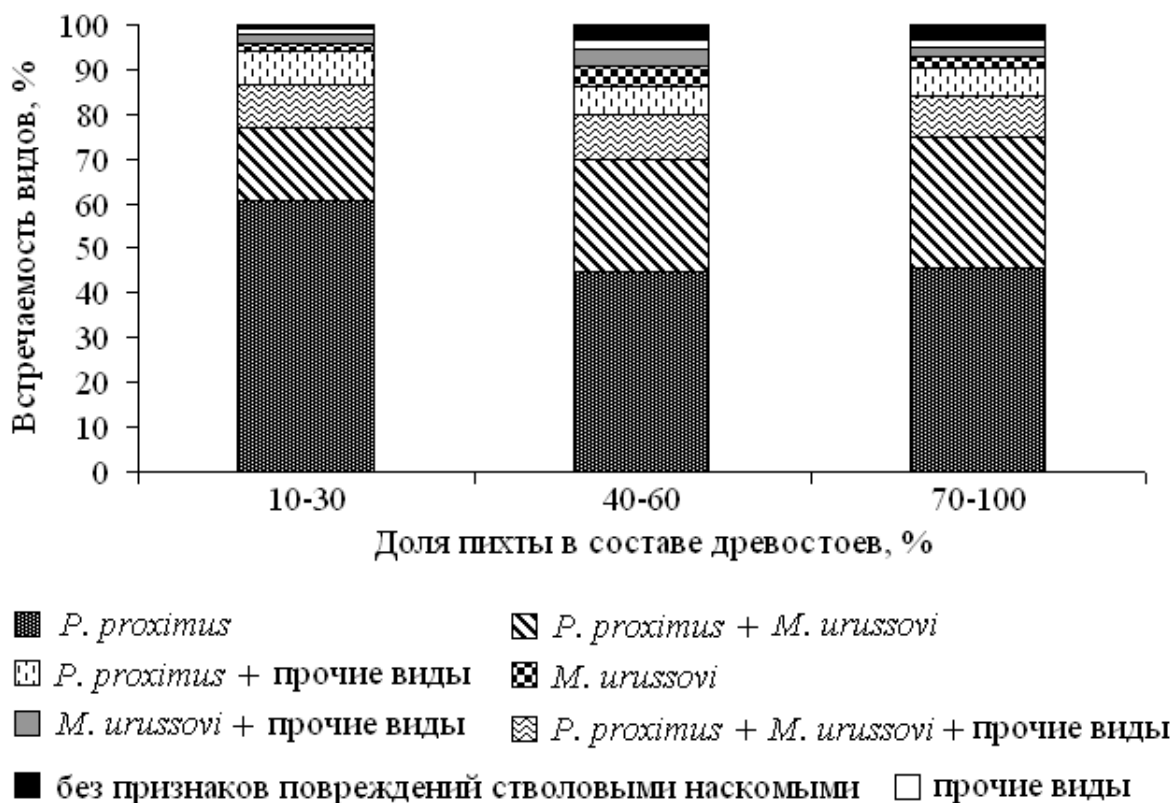


Рисунок 6.1. Встречаемость различных видов стволовых дендрофагов в популяционных консорциях в зависимости от доли пихты в составе древостоев

Бета-разнообразие стволовых дендрофагов (мера Уиттекера) в исследованных насаждениях имеет прямую зависимость ($r_s = 0,61$) от степени нарушенности (средневзвешенной категории состояния) пихтовых древостоев и их таксационных показателей (среднего диаметра и высоты деревьев).

Видовое богатство популяционных консорций пихты находится также в средней зависимости от полноты и бонитета насаждений ($r_s = 0,4$). Можно допустить, что число ослабленных деревьев в насаждении прямо пропорционально полноте древостоя из-за конкуренции между деревьями за питательные вещества и постоянного присутствия специфических фитопатогенов. Вследствие этих причин высокополнотные насаждения пихты более подвержены нарастанию численности популяции дендрофагов. В эволюционно устоявшейся системе густота насаждения и плотность

популяции насекомых должны автоматически взаимно регулироваться, достигая со временем какого-то типичного равновесного уровня (Berryman, 1986). Наличие агрессивного чужеродного вида делает эту систему взаимодействий между пихтой сибирской и уссурийским полиграфом, как главным консортом, неадаптированной. Дальнейшее функционирование такой системы в длительной перспективе может стабилизироваться за счет элиминации агрессивных генотипов инвайдера и его симбионтов, естественного отбора более эффективных защитных механизмов у пихты и снижения монопородности фитоценозов.

Состав и структура индивидуальных консорций стволовых дендрофагов, которым в значительной степени свойственна эволюционно сложившаяся олигофагия, определяется характеристиками дерева, как детерминанта, возникающего на нем подкорного сообщества. К числу таких характеристик относится степень устойчивости дерева к заселению дендрофагов, обусловленная эффективностью защитных механизмов, тип усыхания, физиологическое состояние дерева и химический состав его тканей на разных этапах ослабления, размеры дерева, структура и толщина коры и ряд других (Исаев, Гирс, 1975; Bayers, 2007).

Большую роль в формировании индивидуальных консорций играют массовые виды дендрофагов, первыми заселяющие дерево и определяющие дальнейшие сукцессионные процессы его разрушения с участием производных и заключительных группировок насекомых. В изученных насаждениях к таким видам относятся черный пихтовый усач и уссурийский полиграф. Оба вида в личиночной стадии питаются лубом, усач на ранних стадиях, короед в течение всего личиночного развития, так что их трофические ниши частично перекрываются.

Анализ всех отмирающих и погибших деревьев пихты ($n = 2699$, т.е. 55,7 % от числа деревьев, учтенных на пробных площадях) в насаждениях, заселенных уссурийским полиграфом, выявил 66 индивидуальных консорций с разным (от 1 до 7) количеством видов стволовых дендрофагов и их

сочетаний. Абсолютно преобладали консорции с участием уссурийского полиграфа (91,9 %), в том числе на 54,6 % таких деревьев встречался только инвайдер, на 26,2 % – *P. proximus* вместе с *M. urussovi*, на 5,1 % – *P. proximus* вместе с *M. urussovi*, *X. spectrum* и *S. noctilio*, на 3,1 % – *P. proximus* вместе с *X. spectrum* и *S. noctilio*. Консорции с другими сочетаниями видов составляли менее 1 % каждая. Из них наиболее разнообразной в видовом отношении была консорция с участием *P. proximus*, *M. urussovi*, *M. saltuarius*, *A. griseus*, *X. spectrum*, *S. noctilio* и *T. lineatum*.

Индивидуальные консорции без уссурийского полиграфа составили 8,1 %, в том числе 78 % таких деревьев были заселены и отработаны черным пихтовым усачом самостоятельно (45 % деревьев) или в комплексе с другими стволовыми насекомыми. Среди последних чаще представлены группировки, включающие *M. urussovi*, *X. spectrum* и *S. noctilio* (на 8,8 % деревьев), а также *M. urussovi* и *T. lineatum* (на 5,9 % деревьев) и *M. urussovi* совместно с *X. pilosus* (на 4,7 % деревьев). Наиболее разнообразна по видовому составу индивидуальная консорция с участием *M. urussovi*, *M. saltuarius*, *A. griseus*, *X. spectrum*, *S. noctilio* и *T. lineatum*, встречающаяся в исследованных насаждениях единично.

Пальцеходный лубоед *X. pilosus*, ранее один из наиболее многочисленных видов короедов на пихте в темнохвойных лесах Западной Сибири (Криволуцкая, 1965), с которым ошибочно связывали массовое усыхание пихтарников в 2000-х гг. (Баранчиков, Кривец, 2010), в насаждениях, заселенных уссурийским полиграфом, был обнаружен лишь на 15 деревьях пихты (0,6 % от общего числа отработанных стволовыми дендрофагами деревьев). На юге Томской области его свежие поселения наблюдались на пихте лишь в припоселковых кедровниках. Здесь ему, видимо, удаётся сохраняться на других видах хвойных, либо занимать на пихте пригодные, не заселенные полиграфом микростанции, или использовать для заселения более ослабленные деревья (к примеру, тонкомерные деревья с подсушенным лубом). В древостоях с преобладанием пихты сибирской *X. pilosus* не

встречался, здесь происходит его вытеснение агрессивным инвайдером, способным атаковать здоровые деревья, заселять их весной в более ранний период и быстрее завершать развитие.

Приведенные данные однозначно свидетельствует о первостепенной роли *P. proximus* в организации сообществ стволовых насекомых и деградации пихтовых древостоев в районах инвазии. Если раньше черный пихтовый усач был единственным агрессивным стволовым дендрофагом, способным самостоятельно образовывать очаги размножения в сибирских пихтовых лесах за счет дополнительного массового питания жуков в кроне, что ослабляло дерево и облегчало заселение ствола (Исаев и др., 1988), то с вселением уссурийского полиграфа и его грибных ассоциантов ситуация кардинально изменилась. Способность атаковать деревья разного жизненного состояния оказалась разной у *P. proximus* и *M. urusovi* (рисунок 6.2).

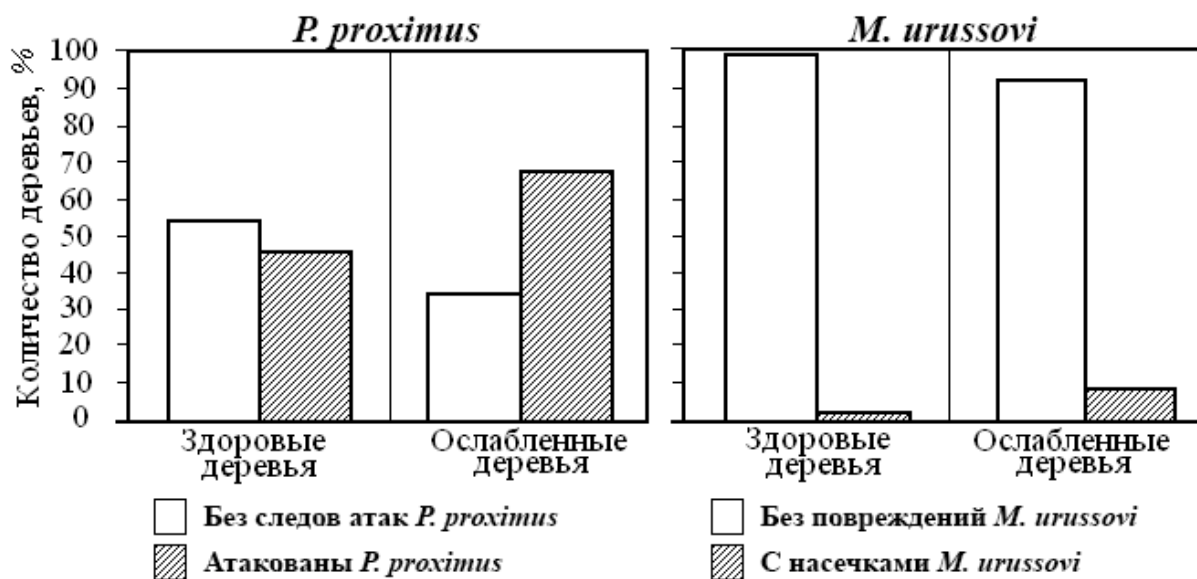


Рисунок 6.2. Попытки поселения уссурийского полиграфа и черного пихтового усача на здоровых и ослабленных деревьях

Выявлено статистически значимое различие между атаками внешне здоровых и ослабленных деревьев ($\chi^2=113,7$ $p<0,0001$ и $\chi^2=68,8$ $p<0,0001$ для уссурийского полиграфа и черного пихтового усача соответственно), однако

сила связи, рассчитанная с помощью V-критерия Крамера, оказалась средней (0,23) для *P. proximus* и слабой (1,83) для *M. urussovi*, что говорит о большей агрессивности инвайдера по сравнению с местным видом.

Для уссурийского полиграфа и черного усача при выборе деревьев для заселения большое значение имеют их размеры (рисунок 6.3). Средний диаметр деревьев, поврежденных только уссурийским полиграфом, составил $15,62 \pm 6,8$ см, а совместного повреждения *P. proximus* и *M. urussovi* – $24,4 \pm 8,2$ см. Деревья, в комлевой части которых наблюдались поселения только *M. urussovi*, имели несколько больший диаметр – $25,2 \pm 8,7$ см. Пространственное разделение экологических ниш позволяет сосуществовать *M. urussovi* с *P.*

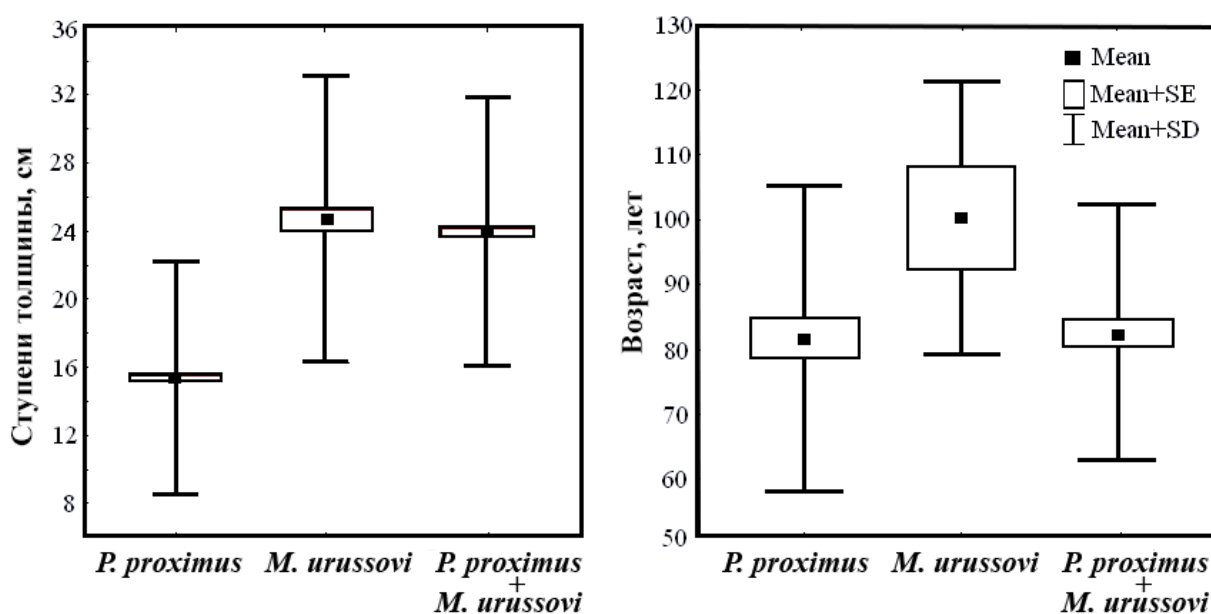


Рисунок 6.3. Встречаемость уссурийского полиграфа и черного пихтового усача на деревьях разных ступеней толщины и возраста

proximus на довольно крупных деревьях в относительно длительной перспективе.

В целом видовое богатство консортов пихты показывает слабую значимую отрицательную связь ($r_s = -0,2$) с диаметром ствола, что, вероятно, объясняется изменением емкости экологической ниши, обусловленной

снижением количества видов, способных преодолеть при заселении на крупных деревьях кору, толщина которой находится в сильной корреляционной связи с диаметром дерева ($r_s = 0,7$).

Заселению дендрофагами преимущественно подвергаются деревья в определенном возрастном диапазоне, характеризующемся прекращением активной наработки статических средств защиты (смоляного барьера). Образование и рост смоловместилищ у пихты прекращается в 60–80-летнем возрасте (Исаев и др., 1988). Средний возраст деревьев пихты, атакованных и заселенных исключительно *P. proximus*, составляет $82 \pm 26,4$ года. *M. urussovi*, заселял деревья в среднем почти на 20 лет старше ($100 \pm 20,8$ лет) (рисунок 6.3). Колонизация полиграфом более молодых особей пихты обеспечивает инвайдеру определенное конкурентное преимущество.

6.3. Трансформация консорции кедр сибирского в результате инвазии

Ips amitinus

Основной комплекс стволовых насекомых-дендрофагов, наиболее тесно связанных с *P. sibirica* в ее ареале, включает представителей отрядов жесткокрылых (Coleoptera) и перепончатокрылых (Hymenoptera). Среди жесткокрылых это, прежде всего, короеды (Curculionidae: Scolytinae) и усачи (Cerambycidae), а также златки (Buprestidae), долгоносики (Curculionidae), сверлила (Lymexylonidae) и тенелюбы (Melandryidae). Из перепончатокрылых существенную роль играют рогахвосты (Siricidae). Как и в случае с пихтой, особенности региональных консорций кедр проявляются в таксономическом разнообразии комплекса и соотношении разных эколого-трофических групп, что обусловлено лесорастительными условиями, возрастом древостоев и природой действующих факторов ослабления (Коломиец, 1971; Мамаев, 1985).

Состав и структура комплекса стволовых дендрофагов кедр сибирского в Томской области до инвазии союзного короеда.

Исходная (аборигенная) региональная консорция кедра сибирского реконструирована по данным исследований скрытостволовых вредителей в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных во время вспышки сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в 1953–1957 гг. (Криволицкая, 1965), а также дополнена результатами специальных фаунистических исследований стволовых вредителей кедра сибирского (Коломиец, 1960, 1971; Черепанов, 1982; Кривец и др., 2007). Согласно этим работам, в лесах Томской области обитают десятки видов насекомых, питающихся тканями ствола кедра. Наиболее многочисленные и практически важные виды, составлявшие базовую часть консорции в поврежденных насаждениях, приведены в Таблице 6.3.

После вспышки размножения сибирского шелкопряда фоновыми константными видами стволовых дендрофагов в кедровых древостоях являлись шестизубчатый короед *Ips sexdentatus* (Börner, 1776), обыкновенный гравер *Pityogenes chalcographus* Linnaeus, 1761, блестящегрудый еловый усач *Tetropium castaneum* (Linnaeus, 1758) и большой черный еловый усач *M. urussovi*. Довольно часто встречались малый черный усач *M. sutor*, серый длинноусый усач *Acanthocinus aedilis* (Linnaeus, 1758), ребристый рагий *Rh. inquisitor*, полосатый древесинник *T. lineatum*, фиолетовый сосновый лубоед *Hylurgops palliatus* (Gyllenhal, 1813), синий рогохвост *Sirex juvencus* (Linnaeus, 1758) и древесный толстощупик *S. barbatus*.

В экологической структуре консорции по трофической специализации абсолютно преобладали широкие олигофаги – виды, питающиеся на растениях разных родов сем. Pinaceae, многие из которых предпочитают сосновые породы, включая кедр, в качестве кормового растения (таблица 6.3). Как и в случае с пихтой, лишь немногие виды (например, *M. urussovi*, *A. aedilis*) способны развиваться также на лиственных породах (березе) и могут считаться полифагами. Строгих монофагов, связанных исключительно с кедром сибирским, в поврежденных шелкопрядом насаждениях не отмечалось.

Таблица 6.3. Таксономический состав и экологические характеристики основных видов стволовых дендрофагов кедр сибирского в лесах Томской области, поврежденных сибирским шелкопрядом

Таксон, частота	Трофическая	Кормовой	Фенолог
Scolytinae – короеды			
<i>Ips sexdentatus</i> (Boern.) +++	широкий	луб	весенняя
<i>Pityogenes chalcographus</i> (L.)	широкий	луб (ветви,	весенняя
<i>Trypodendron lineatum</i> (Oliv.)	широкий	древесина	весенняя
<i>Hylurgops palliatus</i> (Gyll.) ++	широкий	луб (комель)	весенняя
<i>Orthotomicus suturalis</i> (Gyll.)	широкий	луб	весенняя
Cerambycidae – усачи			
<i>Monochamus urussovi</i> (Fisch.)	полифаг *	луб, древесина	летняя
<i>Monochamus sutor</i> (L.) ++	широкий	луб, древесина	летняя
<i>Acanthocinus aedilis</i> L. ++	полифаг	луб	летняя
<i>Tetropium castaneum</i> (L.) ++	широкий	луб, древесина	весенне-
<i>Rhagium inquisitor</i> (L.) ++	широкий	луб (комель)	весенняя
<i>Pogonocherus fasciculatus</i>	широкий	луб, древесина	летняя
Buprestidae – златки			
<i>Melanophila acuminata</i> (Deg.)	широкий	луб, древесина	летняя
<i>Anthaxia quadripunctata</i> (L.)	широкий	луб, древесина	летняя
Lymexylonidae – сверлила			
<i>Elateroides flabellicornis</i> Schn.	широкий	древесина	весенне-
Melandryidae – тенелюбы			
<i>Serropalpus barbatus</i> (Schall.)	широкий	древесина	летняя
Siricidae – рогахвосты			
<i>Sirex juvencus</i> (L.) ++	широкий	древесина	летняя
<i>Urocerus gigas taiganus</i> Bens.	широкий	древесина	летняя

Примечание. Частота встречаемости (по оценкам Г.О. Криволицкой, 1965 и Н.Г. Коломийца, 1971): +++ – в массе; ++ – часто; + – спорадически. * – из хвойных пород вид предпочитает сосновые (*Pinus*, включая кедр).

Стволовые дендрофаги используют кедр в качестве источника разного кормового субстрата (см. таблицу 6.3) – как исключительно луба (*I. sexdentatus*, *P. chalcographus*) либо древесины (*T. lineatum*, *S. juvencus*), так и смешанного питания, характерного для большинства усачей и златок (рисунок 6.4).

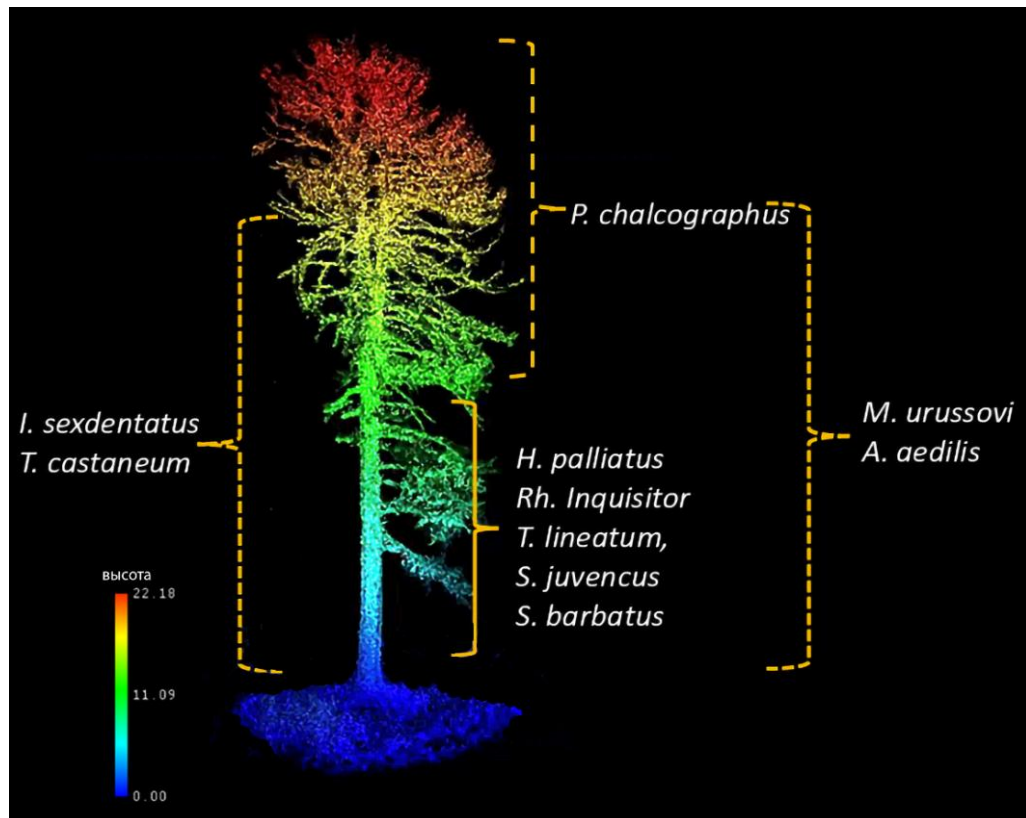


Рисунок 6.4. Топическая структура консорции стволовых дендрофагов кедра сибирского по районам поселения до инвазии союзного короеда

Различие в фенологии, приуроченности массового лёта и времени заселения дерева к определенному сезонному периоду и физиологическому состоянию дерева усиливает разнообразие консортивного комплекса и позволяет, с одной стороны, избегать конкуренции экологически близких видов, а с другой – полностью использовать ресурсы, предоставляемые кормовым растением.

После повреждения сибирским шелкопрядом на кедре в лесах Западной Сибири формировались типичные сукцессионные ряды индивидуальных консорций стволовых дендрофагов. В наиболее обычном варианте усыхающие деревья первыми заселяли *I. sexdentatus* и *P. chalcographus* (в области вершины и тонкой коры), к которым в области средней и толстой коры присоединялись *T. castaneum* и *M. urusovi*. На последующих стадиях ослабления и отмирания дерева подключались виды, характерные для валежной фауны: *H. palliatus*, *T. lineatum*, *S. juvencus* и *S. barbatus*.

Вселение в сибирские темнохвойные леса союзного короеда, специализированного вредителя сосновых пород, привело к значительным перестройкам в этом консортивном комплексе.

Особенности постинвазионных консорций кедра сибирского.

Согласно дендрохронологическим и мониторинговым данным, первые очаги массового размножения союзного короеда в Томской области были зафиксированы в 2019 г. (Керчев и др., 2024). Наши исследования проводились в 2019–2024 гг. в очагах массового размножения вредителя, локализованных в припоселковых кедровниках на юге области. В отличие от ситуации с полиграфом, изучаемой нами на стадии затухания очагов, наблюдения за *I. amitinus* охватывают фазу формирования и активной экспансии его популяций, что позволяет анализировать ранние этапы трансформации консорции.

За период исследований на кедре сибирском в очагах *I. amitinus* были выявлены 19 видов стволовых дендрофагов, в том числе 7 видов короедов, 5 видов усачей, 3 вида рогахвостов, по 2 вида златок и долгоносиков (несколитин), и 1 вид тенелюбов.

От консорции, формировавшейся в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом, постинвазионный комплекс отличается не только меньшим общим количеством выявленных видов стволовых дендрофагов (19 против >25), но и качественными изменениями, обусловленными спецификой воздействия союзного короеда.

Союзный короед на стоячих деревьях заселяет преимущественно вершину дерева и ветви в зоне тонкой коры (2–8 см в диаметре), что при массовом размножении приводит к вершинному типу усыхания кедр. Это кардинально меняет паттерн ослабления дерева-хозяина по сравнению с классическим стволовым (комлевым) типом, инициируемым аборигенным эволюционно устоявшимся консортом кедр – *I. sexdentatus*.

Фитопатогенные компоненты инвазионного микроценоза, позволяющие подавлять защитные механизмы здоровых деревьев позволяют союзному короеду осваивать не доступные по статусу устойчивости для шестизубчатого

короеда дерева, что в итоге приводит к утере им положения фонового первопоселенца. Его встречаемость на деревьях IV–VI категорий состояния в очагах *I. amitinus* снизилась до 24% против 100% в хронических очагах, а плотность поселений упала в 5 раз по сравнению с классическими короедниками, формировавшимися в припоселковых кедровниках ранее. Обыкновенный гравер (*P. chalcographus*), также заселяющий вершину и ветви, оказался в прямой пространственно-трофической конкуренции с инвайдером и перешел в разряд малочисленных видов (рисунок 6.5).



Рисунок 6.5. Ветви кедровника сибирского, оработанные союзным короедом (сверху) и обыкновенным гравером (внизу) (коллекционные сборы в Протопоповском припоселковом кедровнике 2022 и 2016 гг., соответственно)

Усугубляет конкуренцию для *P. chalcographus* другой короед – гравера схожий (*P. conjunctus*) – впервые отмеченный на юге Томской области лишь в 2011 г. и стабильно регистрируемый нами в очагах *I. amitinus* с 2019 г.

Вследствие вершинного усыхания и общего ослабления деревьев, инициируемого инвайдером, повысилась доля и значимость видов, характерных для заключительных стадий деструкции древесины.

Увеличилась встречаемость и обилие таких видов, как *T. lineatum*, *H. palliatus*, *A. aedilis*, *T. castaneum*, *Rh. inquisitor*, *S. juvencus*.

Сила связи заселения доминантных видов с жизненным состоянием деревьев, оцененная с помощью V-критерия Крамера, варьировала. Для *I. amitinus* она была слабой ($V=0,104$), что подтверждает его способность атаковать деревья разной категории состояния. В то же время для аборигенных видов связи были сильнее: средней для *I. sexdentatus* ($V=0,426$) и *M. urusovi* ($V=0,370$) и сильной для *M. sutor* ($V=0,504$) и *T. castaneum* ($V=0,510$), что указывает на их более выраженную приуроченность к ослабленным и отмирающим деревьям. При этом анализ парных связей выявил статистически значимую положительную корреляцию между заселением *I. amitinus* и рядом аборигенных дендрофагов: наиболее сильная связь отмечена для *I. sexdentatus* и *M. urusovi* ($r_s = 0,49$; $P < 0,05$), умеренная – для *T. castaneum* ($r_s = 0,44$; $P < 0,05$) и *A. aedilis* ($r_s = 0,40$; $P < 0,05$). Массовый анализ отмирающих и погибших деревьев кедр в очагах ($n = 694$) выявил 64 варианта индивидуальных консорциев. Результаты подтвердили абсолютное преобладание поселений с участием *I. amitinus*. Наиболее распространенными были: моновидовая консорция только с союзным короедом (52,4% деревьев), а также двувидовая ассоциация *I. amitinus* + *I. sexdentatus* (6,8%) и комплексная консорция, включающая *I. amitinus*, *I. sexdentatus*, *M. sutor* и *T. castaneum* (4,2%). Индивидуальные консорции без союзного короеда были редки, что подчеркивает его ключевую роль как инженера экосистемы и первопоселенца в новых условиях.

Анализ показывает, что *I. amitinus* демонстрирует способность успешно колонизировать деревья разного диаметра, однако его основная конкурентная стратегия заключается в освоении вершинной части ствола и ветвей, что является его уникальной экологической нишей в данном регионе. Имеющиеся данные о заселяемости кедр в зависимости от категории состояния, высоты и диаметра ствола (Рисунок 6.6) наглядно иллюстрируют это

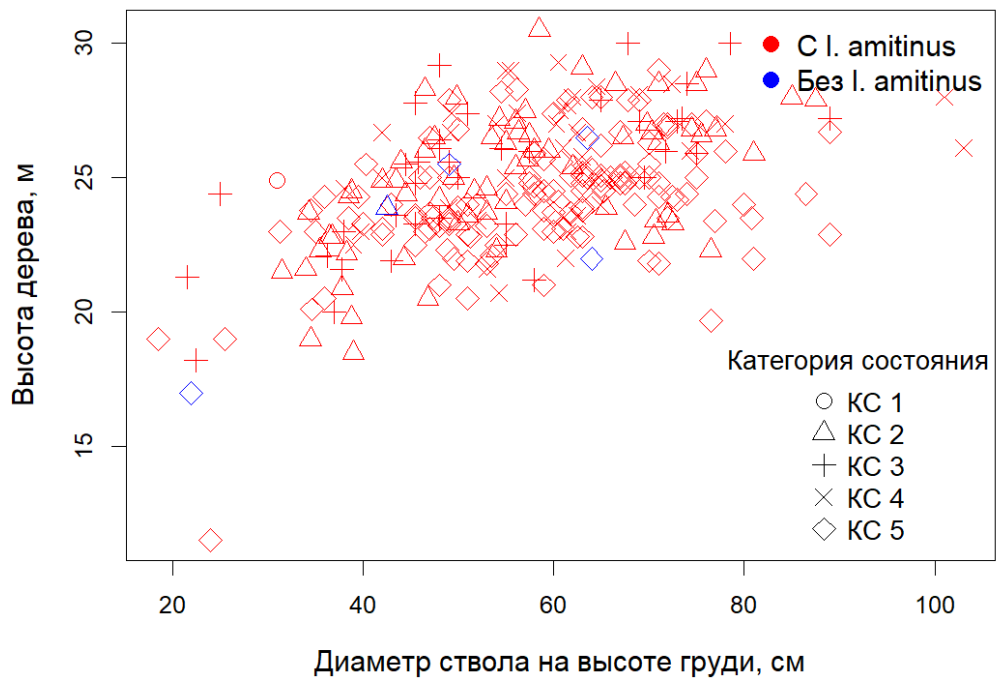


Рисунок 6.6. Встречаемость на деревьях разных ступеней толщины и возраста и категории состояния

топическое разделение между инвайдером и аборигенными видами, заселяющими, в первую очередь, комлеву и среднюю часть ствола.

В целом, инвазия *I. amitinus* выступает триггером глубокой перестройки консорции кедра, ключевыми признаками которой являются: 1) смена доминанта-первопоселенца (*I. amitinus*, 96,86%) и занятие им новой топической ниши (вершина); 2) изменение паттерна усыхания дерева-хозяина (со стволового на вершинный); 3) формирование новых устойчивых ассоциаций с аборигенными видами (на что указывают значимые положительные корреляции и структура частых комбинаций) при общем перераспределении их значимости в пользу видов, характерных для заключительных стадий деструкции древесины. Данные по индексам разнообразия ($\alpha=8,4$; $\beta=1,19$) подтверждают, что сформировавшаяся консорция обладает меньшим видовым богатством по сравнению с аборигенной, но варьирует между насаждениями и видимо зависит от породного состава древостоев.

6.4. Инвазии короедов-дендрофагов как драйвер консорциогенеза: сравнительный анализ на основе концепции скользящей устойчивости

Очередность заселения деревьев стволовыми дендрофагами носит характер четко выраженной закономерности. Потенциальная способность каждого вида колонизировать деревья на определенном этапе ослабления их защитных механизмов, занимая определенную экологическую нишу, нашла отражение в разработке концепции скользящей (ступенчатой) устойчивости дерева к ксилофагам (Исаев, Гирс, 1975). Согласно данной концепции, появление на ослабленном дереве каждого дополнительного вида стволовых вредителей свидетельствует о качественно новом этапе устойчивости самого дерева.

Трансформация модели скользящей устойчивости пихты сибирской.

Проведенная нами дифференциация деревьев пихты по категориям состояния и приуроченных к ним консортов позволила впервые реализовать эту концепцию применительно к взаимоотношениям пихты и стволовых дендрофагов, определить способность каждого вида избирательно заселять деревья на определенном этапе снижения устойчивости и выявить особенности до- и постинвазионных консорций.

Графическая интерпретация сукцессионного ряда группировок ксилофагов пихты сибирской отражает общие основные правила концепции скользящей устойчивости деревьев: 1) число видов, заселяющих дерево, прямо пропорционально степени его ослабления; 2) пионерные виды представлены не только наиболее агрессивными видами (т.е. способными нападать на живые деревья), но и самыми массовыми стволовыми вредителями; 3) чем агрессивнее вид дендрофагов, тем теснее его связь с данной древесной породой и уже диапазон пищевой специализации; 4) потенциальная возможность реализации вспышки массового размножения больше у тех видов насекомых, которые способны заселять деревья с меньшей степенью ослабления (рисунок 6.7).



пихтового усача – из занимаемой им ранее экологической ниши на следующую ступень шкалы; ранее многочисленный пальцеходный лубоед практически перестал встречаться на поврежденных полиграфом деревьях. В комплексе стволовых дендрофагов пихты произошла смена не только массовых, но и обычных видов.

Трансформация модели скользящей устойчивости кедра сибирского.

Анализ консорций кедра сибирского в очагах союзного короеда позволяет впервые реконструировать модель скользящей устойчивости для этой породы и выявить его уникальный, комплексный механизм воздействия (рисунок 6.8).

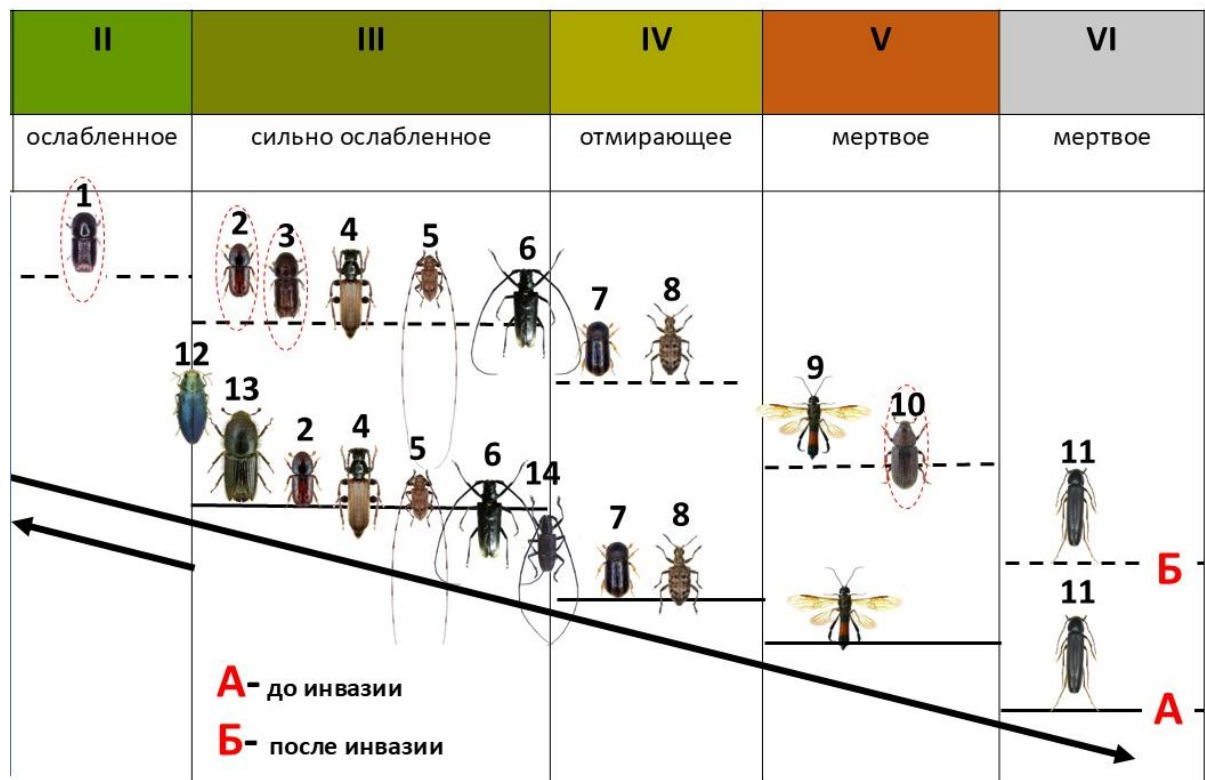


Рисунок 6.8. Модель скользящей устойчивости кедра сибирского к стволовым дендрофагам. Виды дендрофагов: 1– *Ips amitinus*; 2– *Pityogenes chalcographus* 3– *Pityogenes conjunctus* 4– *Tetropium castaneum* 5– *Acanthocinus aedilis*, 6– *Monochamus urussovi* 7– *Trypodendron lineatum* 8– *Rhagium inquisitor* 9– *Sirex juvencus*, 10– *Hylurgops palliatus*, 11– *Serropalpus barbatus* 12– *Phaenops cyanea*, 13– *Ips sexdentatus*, 14– *Monochamus sutor*,
(по данным (Криволицкая, 1965; Коломиец, 1971))

Формирование новой ниши союзным короедом обусловлено как минимум двумя причинами: во-первых, он массово заселяет кроны и ветви

(тонкую кору) деревьев на самых ранних стадиях ослабления, создавая эффект вершинного усыхания, аналогичный дефолиации. Во-вторых, он также проходит дополнительное питание на тонких ветвях, и выступает вектором фитопатогенных грибов, вирулентных к кедру сибирскому.

Эти две особенности приводит к специфическим конкурентным взаимодействиям: асимметричная конкуренция с граверами: занимая оптимальный ресурс (ветви первичной кроны на ранней стадии), *I. amitinus* ограничивает доступ аборигенных фллойобионтов – обыкновенного (*P. chalcographus*) и схожего (*P. conjunctus*) граверов – к субстрату наивысшего качества. Это вынуждает их занимать остаточный ресурс, что объясняет их смещение на более низкие позиции в скользящей шкале и снижение их роли.

Дерево, ослабленное действием инвайдера и его симбионтов, к моменту лёта аборигенных стволовых вредителей (например, *I. sexdentatus*) уже не соответствует их требованиям к качеству луба. Их ниши сдвигаются или сужаются. При этом созданный инвайдером массив ослабленных деревьев идеально соответствует экологическим требованиям аборигенных усачей летней группы (*T. castaneum*, *A. aedilis*, *M. urusovi*), что подтверждается сильной положительной корреляцией ($r_s = 0,44–0,49$) по их встречаемости после повреждения союзным короедом.

Таким образом, *I. amitinus* выступает не просто «триггером сукцессии», а комплексным фактором трансформации экосистемы. Обладая «новым оружием» (вирулентные симбионты) и занимая новую топическую нишу (крона), он изменяет как качество, так и скорость поступления ресурса (ослабленной древесины). Это приводит к перестройке конкурентной иерархии: прямое вытеснение граверов из оптимальной ниши, опосредованное вытеснение стволовых короедов (*I. sexdentatus*) через ухудшение ресурса и одновременная активизация альтернативной функциональной группы – аборигенных усачей, которые становятся основными потребителями созданного инвайдером ресурса.

Проведенный анализ наглядно демонстрирует, что, несмотря на различия в биологии инвайдеров и пород-хозяев, инвазии *P. proximus* и *I. amitinus* приводят к глубокой, качественной перестройке аборигенных консорциев, реализующейся через трансформацию ранее существовавшей траектории снижения устойчивости дерева и эволюционно устоявшейся сукцессионной смене группировок стволовых дендрофагов.

Оба вида обладают высокоэффективными, но разными механизмами подавления устойчивости хозяина, что соответствует концепции «нового оружия» в теории инвазий. Уссурийский полиграф реализует стратегию прямого патогенного воздействия через симбиоз с фитопатогенами ствола, что позволяет ему вклиниться в шкалу устойчивости пихты на самой ранней ступени. Союзный короед применяет комплексную стратегию, сочетая заселение новой топической ниши (кроны) с переносом вирулентных симбионтов, что не только открывает ему доступ к ресурсу раньше других видов, но и активно ускоряет общее ослабление дерева, создавая эффект, аналогичный дефолиации. Таким образом, инвайдеры не просто занимают условно свободные ниши, а активно создают новые экологические условия или радикально расширяют существующие, сдвигая аборигенные виды.

Эти разные стратегии предопределили и различный характер перестройки сообществ. В консорции пихты произошло прямое вытеснение ключевых конкурентов (*X. pilosus*, смещение *M. urusovi*) из стволовой ниши и формированием новой, упрощенной консорции, организованной вокруг монофага-инвайдера. В случае с кедром наблюдается более сложная «реорганизация и перераспределение». *I. amitinus* вступает в асимметричную конкуренцию с аборигенными флойобионтами (граверами) за ресурс кроны, опосредованно вытесняет стволовых короедов через ухудшение качества ресурса, что приводит к смене доминирующей функциональной группы — аборигенные усачи летней группы становятся основными потребителями созданного инвайдером ресурса.

На основе данного сравнительного анализа можно сформулировать обобщающий феномен стремительного консорциогенеза, инициируемого биологическими инвазиями. Это процесс активного и быстрого формирования новых консортивных связей в аборигенном сообществе, вызванный вселением агрессивного вида-детерминанта микроценоза, обладающего новым для экосистемы механизмом воздействия. Независимо от конкретной стратегии, инвайдер выступает мощным экологическим драйвером, который нарушает эволюционно сложившееся равновесие в системе «дерево-дендрофаги». Результатом является не простая замена одного вида другим, а качественная перестройка структуры всего сообщества, смена сукцессионных траекторий деградации древостоя и формирование новых, ранее не свойственных данной экосистеме, экологических паттернов. Именно эта способность инвазий запускать ускоренный консорциогенез представляет собой одно из наиболее глубоких и долгосрочных последствий биологических инвазий в лесных экосистемах.

6.5. Заключение по Главе 6

Проведенные исследования на примере инвазий уссурийского полиграфа и союзного короеда в темнохвойные леса Западной Сибири выявили общий экологический механизм, лежащий в основе глубокой трансформации аборигенных консорций.

Установлено, что успешное вселение и доминирование обоих видов-вселенцев основано на занятии сходной экологической ниши, которая в аборигенных сообществах была слабо занята или оставалась свободной. Этой нишей является позиция массового (первичного) вида, способного колонизировать дерево-хозяина на самой ранней стадии его ослабления (I–II категории состояния), минуя или ослабляя его эволюционно выработанные защитные барьеры. Ключевым адаптивным признаком, позволившим вселенцам занять эту нишу, выступил симбиоз со специализированными

фитопатогенными грибами, входящими в состав их инвазионного микроценоза. Этот комплексный признак можно рассматривать как «эволюционное новшество» для данных экосистем, обеспечившее вселенцам решающее конкурентное преимущество по принципу «нового оружия».

Применение концепции скользящей устойчивости позволило наглядно показать, как именно занятие этой свободной ниши перестраивает всю сукцессионную систему консорции. Чужеродный вид, становясь новым доминантом-первопоселенцем, сдвигает исходную точку шкалы устойчивости, что вызывает каскадные изменения.

Так, на пихте сибирской *P. proximus* прямо вытеснил с позиции фллойофага весенней фенологической группы пальцеходного лубоеда *X. pilosus* и оттеснил ключевого представителя летней фенологической группировки *M. urussovi* на более поздние стадии ослабления. Результатом стало формирование упрощенной консорции с подавляющим доминированием инвайдера.

На кедре сибирском *I. amitinus*, будучи фллойобионтом весенней фенологической группы, опередил и вытеснил аборигенного стволового вредителя – *I. sexdentatus*, заняв топическую нишу в кроне. Это привело к изменению типа усыхания на вершинный и, как следствие, к опосредованной активизации следующего звена сукцессии – аборигенных усачей летней группы (*T. castaneum*, *A. aedilis*, *M. urussovi*), что подтверждается устойчивыми положительными корреляциями. Результатом стала перестроенная консорция с новой сукцессионной траекторией.

Таким образом, инвазии в обоих случаях выступили триггером процесса активного формирования новых консортивных связей. Однако характер этого процесса определялся не столько различиями биологии инвазионных видов, сколько структурными особенностями той аборигенной консорции, в свободную нишу которой они встроились. Внедрение уссурийского полиграфа в сукцессионную структуру, которая и так шла по траектории со стволовым типом усыхания, привело к редукции и упрощению всей консорции. В то же

время инвазия союзного короеда, создавшая новый паттерн усыхания кедров по вершинному типу, вызвала модификацию сукцессионной траектории и перераспределение энергии в пользу следующей гильдии стволовых дендрофагов, находящихся на более низких ступенях шкалы устойчивости.

С теоретической точки зрения, работа представляет собой конкретный пример интеграции двух классических подходов – концепций «свободной ниши» и «скользящей устойчивости» – для объяснения механизмов и последствий биологических инвазий. Она показывает, что успех вселенца определяется занятием определённой позиции в шкале устойчивости хозяина, а его долгосрочное воздействие проявляется в качественной перестройке всей связанной с этим хозяином консортивной сети.

ГЛАВА 7. ИНТЕГРИРОВАННАЯ ОЦЕНКА ИНВАЗИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА И ПРОГНОЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МИКРОЦЕНОЗОВ *POLYGRAPHUS PROXIMUS* и *IPS AMITINUS*

7.1. Введение к Главе 7

Исследования, проведённые в предыдущих главах, выявили высокий инвазионный потенциал и комплексную структуру микроценозов двух видов стволовых вредителей – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 и союзного короеда *Ips amitinus* Eichhoff, 1872. Однако для перехода от изучения последствий инвазий к их прогнозированию необходима интеграция данных разного типа.

Таким качествам отвечает подход, сочетающий два независимых метода оценки инвазионного риска. Первый метод основан на прямых полевых наблюдениях за формированием новых трофических ассоциаций в искусственных насаждениях – дендрариях и арборетумах, выступающих в роли «дозорных площадок». Мониторинг проводился в трёх регионах азиатской части России (Томская область, Новосибирская область, Приморский край) в 2022–2023 гг. и был направлен на выявление фактов заселения модельными видами короедов не только аборигенных, но и интродуцированных видов хвойных.

Второй метод – биоклиматическое моделирование (MaxEnt) – использован для определения потенциальных ареалов *P. proximus* и *I. amitinus* в Северной Евразии с учётом современных данных об их распространении, включая инвазионные популяции.

Интеграция этих двух потоков данных – эмпирических свидетельств трофической пластичности и прогнозных карт климатической пригодности – позволяет не только оценить текущий инвазионный статус видов, но и разработать пространственно-явные сценарии дальнейшего расширения их ареалов. На основе такого синтеза в главе формулируются практические

рекомендации по приоритетам мониторинга и превентивным мерам для системы лесозащиты.

7.2. Трофическая пластичность видов-детерминантов: результаты мониторинга «дозорных растений»

В последнее время исследования биологических инвазий показали, что искусственные посадки растений могут с успехом использоваться для реализации концепции насаждений стражников для оценки фитосанитарных и карантинных рисков формирования новых трофических связей интродуцированных растений с аборигенными фитофагами (Britton et al., 2010; Roques et al., 2015; Vettraino et al., 2015).

Одним из основных недостатков применения искусственных насаждений для этих целей является необходимость долговременных наблюдений, т.к. до достижения деревьями больших размеров они подходят только для скрининга вредителей саженцев (Roques et al., 2015; Vettraino et al., 2015). Дендрарии и ботанические сады лишены этого недостатка, так как многие существуют десятки лет и представлены в значительной степени уже коллекциями взрослых деревьев.

Концепция «дозорных растений» (sentinel plants), реализуемая в дендрариях и коллекционных посадках, является ключевым инструментом для проактивного выявления новых трофических связей и оценки инвазионного потенциала фитофагов. Наблюдения на уникальной коллекции хвойных стационара «Кедр» (Томская область), а также в дендрарии ЦСБС СО РАН (Новосибирская область), предоставили богатый эмпирический материал по трофической пластичности двух модельных видов-детерминантов инвазионных микроценозов *I. amitinus* и *P. proximus*.

Выявленные новые трофические ассоциации и их пространственно-временная динамика.

Мониторинг в коллекции стационара «Кедр» (создана в 1985 г., содержит более 2000 таксонов, в т.ч. 16 видов *Pinus*, 10 *Abies*, 16 *Picea*) позволил документировать стремительное освоение короедом новых растений-хозяев.

В 2020–2023 гг. *I. amitinus* вызвал гибель сотен экземпляров как местных, так и интродуцированных видов (рисунок 7.1, А, Б). Наибольший ущерб нанесен кедр корейскому (*P. koraiensis*) – в 2022 г. заселено 214 из 268 обследованных деревьев, и кедр сибирскому (*P. sibirica*). При этом кедровый стланик (*P. pumila*), прогноз по заселению которого был сделан ранее (Kerchev & Krivets, 2021), также был заселен инвазионным вредителем (3 дерева в 2022 г.).



Рисунок 7.1. Гибель интродуцированных хвойных от *I. amitinus* в коллекции стационара «Кедр»: А – массив погибшего *Pinus koraiensis*; Б – заселенное дерево *Pinus pumila* (Фото: И.А. Керчев)

Короед одновременно и успешно заселял представителей родов *Picea* (*P. obovata*) и *Pinus* (пятихвойные: *P. sibirica*, *P. koraiensis*, *P. pumila*; двухвойные: *P. sylvestris*, *P. mugo*), что подтверждает выводы молекулярно-генетических

исследований европейских популяций (Stauffer, Zuber, 1998) об отсутствии обособленных рас, связанных с родом хозяина.

Статистический анализ (критерий Крускала-Уоллиса, $H=29.7$, $p < 0.001$) показал, что основной причиной выбора дерева было не видовое предпочтение, а ослабленное состояние. До 91% погибших *P. sibirica* и 47% *P. koraiensis* были пересажены незадолго до заселения, что привело к повреждению корневой системы. Это подтверждается данными демографии вредителя (Таблица 7.1): плотность поселения на этих видах достигала 6–8 семей/дм², а плодовитость самок – 26–28 яиц, что существенно превышает показатели из первичного ареала (напр., < 0.09 семей/дм² на *P. abies* в Татрах (Holuša et al., 2012)).

Таблица 7.1. Демографические показатели родительского поколения союзного короеда на хвойных растениях в коллекции (Mean $\pm$ SD)

Показатели	Виды растений, количество проанализированных деревьев			
	<i>Pinus sibirica</i> 12	<i>Pinus koraiensis</i> 3	<i>Picea obovata</i> 1	<i>Pinus sylvestris</i> 1
Средняя плотность поселения, семей/дм ²	6 $\pm$ 1,9	4,7 $\pm$ 0,2	8,6	8,2
Средняя плотность поселения жуков, шт./дм ²	21,3 $\pm$ 7,2	15,9 $\pm$ 0,7	31,3	24,1
Половой индекс, ♀♀/♂♂	2,5 $\pm$ 0,3	2,4 $\pm$ 0,2	2,6	1,9
Средняя длина маточного хода, см	4,4 $\pm$ 1,5	4,6 $\pm$ 1,5	4,6 $\pm$ 1,5	2,8 $\pm$ 0,8
Средняя плодовитость самки, яиц на маточный ход	26,4 $\pm$ 7,4	21,6 $\pm$ 6,9	28,4 $\pm$ 8,5	13 $\pm$ 4,7
Среднее число яиц на 1 см маточного хода	5,1 $\pm$ 0,8	5,2 $\pm$ 1,2	5,9 $\pm$ 1,8	4,8 $\pm$ 0,8

Новые трофические связи *P. proximus*. Помимо массового размножения на аборигенной пихте сибирской (9 погибших деревьев из 111 в дендрарии

ЦСБС СО РАН в 2022 г.), уссурийский полиграф был впервые зафиксирован на пихте одноцветной *Abies concolor* в коллекции «Кедр» (рисунок 7.2).



Рисунок 7.2. Дерево *Abies concolor*, отработанное *Polygraphus proximus* (Фото: И.А. Керчев)

Это четвертая североамериканская пихта в его кормовом спектре и единственная из секции *Grandes*, что указывает на потенциальную угрозу для пихтарников Северной Америки. Еще три представителя секции *Balsamea* в качестве потенциальной кормовой породы повреждались уссурийским полиграфом в искусственных посадках интродуцентов в Москве и Московской области (см. Глава 3.1.2).

Локальный очаг *I. amitinus* в коллекции «Кедр» возник в 2020 г. на фоне вспышки в естественных кедровниках. Активные защитные меры (вырубка и сжигание заселенных деревьев до вылета дочернего поколения, барьерные обработки инсектицидами) позволили подавить очаг. Однако в 2022–2023 гг. зафиксирована новая волна заселения, направленная на пересаженные растения. Это указывает на постоянный прессинг со стороны внешней инвазионной популяции и превращает коллекцию в долгосрочную «ловушку» для мониторинга привлекательности интродуцированных видов древесных растений.

Оценка значимости трофических сдвигов для инвазионного процесса.

Выявленные эмпирические данные позволяют перейти от констатации фактов возникновения новых трофических связей к оценке их роли в инвазионном процессе.

Мониторинг показал, что расширение кормового спектра у *I. amitinus* происходит не через медленную эволюционную адаптацию, а путем быстрой экологической реализации врожденной пластичности. Вредитель использует «экологическое окно», создаваемое стрессом растений (пересадка, климатическая неадаптивность), что является моделью для прогноза его поведения в естественных лесах при климатических аномалиях (засухи, пожары).

В первичном ареале союзного короеда успешное развитие *I. amitinus* на *P. koraiensis* сигнализирует о потенциальном риске для дальневосточных хвойных в коллекционных посадках ботанических садов.

Для Дальневосточного региона установленные трофические связи с *P. koraiensis* и *P. pumila*, являющимися лесообразующими породами Дальнего Востока и становятся прямым основанием для включения этих регионов в зону высокого фитосанитарного риска при дальнейшем восточном расселении короеда.

Традиционно концепция направлена на выявление угроз со стороны местных фитофагов для интродуцентов. Результаты исследования показывают, что она столь же эффективна для отслеживания формирования новых трофических ассоциаций инвазионных видов-вселенцев с аборигенными и интродуцированными растениями, что актуализирует ее для регионов-реципиентов инвайдеров.

Таким образом долгосрочный мониторинг коллекционных насаждений предоставил неоспоримые доказательства высокой трофической пластичности *I. amitinus* и *P. proximus*. Выявленные новые ассоциации, особенно с дальневосточными *P. koraiensis* и *P. pumila*, которые носят не случайный, а закономерный характер, детерминированный состоянием хозяина. Эти данные

являются критически важной эмпирической основой для верификации и калибровки прогностических биоклиматических моделей, а также для составления реалистичных сценариев инвазии, рассматриваемых в последующих разделах.

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

моделирование и валидация

Несмотря на включение уссурийского полиграфа в перечень карантинных организмов ЕАЭС, его ареал продолжает расширяться в сопредельные государства при наличии мостиков из насаждений трофически пригодных для размножения кормовых пород, как пихта сибирская (Kirichenko et al., 2024). Таким образом, при наличии подтвержденно пригодных для питания и размножения растений-хозяев, вторым по важности становится оценка климатической пригодности для фитофага естественного ареала этой древесной породы или региона ее выращивания.

С 2017 г. уссурийский полиграф включен в список карантинных вредителей ЕРРО А2. Оценка ЕРРО (2014) охватывала лишь территорию ЕС, основываясь на зонах морозостойкости и наличии кормовой базы (ареалов хвойных видов (ЕРРО, 2014). Полученные карты имеют очень слабое прогностическое разрешение так как учитывают лишь два фактора, что привело к довольно грубым оценкам и игнорированию других климатических параметров.

Для финального построения модели были отобраны биоклиматические переменные, показавшие в расчетах Maxent наибольшую значимость. Использованные переменные: bio 10 (средняя температура самого теплого квартала), bio 18 (осадки самого теплого квартала), bio 4 (сезонность температуры), bio 6 (минимальная температура самого холодного месяца), bio 15 (сезонность осадков), bio 17 (осадки самого сухого квартала). Ландшафтные параметры были удалены, так как высотные характеристики для

распространения уссурийского полиграфа не оказывают значимого воздействия (Керчев, 2014), и в тестовых анализах также показали себя в качестве слабого предиктора. Обучающая выборка – 126 точек, тестовая выборка 42 точки (25% от общего числа, случайное разбиение) фоновые точки – 10000. Степень прогнозирования моделирования оценивалась в зависимости от наиболее часто используемого показателя AUC как плохая ($AUC \leq 0,80$), хорошая ($0,90 < AUC < 0,95$) и отличная ($0,95 < AUC < 1,00$) (Ohara, 2005). Оценки погрешности для определения веса каждой переменной проведен с помощью Jackknife-теста.

Степень прогнозирования полученной модели можно охарактеризовать как «отличную» (Training AUC – 0,972; Test AUC – 0,958), устойчивость модели подтверждена на независимых данных (Рисунок 7.3). Объясняющая способность модели (Regularized Training Gain) – 2,013 (хорошая).

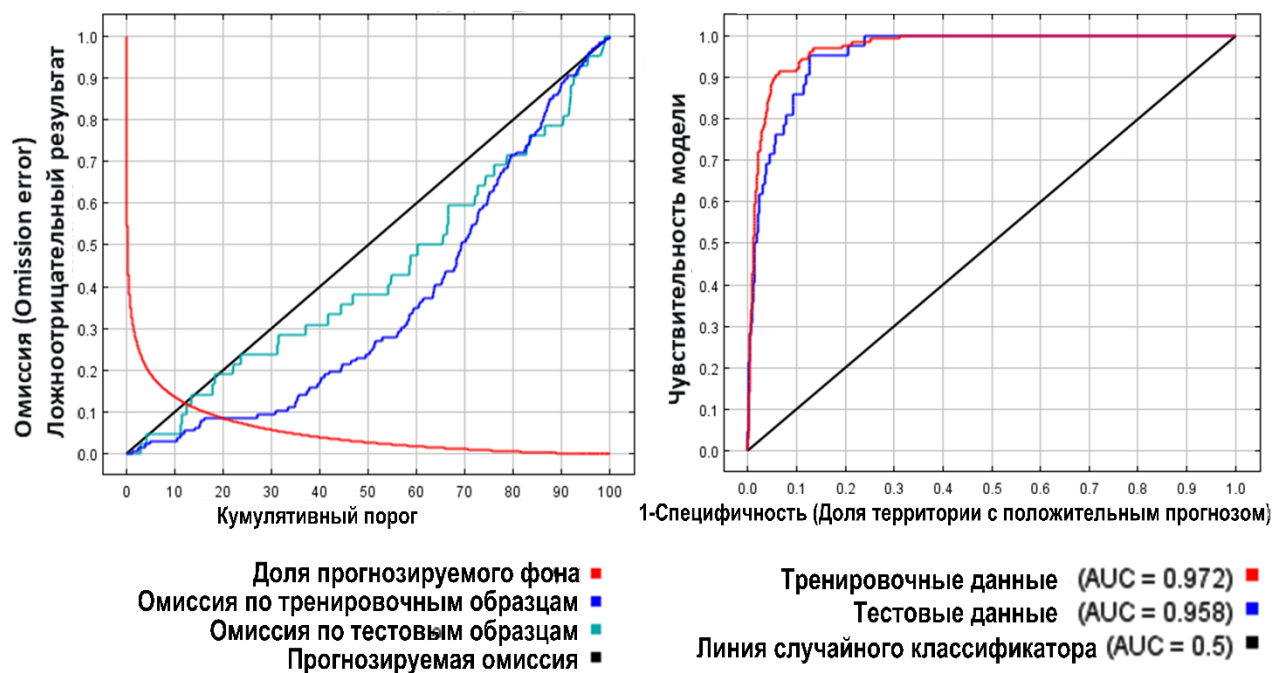


Рисунок 7.3. Оценка качества модели потенциального ареала *Polygraphus proximus*, построенной в среде Maxent для Голарктики

Модель хорошо предсказывает новые данные. Наибольший вклад отмечен для двух переменных: bio 10 – 34,5% (важность показателя – 9,9) и bio

18 с меньшим вкладом (29,6%), но со значительно большей важностью (29,2). Данный результат указывает, что два этих показателя являются основными лимитирующими факторами распространения уссурийского полиграфа. Сезонность и зимние условия также оказались важными параметрами, но в гораздо меньшей степени.

Анализ кривых ответа показал, что оптимум для вида по средней температуре в наиболее теплый квартал (bio 10) находится в диапазоне 15–20 °C, а по количеству осадков (bio 18) >250 мм. По показателю минимальной температуры в наиболее холодный месяц (bio 6) наблюдается резкий спад при значениях при < -15°C (лимитация холодом). Исключение из анализа показателя средней температуры самого холодного квартала (bio 11), проведенное для уменьшения мультиколлинеарности лишь незначительно снизило AUC (0,002).

Окончательный результат был нанесен на карту Голарктики после растеризации с помощью программного обеспечения QGIS. Результаты представлены в логистическом формате, дающем оценку вероятности пригодности биоклиматических условий для обитания вида в конкретной географической точке от 0 до 1 (Приложение Д).

Среди ограничений модели можно отметить вероятную недооцененность ареала в регионах с экстремальными условиями из-за ограниченности данных, используемых при обучении и достаточно высокой экологической пластичности вида (Керчев, 2014).

В результате прогнозирования получена тематическая карта, отражающая пригодность территорий для распространения вида. В текущих климатических условиях модель MaxEnt допускает с разной вероятностью распространение уссурийского полиграфа в границах всего ареала *A. sibirica*. Несмотря на довольно высокую точность модели у нее есть и возможные ограничения, обусловленные размерами выборки исходных данных, использованных при обучении – по этой причине она может ложно исключать зоны с удовлетворительными для существования для *P. proximus* условиями.

Важно подчеркнуть, что потенциально кормовой породой для *P. proximus* может являться не только аборигенная для Евразии пихта сибирская. Данные Главы 3 (Таблица 3.1) показывают, что в условиях инвазии и коллекционных посадок вид успешно заселяет и другие виды из ключевой секции *Balsamea* (*A. balsamea*, *A. lasiocarpa* и *A. fraseri*), а также демонстрирует попытки освоения филогенетически более далеких таксонов. Следовательно, зоной высокого риска следует считать не только естественные пихтарники *A. sibirica*, но и насаждения уязвимых североамериканских видов пихт, и прежде всего *A. balsamea*, большая часть ареала которой находится в пределах климатического оптимума вредителя, прогнозируемого моделью (Приложение Д). Это существенно расширяет географию потенциальной угрозы в Голарктике.

Анализ экологии вида позволяет выделить два принципиально разных сценария формирования очагов, что отражено на результирующих картах. Первый из них – «сценарий климатического оптимума» (рисунок 7.4).

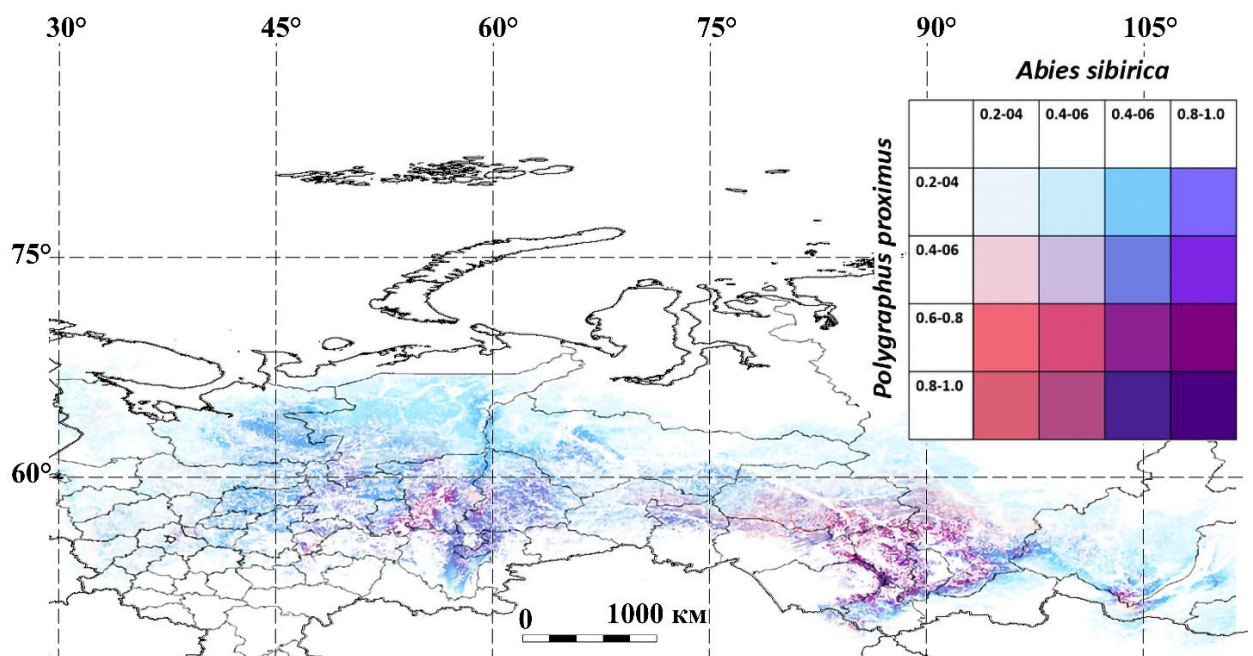


Рисунок 7.4. Зоны риска формирования очагов уссурийского полиграфа в инвазионном ареале на основании аддитивного наложения двух шкал биоклиматической пригодности территорий для уссурийского полиграфа и пихты сибирской по «сценарию «климатического оптимума для кормовой породы»

В зонах, где климатические условия идеально подходят как для *P. proximus* (высокий индекс по модели), так и для пихты (высокий индекс для *A. sibirica* или филогенетически близких видов), формируются обширные, здоровые монодоминантные насаждения. Здесь, благодаря симбиозу с фитопатогенными грибами, вредитель способен атаковать и внешне здоровые деревья.

Появление вселенца в такой зоне приводит к «взрывному» сценарию неконтролируемого размножения на обширной кормовой базе без естественных барьеров.

Второй сценарий – «климатического стресса» (рисунок 7.5).

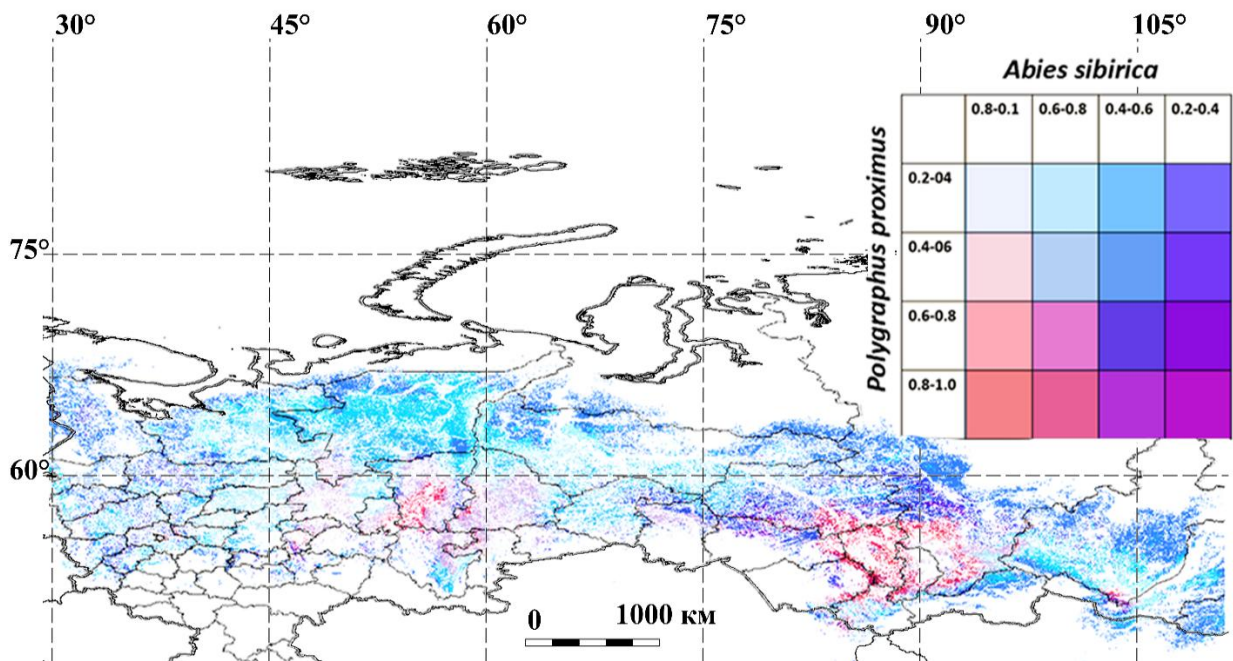


Рисунок 7.5. Зоны риска формирования очагов уссурийского полиграфа в инвазионном ареале на основании аддитивного наложения двух шкал биоклиматической пригодности территорий для уссурийского полиграфа и пихты сибирской по «сценарию климатического стресса для кормовой породы»

В зонах, где условия оптимальны для вредителя, но субоптимальны или являются экстремальными для пихты (например, южная граница ареала *A. sibirica* в условиях недостатка осадков), действует классический механизм формирования очагов. Короед заселяет климатически или иным образом

ослабленные деревья, что может приводить к быстрой гибели насаждений, но в более локализованных масштабах.

Зоны риска определяются путём аддитивного наложения этих двух шкал. Максимальный риск формируется там, где оба индекса высоки, что на карте отображается насыщенным сиреневым цветом – результатом оптического сложения тёмно-красного и тёмно-синего.

Таким образом, наиболее тёмные сиреневые участки (соответствующие комбинациям классов 0,6–0,8 и 0,8–1,0 для обоих видов) указывают на территории неизбежных и катастрофических по масштабам вспышек численности.

Применение прогнозов биоклиматического моделирования может стать важным элементом в развитии подходов лесного карантина и лесозащиты, основанных на таргетном мониторинге и раннем обнаружении чужеродных вредителей, что позволит минимизировать экологический и экономический ущерб.

7.3.1. Изменение реализованной климатической ниши *I. amitinus* как ключевой фактор недооценки риска

По результатам недавнего биоклиматического моделирования, основанного на данных из первичного (европейского) ареала, исследователи пришли к выводу, что современные климатические тренды могут привести к резкому росту численности союзного короеда в Северной Европе (Økland et al., 2019). Однако вероятность его расширения на восток в данной модели была существенно недооценена (Мандельштам и др., 2020). Обнаружение в 2019 г. в Западной Сибири жизнеспособной инвазионной популяции, вызвавшей массовое усыхание кедра сибирского, потребовало ревизии прогноза с учетом новых данных (Керчев и др., 2019, 2021).

Моделирование и оценка нишевого сдвига. Для выявления возможного нишевого сдвига было построено и сравнено несколько моделей.

Объединенная модель, учитывающая данные как из первичного (Европа), так и из вторичного (Сибирь) ареалов (173 точки обучения), продемонстрировала высокое качество (AUC тестовой выборки = 0,966) (рисунок 7.6).

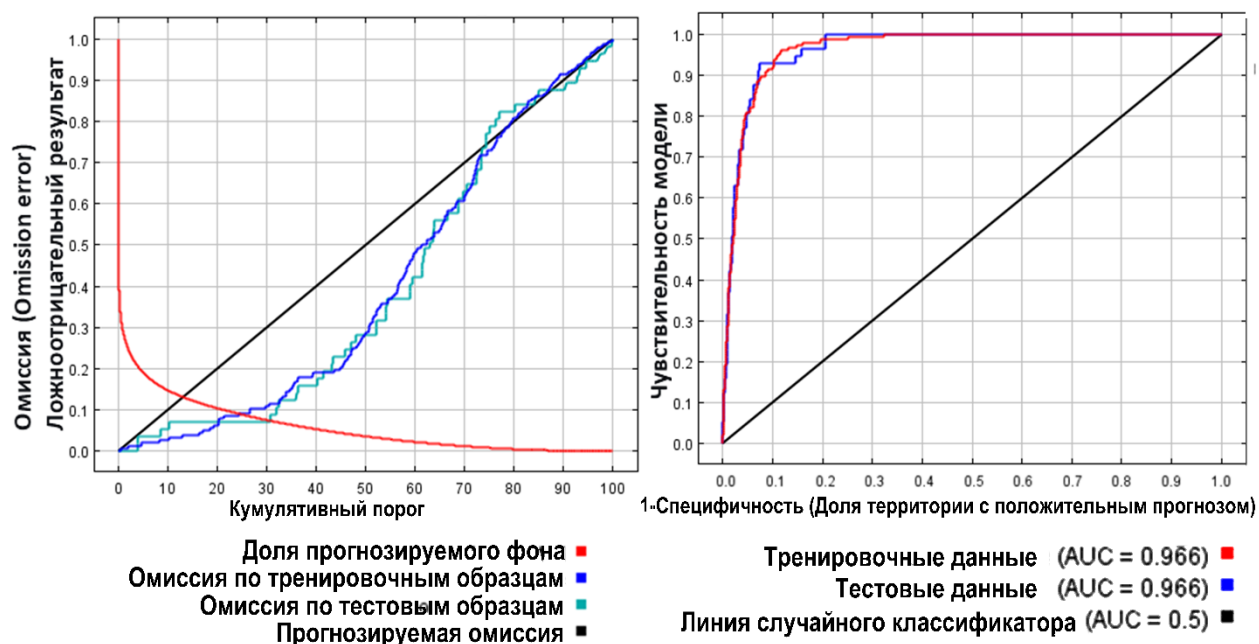


Рисунок 7.6. Оценка качества модели потенциального ареала *Ips amitinus*, построенной в среде Maxent для Голарктики

Анализ вклада переменных в этой модели выявил, что наибольший вклад вносят параметры, связанные с засушливостью и общими термическими условиями: осадки самого сухого месяца (bio14, вклад 36,9%) и среднегодовая температура (bio1, вклад 18,0%). Минимальная температура самого холодного месяца (bio6) имела умеренный вклад (16,1%), а сезонность температуры (bio4) – 11,0%.

Критически важным является сравнение этой объединенной модели с моделью, построенной исключительно на данных инвазионного (сибирского) ареала. Хотя формальное прямое сравнение затруднено меньшим объемом выборки для Сибири, анализ значимости переменных позволяет сделать ключевые выводы. В инвазионном ареале, в условиях континентального климата Западной Сибири, происходит кардинальное перераспределение значимости климатических ограничителей. Данные физиологического

тестирования (Бурдина и др., 2022) и экологический контекст (массовое размножение на *P. sibirica*) указывают на то, что для сибирской популяции на первый план выходят факторы устойчивости к экстремальным зимним условиям и высокой континентальности климата (прежде всего, bio6 и bio4), в то время как лимитация засушливостью (bio14), критическая в Европе, отстывает. Это указывает на существенное изменение реализованной климатической ниши сибирской популяции по сравнению с популяциями первичного ареала.

Поскольку объединенная модель, сглаживая различия, может маскировать истинный потенциал расселения инвазионного фронта, для построения итоговой прогнозной карты и сценарного анализа была использована модель, обученная на объединенном наборе данных (Приложение Д). Именно она, учитывая все известные местонахождения вида, наилучшим образом описывает его текущую общую климатическую нишу и позволяет прогнозировать районы, климатически пригодные для уже акклиматизировавшейся сибирской популяции.

Данная модель обладает исключительной прогностической силой (Regularized Training Gain = 1,956) и определяет обширные территории Южной Сибири, и некоторые участки юга Дальнего Востока, Сахалина и Камчатки как зоны средней и высокой вероятности присутствия вида (вероятность >0,3). Для Северной Америки зоны высокого и среднего риска охватывают территории ареалов, отмеченной в Европе как потенциальной кормовой породы – *Pinus contorta* (см. Глава 3, таблица 3.3), при этом, зона наибольшего риска охватывает территорию распространения подвида *Pinus contorta subsp. Latifolia*, произрастающего в Скалистых горах. Также по результатам моделирования в зону среднего риска попадает и представительница 5-хвойных сосен – *Pinus strobus* (филогенетически близкой к *P. cembrae*, *P. sibirica*, *P. peuce* и *P. koraiensis*), произрастающая на северо-востоке Северной Америки

Полученные данные указывают на существенное изменение реализованной климатической ниши сибирской популяции по сравнению с популяциями первичного ареала. Этот феномен может быть интерпретирован как нишевый сдвиг, вызванный быстрой фенотипической пластичностью. Однако существует и альтернативное, более вероятное в нашем случае, объяснение. Генетические данные (Глава 3) показывают, что сибирская инвазия инициирована специфическим североевропейским гаплотипом. Следовательно, наблюдаемая «новая» ниша может отражать не адаптацию на месте, а изначальные экологические преадаптации именно этого инвазионного генетического варианта. Проверка данной гипотезы требует отдельного углубленного исследования и является логичным следующим шагом после настоящей работы. Модели, не учитывающие данные из вторичного ареала, не способны адекватно прогнозировать потенциал его дальнейшего расселения. Полученная прогнозная карта на основе актуальной ниши служит основой для реалистичного анализа сценариев распространения вида.

Физиологический базис климатических стратегий.

Проведенное биоклиматическое моделирование для двух инвазионных видов-доминантов микроценозов – *P. proximus* и *I. amitinus* позволило не только уточнить границы их потенциального распространения в Северной Евразии, но и выявить фундаментальные различия в их инвазионных стратегиях, экологических ограничениях и лежащих в их основе физиологических механизмах. Сравнительный анализ интегрирует результаты моделирования MaxEnt с данными экспериментальной экологии, создавая целостную картину факторов, определяющих успех инвазии.

Модели, построенные на основе современного распространения видов, обладают высокой прогностической точностью, однако анализ вклада переменных выявил принципиально разные наборы климатических параметров, критически важных для каждого вида, что отражает их географическое происхождение и адаптации.

Таким образом, моделирование выявило не только контрастные климатические оптимумы, но и принципиально разные наборы лимитирующих факторов, отражающие их эволюционное происхождение. Для проверки гипотезы о том, что эти различия имеют физиологическую основу, был проведён сравнительный анализ стрессоустойчивости имаго. Для *P. proximus*, вида дальневосточного происхождения, ключевыми лимитирующими факторами оказались параметры, связанные с теплым периодом года: средняя температура самого теплого квартала (bio10, вклад 34,5%) и осадки этого же периода (bio18, вклад 29,6%). Этот результат указывает на то, что успешное развитие поколений, синхронизация жизненного цикла с фенологией пихты сибирской и активность грибных симбионтов жестко привязаны к определенному термическому и влажностному оптимуму в сезон вегетации. Лимитация холодом (bio6) вторична и проявляется лишь при экстремальных значениях ($< -15^{\circ}\text{C}$).

Для *I. amitinus*, вида центральноевропейского происхождения, в инвазионном ареале первостепенную роль играют факторы, связанные с суровостью и континентальностью климата: сезонность температуры (bio4, вклад 33,7%) и минимальная температура самого холодного месяца (bio6, вклад 24,0%). Примечательно, что зависимость от осадков сухого периода (bio14), критическая для популяций в первичном ареале, в Сибири резко снижается. Этот контраст является прямым доказательством изменения реализованной климатической ниши сибирской популяции, что представляет собой один из наиболее значимых результатов настоящего исследования. Суть этого изменения требует отдельного объяснения.

Таким образом, если для *P. proximus* граница ареала определяется в первую очередь достаточностью летних условий, то для *I. amitinus* в условиях Сибири – способностью переносить экстремально холодные и резко континентальные зимы. Данные моделирования убедительно показывают, что объединенные модели, не учитывающие возможность нишевого сдвига, могут

давать недостоверные прогнозы для потенциалов распространения инвазионных видов.

Выявленные климатические пределы находят прямое физиологическое объяснение в экспериментальных данных по стрессоустойчивости имаго. Исследование активности щелочной фосфатазы (ЩФ) – ключевого фермента дофаминергической системы, регулирующей нейроэндокринный ответ на стресс, выявило контрастные реакции видов на тепловое воздействие (+38 °C) (Бурдина и др., 2022).

У *I. amitinus* отмечен умеренный, но статистически значимый рост активности ЩФ при кратковременном тепловом стрессе. Эта сглаженная биохимическая реакция коррелирует с его экологией как вида, предпочитающего хорошо прогреваемые местообитания (верхние части крон), и указывает на более высокую врожденную толерантность к тепловому стрессу. Данная физиологическая преадаптация, вероятно, сыграла ключевую роль в успешном преодолении климатического барьера и освоении нового хозяина в Сибири.

У *P. proximus* реакция оказалась выраженной гораздо сильнее: активность ЩФ резко возрастала уже через 1 час теплового воздействия. Такая повышенная стресс-реактивность соответствует его предпочтению к более прохладным и затененным микростациям в надкомлевой части стволов пихты и является компенсаторным механизмом. Она также объясняет жесткую климатическую лимитацию вида параметрами летнего периода, выявленную в модели MaxEnt: виды с высокой чувствительностью систем стресс-ответа, как правило, имеют более узкие климатические оптимумы.

Таким образом, биохимические данные предоставляют физиологическое обоснование выявленным климатическим пределам. Союзный короед демонстрирует стратегию, основанную на преадаптивной физиологической пластичности, а *P. proximus* – стратегию, зависящую от попадания в климатический оптимум с компенсаторной стресс-реактивностью.

Выявленная преадаптивная толерантность *I. amitinus* к тепловому стрессу, по-видимому, является свойством, изначально присущим инвазионному гаплотипу. Это подтверждает идею о том, что успех инвазии в Сибирские экосистемы был предопределен не общей пластичностью вида, а специфическими чертами конкретной генетической линии, проникшей в регион.

Интеграция результатов моделирования и физиологических исследований позволяет выделить две контрастные модели инвазионного процесса и сопутствующих рисков для лесных экосистем Северной Евразии.

Биоклиматический детерминирующий фактор успешности инвазии *P. proximus* можно описать как проникновение в зону кормового растения с климатическими ограничениями. Распространение жестко детерминировано ареалом пихты сибирской и оптимальными летними условиями. Модель указывает на высокий риск массовых вспышек в зонах, где климат оптимален для жука (вероятность $>0,356$), но создает водный стресс для дерева-хозяина (пригодность для *A. sibirica* $<0,377$). Ключевыми зонами риска являются южнотаежные пихтарники в условиях учащающихся засух. Высокая стресс-реактивность вида делает его уязвимым к экстремальным летним температурам, что может локально сдерживать вспышки, но не отменяет общей угрозы. При этом решающим триггером для формирования очагов служат кратковременные стрессовые условия для кормовой породы в зонах оптимума, так как только в таких условиях выполняется условие обилия кормовой базы, что является определяющим фактором для формирования очагов массового размножения.

Успех инвазии *I. amitinus* обусловлен широкой термоустойчивостью и проявлением иной, свойственной инвазионному гаплотипу, климатической ниши, что позволило виду не только освоить нового хозяина, но и приспособиться к условиям климата с выраженной континентальностью. Наибольший риск массовых вспышек прогнозируется для всех спелых и перестойных насаждений кедра сибирского в пределах южнотаежной зоны.

Пластичность вида и его способность к быстрой адаптации создают повышенную неопределенность в долгосрочном прогнозе его распространения.

Таким образом, биоклиматическое моделирование определяет потенциальные зоны риска для инвазии вида-детерминанта микроценоза, однако реализация этого риска требует наличия в данных зонах уязвимых растений-хозяев.

7.4. Заключение по главе 7

Высокая прогностическая сила метода MaxEnt подтверждена для инвазионных стволовых вредителей. Построенные модели служат надежной основой для выделения зон фитосанитарного риска в Голарктике.

Происхождение инвазионного вида определяет набор ключевых климатических ограничений. Виды бореально-восточноазиатского происхождения (*P. proximus*) более лимитированы параметрами вегетационного периода, в то время как виды европейского происхождения (*I. amitinus*) при проникновении в континентальные регионы сталкиваются прежде всего с барьером зимних температур.

Происхождение инвазионного вида определяет его адаптационную способность к условиям нового региона. На примере *I. amitinus* показано, что инвазионная популяция демонстрирует иной комплекс климатических предпочтений, нежели популяции нативного ареала в Центральной Европе. Наиболее убедительное объяснение этого феномена – инвазия специфического, преадаптированного к бореальным условиям гаплотипа. Это принципиально меняет подход к прогнозированию: угрозу представляет не абстрактный «вид», а его конкретный генетический вариант.

Модели, построенные исключительно на данных из исторического (например, альпийского) нативного ареала, в случае с *I. amitinus* дают недостоверные прогнозы, что доказывает необходимость обязательной

интеграции данных из вторичного ареала и учета внутривидовой генетической структуры.

Климатические лимиты имеют четкое физиологическое обоснование. Данные по биохимической стрессоустойчивости (активности щелочной фосфатазы) предоставляют физиологическое объяснение выявленным различиям в климатических нишах, показывая, что *I. amitinus* обладает преадаптивной толерантностью, а *P. proximus* – компенсаторной стресс-реактивностью.

Полученные карты биоклиматической пригодности и выявленные стратегии формируют научную основу для разработки систем таргетированного мониторинга и превентивных мер. Для *P. proximus* приоритетом является мониторинг пихтарников в зонах климатического стресса; для *I. amitinus* – постоянный надзор за насаждениями кедра сибирского по всей южной тайге, особенно вблизи транспортных коридоров.

Происхождение инвазионного вида определяет не только набор ключевых климатических ограничений (раздел 7.3), но и эволюционно-консервативную трофическую стратегию. Таким образом, для всесторонней оценки инвазионного риска и построения реалистичных сценариев необходима триадная интеграция данных: 1) филогенетические и трофические предпочтения, 2) биоклиматическое моделирование; 3) эмпирические наблюдения на «дозорных растениях» определяющих не только взаимоотношения потенциального вида растения с фитофагом, но и выявлять компоненты связанного с ним микроценоза, к которым может быть восприимчива древесная порода. Реализованный в работе подход демонстрирует эффективность такого синтеза.

Настоящая глава демонстрирует, что биоклиматическое моделирование, подкрепленное данными экспериментальной экологии и физиологии, является незаменимым инструментом для прогнозирования развития инвазионных процессов, инициируемых комплексными микроценозами стволовых вредителей. Результаты работы закладывают фундамент для современной,

научно обоснованной парадигмы лесного карантина и защиты лесов, основанной на проактивном управлении рисками.

Результаты, полученные в настоящей главе, создают основу для нового исследовательского направления – изучения генетически детерминированных факторов агрессивности инвазионных популяций стволовых вредителей. Ключевой задачей здесь является проверка гипотезы о прямой связи инвазионного гаплотипа *I. amitinus* с его уникальной экологической стратегией в Сибири путем:

- детального биоклиматического моделирования, специфичного для различных гаплогрупп;
- сравнительного анализа демографических и физиологических параметров европейских и сибирских популяций.

Реализация этой задачи, начатая в рамках данного диссертационного исследования, станет основой для кандидатской диссертации Н.А. Смирнова и позволит перейти от описания инвазионных паттернов к пониманию их эволюционно-генетических механизмов.

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 и союзного короеда изучены закономерности их расселения, механизмы коммуникации, структура и функционирование связанных с ними сообществ организмов, а также глубина трансформации аборигенных лесных экосистем. Применение междисциплинарного подхода, интегрирующего молекулярно-генетические, микробиологические, биоакустические, эколого-поведенческие методы и биоклиматическое моделирование, позволило перейти от описания инвазий отдельных видов к пониманию их как каскадных экологических событий, инициируемых сложными биотическими комплексами.

Ревизия инвазионных статусов, биологии и путей расселения модельных видов подтвердила ключевую роль антропогенного фактора. Установлено, что оба вида проникли в лесные экосистемы Сибири по транспортному коридору Транссибирской магистрали с неокоренной древесиной, что определило пространственную структуру первичных очагов. Исследование выявило высокую трофическую пластичность инвайдеров, успешно переключившихся в новых условиях на массовые виды хвойных, родственные их исходным растениям-хозяевам: *P. proximus* – с пихты цельнолистной на пихту сибирскую, *I. amitinus* – с ели европейской на кедр сибирский.

Центральным теоретическим и практическим достижением работы является разработка и эмпирическое обоснование концепции «инвазии микроценоза». Доказано, что единицей вселения выступает не отдельный вид короеда, а устойчивое, коадаптированное сообщество симбионтов (микроценоз), где жук-дендрофаг выполняет роль вида-эдификатора и основного вектора переноса. С помощью метагеномного анализа впервые детально охарактеризованы структура и состав этих микроценозов. Выявлено

консервативное ядро, сформированное облигатными симбионтами из первичного ареала, и динамичная периферия, интегрирующая местные виды (энтомопатогены, паразитоиды, клещи-симбионты). Установлено, что снижение таксономического разнообразия ядра во вторичном ареале (эффект «бутылочного горлышка») компенсируется способностью микроценоза к быстрому включению аборигенных видов, что определяет его высокую инвазионную пластичность.

Исследование комплексных систем коммуникации короедов (феромонной и акустической) выявило их ключевую роль не только в координации массового заселения деревьев, но и в поддержании целостности микроценозов. Впервые для жесткокрылых детально описана многофункциональная акустическая система *P. proximus* и доказано ее значение как экологического фактора, регулирующего плотность поселения и социальное поведение. Показано, что семиохимические и виброакустические сигналы короедов служат ориентирами для их естественных врагов.

На примере трансформации консорций пихты сибирской и кедра сибирского раскрыт экологический механизм воздействия инвазии на уровень экосистемы. Применение концепции скользящей устойчивости показало, что чужеродные виды занимают ранее свободную или слабо занятую нишу аборигенного вида на ранних стадиях ослабления дерева. Их ключевым адаптивным преимуществом («новым оружием») выступает симбиоз со специализированными фитопатогенными грибами, ослабляющими защиту растения-хозяина. Это приводит к каскадной перестройке всей сукцессионной системы консорции: от вытеснения аборигенных дендрофагов и упрощения структуры (в случае с *P. proximus*) до формирования новой сукцессионной траектории с активизацией местных видов-ксилофагов следующих стадий ослабления растения-хозяина (в случае с *I. amitinus*).

Разработанный интегрированный подход к прогнозированию, сочетающий биоклиматическое моделирование (MaxEnt), оценку трофической пластичности («дозорные растения») и физиологические методы, показал

свою высокую прогностическую способность. Карты потенциального распространения и выявленные климатические лимиты (*P. proximus* лимитирован стрессом вегетационного периода, *I. amitinus* – зимними температурами) формируют научную основу для системы превентивного фитосанитарного мониторинга в зонах повышенного риска.

Выполненные исследования не только раскрыли закономерности инвазий микроценозов модельных видов-дендрофагов, но и позволили внести вклад в инвентаризацию биоразнообразия жесткокрылых Северной Азии. В ходе полевых работ на Дальнем Востоке был обнаружен и описан новый для науки вид короеда – *Dryocoetius krivetsae* Kerchev, Mandelshtam, Bykov et Ilinsky, 2023, что стало первым указанием этого тропического рода в фауне России и самым северным его местонахождением в мире (Kerchev et al., 2023). Вид назван в честь к.б.н. С.А. Кривец, учителя и наставника автора. Эта находка символизирует неразрывную связь фундаментальной фаунистики и современных исследований инвазионных процессов.

Таким образом, диссертационное исследование вносит существенный вклад в развитие теории биологических инвазий, расширяя её рамки за счёт включения концепции инвазионного микроценоза как единицы вселения. Практическая значимость работы заключается в создании научного фундамента для перехода от реактивных мер борьбы к проактивной системе управления рисками, основанной на прогнозировании, раннем обнаружении и понимании комплексной природы угрозы, исходящей 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 варибельную 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.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ASV – варианты ампликонных последовательностей (англ. Amplicon Sequence Variant)

AUC – площадь под ROC-кривой (Area Under the Curve)

BGRS – биоинформатика геномной регуляции и структуры (англ. Bioinformatics of Genome Regulation and Structure)

BLAST – инструмент поиска локального выравнивания (англ. Basic Local Alignment Search Tool)

COI – субъединица I цитохром-с-оксидазы (митохондриальный ген)

EF-1 α – фактор элонгации 1-альфа (ген)

GC–MS – газовая хроматография с масс-спектрометрией

ITS / ITS2 – внутренний транскрибируемый спейсер / второй внутренний транскрибируемый спейсер (рибосомальной ДНК)

MLST – мультилокусное типирование (англ. Multilocus sequence typing)

NCBI – Национальный центр биотехнологической информации (США) (англ. National Center for Biotechnology Information)

NGS – секвенирование нового поколения (англ. Next Generation Sequencing)

OTU – оперативная таксономическая единица (англ. Operational Taxonomic Unit)

PCoA – анализ главных координат (англ. Principal Coordinate Analysis)

PERMANOVA – пермутационный многомерный дисперсионный анализ

ROC – рабочая характеристика приёмника (англ. Receiver Operating Characteristic)

SD – стандартное отклонение (англ. Standard Deviation)

SE – стандартная ошибка среднего (англ. Standard Error)

SPME – твердофазная микроэкстракция (англ. Solid Phase Microextraction)

БПЛА – беспилотный летательный аппарат

ЕАЭС – Евразийский экономический союз

ЕОКЗР / ЕРРО – Европейская и Средиземноморская организация по карантину и защите растений

ООПТ – особо охраняемая природная территория

ППП – постоянная пробная площадь

СЭМ – сканирующая электронная микроскопия

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акулов Е. Н. О новых находках короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) на юге Красноярского края и в Республике Хакасия / Е. Н. Акулов, М. Ю. Мандельштам // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых : материалы Всероссийской конференции с международным участием, Красноярск, 2012 г. – Красноярск : ИЛ СО РАН, 2012. – С. 123–128.
2. Астраханцева Н. В. Анатомические особенности коры как фактор устойчивости видов пихт к заселению уссурийским полиграфом / Н. В. Астраханцева, Л. Г. Серая, Н. В. Пашенова (и др.) // Сибирский лесной журнал. – 2023. – № 5. – С. 43–59.
3. Балданова Л. П. Лесопатологическое состояние лесов Байкальской природной территории / Л. П. Балданова, А. Ю. Титов // Отходы и ресурсы. – 2023. – Т. 10, № 3. – URL: <https://resources.today/PDF/04ECOR323.pdf> (дата обращения: 01.11.2023).
4. Баранчиков Ю. Н. Динамика отмирания пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа / Ю. Н. Баранчиков, Д. А. Демидко, А. В. Лаптев, В. М. Петько // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2014. – № 6. – С. 132–138.
5. Баранчиков Ю. Н. Козволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых / Ю. Н. Баранчиков // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – № 192. – С. 30–39.
6. Баранчиков Ю. Н. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири / Ю. Н. Баранчиков, С. А. Кривец // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан : Изд-во ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2010. – Вып. 14, т. 1. – С. 50–52.

7. Баранчиков Ю. Н. Республика Хакасия, далее везде: уссурийский полиграф найден в очередном регионе Сибири / Ю. Н. Баранчиков, Д. А. Демидко, Н. С. Бабичев, В. М. Петько // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России : материалы международной конференции, Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2013 г. / под редакцией А. В. Селиховкина, Д. Л. Мусолина. – Санкт-Петербург : СПбГЛТУ, 2013. – С. 10.
8. Баранчиков Ю. Н. Самцы инвазийного короеда *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) как источник агрегационного феромона: результат полевого эксперимента / Ю. Н. Баранчиков, Д. А. Демидко, А. А. Ефременко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2023. – № 244. – С. 200–212. – DOI 10.21266/2079-4304.2023.244.200-212.
9. Баранчиков Ю. Н. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири / Ю. Н. Баранчиков, В. М. Петько, С. А. Астапенко (и др.) // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2011. – № 4 (80). – С. 78–81.
10. Баранчиков Ю. Н. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Предуралье: где, откуда и когда / Ю. Н. Баранчиков, А. А. Ефременко, Д. А. Демидко, В. В. Титова // XI Чтения памяти О. А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах : материалы Всероссийской конференции с международным участием, Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. / под редакцией Д. Л. Мусолина, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкина. – Санкт-Петербург : СПбГЛТУ, 2020. – С. 74–75.
11. Бех И. А. Сосна кедровая сибирская (Сибирское чудо-дерево) : учебное пособие / И. А. Бех, А. М. Данченко, И. В. Кибиш. – Томск : Томский государственный университет, 2004. – 160 с.
12. Бисирова Э. М. Оценка состояния кедра сибирского *Pinus sibirica* в очагах массового размножения союзного короеда *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) – нового инвазионного вредителя в Сибири / Э. М.

Бисирова, И. А. Керчев // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева) : материалы Всероссийской конференции с международным участием, Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. / под редакцией Д. Л. Мусолина, Н. И. Кириченко и А. В. Селиховкина. – Санкт-Петербург : Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С. М. Кирова, 2020. – С. 82–83.

13. Бисирова Э. М. Распространение и популяционные характеристики уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* на севере Томской области / Э. М. Бисирова, С. А. Кривец, П. Н. Черногринов // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2023. – Вып. 244. – С. 6–25. – DOI 10.21266/2079-4304.2023.244.6-25.

14. Богданова Д. А. Стволовые вредители порубочных остатков хвойных пород и их естественные враги в лесах Среднего Приобья // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – М., 1971. – Вып. 3. – С. 10–12.

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

16. Быков Б. А. Биоценоз как ценоэкосистема / Б. А. Быков // Экология. – 1970. – № 3. – С. 3–16.

17. Быстров С. О. Инвазия уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford в темнохвойную тайгу Южного Прибайкалья (хребет Хамар-Дабан) / С. О. Быстров, Т. И. Морозова, В. И. Воронин, В. А. Осколков // Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски : материалы Всероссийской конференции с международным участием, Красноярск, 26–31 августа 2019 г. – Красноярск : Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2019. – С. 70–72.

18. В Республике Татарстан отменён карантинный фитосанитарный режим по уссурийскому полиграфу // Федеральная служба по ветеринарному

и фитосанитарному надзору : официальный сайт. – 29.09.2022. – URL: <https://fsvps.gov.ru/ru/fsvps/news/213571.html> (дата обращения: 22.10.2023).

19. Волкова Е. С. Опыт картографирования инвазий чужеродных насекомых-вредителей леса в Западной Сибири средствами ГИС / Е. С. Волкова, И. А. Керчев, С. А. Кривец, М. А. Мельник // География и природные ресурсы. – 2023. – Т. 44, № S5. – С. 146–153. – DOI 10.15372/GIPR20230518.

20. Гниненко Ю. И. Уссурийский полиграф в России / Ю. И. Гниненко, М. С. Клюкин // Защита и карантин растений. – 2011. – № 11. – С. 32–33.

21. Дажо Р. Основы экологии / Р. Дажо; пер. с фр. В. И. Назарова; ред. проф. В. В. Алпатова. – М. : Прогресс, 1975. – 415 с.

22. Дедюхин С. В. Обнаружение уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford, 1894) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Удмуртии / С. В. Дедюхин, В. В. Титова // Российский журнал биологических инвазий. – 2021. – № 2. – С. 32–39. – DOI 10.35885/1996-1499-2021-14-2-32-39.

23. Демидко Д. А. Датировка инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на территорию Томской области / Д. А. Демидко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – Вып. 207. – С. 225–234.

24. Дюкарев А. Г. Почвенно-географическое районирование Томской области / А. Г. Дюкарев, Н. Н. Пологова // Почвоведение. – 2002. – № 3. – С. 282–294.

25. Дюкарев А. Г. Природно-ресурсное районирование Томской области / А. Г. Дюкарев, Н. Н. Пологова, Е. Д. Лапшина (и др.) // Экология регионального природопользования : препринт 2. – Томск : Изд-во "Спектр" ИОА СО РАН, 1997. – 40 с.

26. Ефременко А. А. Очаги уссурийского полиграфа на побережье Байкала / А. А. Ефременко, Д. А. Демидко // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий : материалы докладов научной конференции,

Абакан, 2019 г. – Абакан : Изд-во Хакасского государственного университета им. Н. Ф. Катанова, 2019. – Вып. 23, т. 1. – С. 41–42.

27. Жантиев Р. Д. Эволюция акустических систем связи насекомых / Р. Д. Жантиев, О. С. Корсуновская // Современные проблемы биологической эволюции : материалы II Международной конференции, 11-14 марта 2014, Москва. – 2014. – С. 302–305.

28. Жемчужников М. К. Изменение параметров призывного сигнала сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. в процессе индивидуального развития / М. К. Жемчужников, А. Н. Князев // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2015. – Т. 51, № 4. – С. 307–310.

29. Ижевский С. С. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации / С. С. Ижевский, Н. Б. Никитский, О. Г. Волков, М. М. Долгин. – Тула : Гриф и К, 2005. – 220 с.

30. Исаев А. С. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов (на примере лиственницы сибирской) / А. С. Исаев, Г. И. Гирс. – Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1975. – 216 с.

31. Исаев А. С. Черный пихтовый усач / А. С. Исаев, А. С. Рожков, В. В. Киселев. – Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1988. – 272 с.

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

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

34. Керчев И. А. Анализ популяционных характеристик союзного короеда *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в районах инвазии в Западной Сибири / И. А. Керчев, С. А. Кривец, Н. А. Смирнов //

Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева) : материалы докладов. – 2020. – С. 170–171.

35. Керчев И. А. Видовое разнообразие насекомых-ксилофагов в южно-таежных темнохвойно-кедровых лесах Томской области / И. А. Керчев // Всероссийская молодежная школа-семинар с международным участием “Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных”. – Томск, 24–27 октября 2011 г. – Томск: ТГУ, 2011. – С. 61–65.

36. Керчев И. А. Возможности ГИС для изучения процессов распространения уссурийского полиграфа в пихтовых лесах Сибири / И. А. Керчев, Е. С. Волкова, М. А. Мельник // Вестник СГУГиТ (Сибирского государственного университета геосистем и технологий). – 2021. – Т. 26, № 4. – С. 44–54. – DOI 10.33764/2411-1759-2021-26-4-44-54.

37. Керчев И. А. Климатические экстремумы и формирование очагов массового размножения уссурийского полиграфа в Западной Сибири / И. А. Керчев, С. А. Кривец, С. В. Логинов, Е. В. Харюткина // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны–3 : материалы Международной научной конференции, Ереван, 27–29 сентября 2017 г. – Ереван : ТАСК, 2017. – С. 118–122.

38. Керчев И. А. Морфология стридуляционного аппарата дальневосточных короедов *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 и *P. jezoensis* Niisima, 1909 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) / И. А. Керчев // Энтомологическое обозрение. – 2015. – Т. 94, № 4. – С. 818–825.

39. Керчев И. А. Ольфактометрические доказательства продукции агрегационного феромона самками уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) / И. А. Керчев, М. С. Поушева // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, № 7. – С. 821–825.

40. Керчев И. А. Оценка лётной активности уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) в

темнохвойных насаждениях с использованием БПЛА-технологий / И. А. Керчев // X Чтения памяти О. А. Катаева : материалы Междунар. конф., Санкт-Петербург, 22–25 окт. 2018 г. / под ред. Д. Л. Мусолина, А. В. Селиховкина. – Санкт-Петербург : СПбГЛТУ, 2018. – Т. 1. – С. 45.

41. Керчев И. А. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Нуроскреales) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. / И. А. Керчев, В. Ю. Крюков, О. Н. Ярославцева, В. В. Глухов // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – Т. 9, № 4. – С. 41–50. – URL: https://www.sevin.ru/invasjour/issues/2016_4/Kerchev_4_16.pdf (дата обращения: 16.02.2026).

42. Керчев И. А. Первый опыт использования беспилотных летательных аппаратов для мониторинга состояния пихтовых лесов в зоне инвазии уссурийского полиграфа в Томской области / И. А. Керчев // Двенадцатое Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу : тезисы докладов российской конференции, Томск, 17–20 октября 2017 г. / под ред. М. В. Кабанова. – Томск : Офсет центр, 2017. – С. 134–135.

43. Керчев И. А. Распространение союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) в Западной Сибири / И. А. Керчев, С. А. Кривец, Э. М. Бисирова, Н. А. Смирнов // Российский журнал биологических инвазий. – 2021. – Т. 14, № 4. – С. 77–84. – DOI 10.35885/1996-1499-2021-14-4-77-84.

44. Керчев И. А. Результаты отлова насекомых в феромонные ловушки в очагах массового размножения союзного короеда в Западной Сибири / И. А. Керчев, С. А. Кривец, Н. А. Смирнов, А. В. Удалой // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике : материалы Четвертой Всероссийской конференции с международным участием (Москва, 07–11 апреля 2025 г.). – Москва – Красноярск, 2025. – С. 80–81.

45. Керчев И. А. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – новый чужеродный вид в Западной

Сибири / И. А. Керчев, М. Ю. Мандельштам, С. А. Кривец, Ю. Ю. Илинский // Энтомологическое обозрение. – 2019. – Т. 98, № 3. – С. 592–599.

46. Керчев И. А. Союзный короед *Ips amitinus* Eichh., 1872 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) и связанные с ним грибы, повреждающие сосну сибирскую в Томской области / И. А. Керчев, Н. В. Пашенова // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г. : тезисы докладов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2022. – С. 130.

47. Керчев И. А. Феромон инвазийных популяций короеда *Ips amitinus* (Eichhoff) в России пока не найден / И. А. Керчев, Н. И. Кириченко, Ю. Н. Баранчиков // Сибирский лесной журнал. – 2024. – № 6. – С. 3–9. – DOI 10.15372/SJFS20240601.

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

49. Керчев И. А. Экология уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западносибирском регионе инвазии : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Керчев Иван Андреевич. – Томск, 2013. – 170 с.

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

51. Керчев, И. А. Оценка потенциала распространения *Ips amitinus* Eichhoff в Северной Евразии на основе биоклиматического моделирования в Maxent / И. А. Керчев, Н. А. Смирнов // XVI Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу : материалы докладов Всероссийской конференции с

международным участием, Томск, 16–20 сентября 2025 г. – Томск : ИМКЭС СО РАН, 2025. – С. 118–121.

52. Керчев, И. А. Оценка потенциала распространения и формирования очагов *Polygraphus proximus* Blandf. в Северной Евразии на основе биоклиматического моделирования в Maxent / И. А. Керчев // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы XII Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессоров Н. И. Федорова и В. И. Шубина, Минск, 13–17 октября 2025 г. – Минск : БГТУ, 2025. – С. 106–109.

53. Киселева Е. Ф. Вредители кедр Томской области и меры борьбы с ними / Е. Ф. Киселева // Ученые записки Томского университета. – 1951. – Т. 15. – С. 85–100.

54. Киселева Е. Ф. Заметка о короедах окрестностей г. Томска / Е. Ф. Киселева // Известия Томского университета. – 1928. – Т. 79, № 4. – С. 243–246.

55. Киселева Е. Ф. Короеды Томской области / Е. Ф. Киселева // Труды Томского государственного университета. – 1946. – Т. 97. – С. 123–136.

56. Киселева Е. Ф. Обзор вредных насекомых Томской области и меры борьбы с ними / Е. Ф. Киселева // Труды Томского государственного университета. – 1952. – Т. 118. – С. 47–60.

57. Климат России (Электронный ресурс) / Гидрометеорологический научно-исследовательский центр Российской Федерации. – Электрон. дан. – (Б. м.), 20XX . – URL: <https://meteoinfo.ru/climate-climat> (дата обращения: 27.01.2026).

58. Кобзарь В. Ф. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 в пихтарниках экопарка «Озера на Снежной» (Иркутская область) / В. Ф. Кобзарь, Н. И. Колесова, А. А. Петрик // Фитосанитария. Карантин растений. – 2023. – № 1. – С. 59–71.

59. Коломиец Н. Г. Вредные насекомые кедровых лесов / Н. Г. Коломиец // Использование и воспроизводство кедровых лесов. – Новосибирск : Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1971. – С. 34–43.
60. Коломиец Н. Г. Итоги изучения вредителей кедра и задачи борьбы с ними / Н. Г. Коломиец // Проблемы кедра : Труды по лесному хозяйству Сибири / ред. Г. В. Крылов. – Новосибирск : Издательство Сибирского отделения АН СССР, 1960. – Вып. 6. – С. 175–183.
61. Коломиец Н. Г. Паразиты и хищники ксилофагов Сибири / Н. Г. Коломиец, Н. Г. Богданова. – Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1980. – 280 с.
62. Костин И. А. Жуки-дендрофаги Казахстана. – Алма-Ата : Изд-во Наука Каз ССР, 1973. – 280 с.
63. Кривец С. А. Заметки по экологии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири / С. А. Кривец // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – № 200. – С. 94–105.
64. Кривец С. А. Насекомые-вредители лесов в Томской области / С. А. Кривец, А. В. Чемоданов // Энтомологические исследования в Сибири. – Красноярск : Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005. – Т. 4. – С. 98–118.
65. Кривец С. А. Обзор современного вторичного ареала Уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) на территории Российской Федерации / С. А. Кривец, И. А. Керчев, Э. М. Бисирова (и др.) // Российский журнал биологических инвазий. – 2024. – Т. 17, № 1. – С. 49–69. – DOI 10.35885/1996-1499-17-1-49-69.
66. Кривец С. А. Оценка состояния припоселковых кедровников Томской области / С. А. Кривец, Н. В. Хоничев, А. В. Чемоданов // Гео-Сибирь. – 2007. – Т. 2, № 2. – С. 224–228.
67. Кривец С. А. Популяционные характеристики и влияние уссурийского полиграфа на состояние пихтовых лесов Северо-Восточного

Алтая / С. А. Кривец, Э. М. Бисирова, И. А. Керчев (и др.) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – Вып. 207. – С. 37–48.

68. Кривец С. А. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири / С. А. Кривец, И. А. Керчев, Э. М. Бисирова (и др.) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – № 211. – С. 33–45.

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

70. Кривец С. А. Состояние популяции уссурийского полиграфа и его роль в лесах северо-восточной части заповедника «Кузнецкий Алатау» (Кемеровская область) / С. А. Кривец, Э. М. Бисирова, И. А. Керчев (и др.) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – Вып. 228. – С. 7–28.

71. 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 (и др.). – Томск : Умиум, 2018. – 74 с.

72. Кривец С. А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области / С. А. Кривец, И. А. Керчев // ГЕО-Сибирь-2011 : материалы VII международного научного конгресса (Новосибирск, 19–29 апреля 2011 г.) : международная научная конференция «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью». – Новосибирск : СГГА, 2011. – Ч. 2, т. 3. – С. 211–215.

73. Кривец С. А. Эколого-фаунистический обзор стволовых жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) - дендрофагов хвойных лесов Прикетья (Томская область) / С. А. Кривец, С. В. Высотина // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2011. – № 3(15). – С. 111–126.

74. Криволицкая Г. О. Короеды острова Сахалина. – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. – 196 с.
75. Криволицкая Г. О. Отряд Coleoptera – жесткокрылые, или жуки / Г. О. Криволицкая // Энтомофауна Курильских островов. – Л. : Наука, 1973. – С. 56–143.
76. Криволицкая Г. О. Сем. Scolytidae – короеды / Г. О. Криволицкая // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. III. Жесткокрылые, или жуки / под общ. ред. П. А. Лера. – Владивосток : Дальнаука, 1996. – С. 312–373.
77. Криволицкая Г. О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных сибирским шелкопрядом. – М.; Л. : Наука, 1965. – 129 с.
78. Кривошеина М. Г. Двукрылые насекомые (Diptera)-спутники уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*, Coleoptera, Curculionidae) на территории Сибири и Дальнего Востока России / М. Г. Кривошеина, Н. П. Кривошеина, И. А. Керчев // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 1. – С. 23–31.
79. Крыжановский О. Л. Определительная таблица семейств / О. Л. Крыжановский // Определитель насекомых Европейской части СССР в пяти томах. Т. II. Жесткокрылые и Веерокрылые. – М.; Л. : Наука, 1965. – С. 15–23.
80. Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – 237 с.
81. Куренцов А. И. Вредные насекомые хвойных пород Приморского края. – Владивосток : (б. и.), 1950. – 256 с.
82. Куренцов А. И. Короеды Дальнего Востока СССР. – М.; Л. : Издательство Академии наук СССР, 1941. – 234 с.
83. Максимова И. А. Структура сообществ дрожжевых грибов в лесных биогеоценозах / И. А. Максимова, И. Ю. Чернов // Микробиология. – 2004. – Т. 73, № 4. – С. 558–566.

84. Мамаев Б. М. Биология насекомых – разрушителей древесины // Итоги науки и техники. Энтомология. – М. : ВИНТИ, 1977. – Т. 3. – 213 с.
85. Мамаев Б. М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока. – М. : Агропромиздат, 1985. – 208 с.
86. Мандельштам М. Ю. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области / М. Ю. Мандельштам, Б. Г. Поповичев // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, № 3. – С. 599–618.
87. Мандельштам М. Ю. Комментированный перечень короедов (Scolytidae) фауны России / М. Ю. Мандельштам // Зоологический институт РАН : (сайт). – Санкт-Петербург, 2013. – URL: <https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/slrulist.htm> (дата обращения: 10.04.2024).
88. Мандельштам М. Ю. Короеды (Coleoptera, Scolytinae) России : электронный справочник / М. Ю. Мандельштам. – Электрон. дан. – СПб. : Зоологический институт РАН, 2001. – URL: <https://www.zin.ru/animalia/Coleoptera/rus/incosl.htm> (дата обращения: 11.07.2025).
89. Мандельштам М. Ю. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны / М. Ю. Мандельштам, А. В. Селиховкин // Энтомологическое обозрение. – 2020. – Т. 99, № 3. – С. 631–665. – DOI 10.31857/S0367144520030091.
90. Мандельштам М. Ю. Продолжающееся расширение ареала короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) на северо-западе и севере России / М. Ю. Мандельштам, Д. Л. Мусолин // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике / ред. Ю. Н. Баранчиков. – Красноярск : Институт леса СО РАН, 2016. – С. 129–130.
91. Мандельштам М. Ю. Расширение ареала союзного короеда *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в северной Европе и Западной Сибири / М. Ю. Мандельштам, Д. Л. Мусолин, Б. Окланд (и др.) //

Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева) : материалы Всероссийской конференции с международным участием, Санкт-Петербург, 23–27 ноября 2020 г. – СПб. : СПбГЛТУ, 2020. – С. 208–209.

92. Методы мониторинга вредителей и болезней леса / под общ. ред. В. К. Тузова. – М. : ВНИИЛМ, 2004. – 200 с.

93. Мозолевская Е. Г. Видовой состав ксилофагов Мурманской области / Е. Г. Мозолевская, Т. В. Шарапа // Энтомологическое обозрение. – 1996. – Т. 75, № 3. – С. 558–566.

94. Никитский Н. Б. Насекомые – хищники короедов и их экология. – М. : Наука, 1980. – 232 с.

95. Николайкин Н. И. Экология : учебник / Н. И. Николайкин, Н. Е. Николайкина, О. П. Мелехова. – 5-е изд., испр. и доп. – М. : Дрофа, 2006. – 640 с.

96. Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Томской области. – 2020. – 191 с.

97. Огарков Б. Н. Энтомопатогенные грибы Восточной Сибири / Б. Н. Огарков, Г. Р. Огаркова. – Иркутск : Изд-во Иркутского ун-та, 2000. – 132 с.

98. Орлова-Беньковская М. Я. Можно ли отличить чужеродные виды жесткокрылых (Coleoptera) от местных? / М. Я. Орлова-Беньковская // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, № 2. – С. 343–361.

99. Пашенова Н. В. Агрессивные офиостомовые грибы из ходов полиграфа уссурийского / Н. В. Пашенова, Ю. Н. Баранчиков, В. М. Петько // Защита и карантин растений. – 2011. – № 6. – С. 31–33.

100. Пашенова Н. В. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России / Н. В. Пашенова, А. А. Ефременко, Ю. Н. Баранчиков (и др.) // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – Т. 10, № 4. – С. 80–95.

101. Пашенова Н. В. Офиостомовые грибы, переносимые союзным короедом в Томской области / Н. В. Пашенова, М. Р. Кабилов, И. А. Керчев //

Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы XI международной конференции, Петрозаводск, 10–14 октября 2022 г. – Петрозаводск : Карельский научный центр Российской академии наук, 2022. – С. 51–53.

102. Пашенова Н. В. Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири / Н. В. Пашенова, В. М. Петько, И. А. Керчев, Н. С. Бабичев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – № 200. – С. 114–120.

103. Петров А. В. Изменение агрессивности короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), ассоциированных с патогенными микроорганизмами / А. В. Петров, Е. А. Доставалов // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – № 211. – С. 76–91.

104. Полиграф уссурийский – главный фактор повышения пожарной опасности в национальном парке «Красноярские Столбы» // Рослесозащита : (сайт). – 27.04.2022. – URL: <https://krasnoyarsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/poligraf-ussuriyskiy-glavnyy-faktor-povysheniya-pozharnoy-opasnosti-v-natsionalnom-parke-krasnoyarsk> (дата обращения: 10.10.2023).

105. Полиграф уссурийский продолжает распространение в Красноярском крае // Центр защиты леса Красноярского края : официальный сайт. – 25.11.2022. – URL: <https://krasnoyarsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/poligraf-ussuriyskiy-prodolzhaet-rasprostranenie-v-krasnoyarskom-krae> (дата обращения: 22.10.2023).

106. Поушева М. С. Влияние агрегации семей на популяционные показатели уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. / М. С. Поушева, И. А. Керчев // Старт в науку : материалы LXIV науч. студ. конф. Биол. ин-та, Томск, 20–27 апр. 2015 г. – Томск, 2015. – С. 37–38.

107. Ралдугин В. А. Тритерпеноиды пихты и высокоэффективный регулятор роста растений на их основе / В. А. Ралдугин // Российский химический журнал. – 2004. – Т. 48, № 3. – С. 84–88.

108. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной ботаники / Л. Г. Раменский // Ботанический журнал. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181–201.

109. Рысин Л. П. Хвойные леса России / Л. П. Рысин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1-4. – С. 1106–1109.

110. Рысс А. Ю. Самые простые методы обнаружения стволовых нематод и их лабораторного культивирования / А. Ю. Рысс // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – Вып. 211. – С. 287–295.

111. Рысс А. Ю. Связь стволовых нематод с энтомохорными грибами в мониторинге биобезопасности / А. Ю. Рысс, И. А. Казарцев, И. А. Керчев (и др.) // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы XII Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессоров Николая Ильича Федорова и Владимира Ивановича Шубина, Минск, 13–17 октября 2025 го. – Минск : Белорусский государственный технологический университет, 2025. – С. 188–190.

112. Секретенко О. П. Как короед выбирает место для гнезда на стволе пихты: анализ размещения входных отверстий методами случайных точечных полей / О. П. Секретенко, Ю. Н. Баранчиков, Д. А. Демидко (и др.) // Математическое моделирование в экологии : материалы Пятой Нац. науч. конф. с междунар. участием, Пущино, 16–20 окт. 2017 г. – Пущино : ФГБУН ИФХиБПП РАН, 2017. – С. 192–193.

113. Серая Л. Г. Инвазийные организмы в коллекциях древесных растений ГБС РАН / Л. Г. Серая, Л. Н. Мухина, О. А. Каштанова, Ю. Н. Баранчиков // Защита лесов от вредителей и болезней: научные основы, методы и технологии : материалы Всерос. науч. конф. с международным участием, Иркутск, 2015. – С. 56–60.

114. Серая Л. Г. Повреждаемость видов рода *Abies* Mill. в коллекции Главного ботанического сада РАН уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Bland. и его грибными ассоциантами / Л. Г. Серая, Н. В. Пашенова,

Л. Н. Мухина (и др.) // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика : материалы Всерос. науч. конф. с международным участием. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2014. – С. 652–655.

115. Скороходов С. Н. Спасти припоселковые кедровники / С. Н. Скороходов // Яшкинский вестник. – 2017. – № 37 (8564). – 13 сентября. – С. 45.

116. Старк В. Н. К фауне короедов Брянской губ. / В. Н. Старк // Защита растений. – 1926. – Т. 3. – С. 330–339.

117. Старк В. Н. Руководство к учету повреждений леса / В. Н. Старк. – Изд. 2-е. – М.; Л. : Сельхозгиз, 1932. – 358 с.

118. Старк В. Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. Короеды. – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. – 462 с.

119. Строганова В. К. Рогохвосты Сибири. – Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1968. – 147 с.

120. Тараскин Е. Г. Роль и современное состояние уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Bland.) в лесах Кемеровской области / Е. Г. Тараскин // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2013. – № 6 (98). – С. 102–105.

121. Уссурийский полиграф в лесах Сибири: распространение, биология, экология, выявление и обследование повреждённых насаждений: Методическое пособие / Отв. ред. С. А. Кривец, Ю. Н. Баранчиков. – Томск; Красноярск: УМИУМ, 2015. – 48 с.

122. Фалалеев Э. Н. Пихта. – М. : Лесная промышленность, 1982. – 86 с.

123. ФГБУ "ВНИИКР". О результатах 5-летних исследований, проводимых в рамках научно-практической деятельности ФГБУ "ВНИИКР". 25.04.2017. – URL: <https://vniikr.ru/main/events/o-resuktatax-5-ti-letnix-issledovaniy-provodimyix-v-ramkax-nauchno-practicheskoy-deyatelnosti-fgbu-vniikr> (дата обращения: 15.09.2021).

124. Фенноскандия (Электронный ресурс) // Экосистема: Экологический центр. – URL: <https://ecosystema.ru/08nature/world/geoworld/05-8-2-1.htm> (дата обращения: 23.02.2026).

125. Хаустов А. А. Parasitoid mites (Acari: Heterostigmata) of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) of Western Siberia / А. А. Хаустов, А. В. Толстиков, С. Г. Ермилов // Third International Persian Congress of Acarology, Abstract book of the third International Persian Congress of Acarology, 23–25 AUGUST 2017, Tehran, IRAN. – Tehran, 2017. – P. 23–24.

126. Хаустов А. А. Новый и малоизвестный виды клещей рода *Heterotarsonemus* (Acarina, Heterostigmata, Tarsonemidae) из Крыма / А. А. Хаустов // Вестник зоологии. – 2001. – Т. 35, № 1. – С. 79–82.

127. Черепанов А. И. Проволочники Западной Сибири (определитель). – М. : Наука, 1965. – 193 с.

128. Черепанов А. И. Усачи Северной Азии (Cerambycinae: Clytini, Stenaspini). – Новосибирск : Наука, 1982. – 259 с.

129. Чилахсаева Е. А. Паразитоиды союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) и сопутствующих ему ксилофагов в формирующемся инвазионном ареале / Е. А. Чилахсаева, Ю. И. Гниненко, Е. В. Целих // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2024. – Т. 129, № 1. – С. 24–30. – DOI 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-1-24-30.

130. Чилахсаева Е. А. Первая находка *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области / Е. А. Чилахсаева // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2008. – Т. 113, вып. 6. – С. 39–42.

131. Щербаков А. Н. К фауне жесткокрылых насекомых заповедника «Пасвик» (Insecta, Coleoptera) / А. Н. Щербаков, Н. Б. Никитский, А. В. Полевой, А. Э. Хумала // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2013. – № 6 (98). – С. 16–21.

132. Яковлев Е. Б. Материалы по фауне ксилофагов Карелии / Е. Б. Яковлев, В. В. Шорохов, В. Н. Горбунова // Фауна и экология членистоногих Карелии / ред. Е. Б. Яковлев, С. Д. Узенбаев. – Петрозаводск : Лесной институт, 1986. – С. 40–43.
133. Яновский В. М. Аннотированный список короедов (Coleoptera, Scolytidae) Северной Азии / В. М. Яновский // Энтомологическое обозрение. – 1999. – Т. 78, вып. 2. – С. 327–360.
134. Adams A. S. Mountain Pine Beetles Colonizing Historical and Naïve Host Trees Are Associated with a Bacterial Community Highly Enriched in Genes Contributing to Terpene Metabolism / A. S. Adams, F. O. Aylward, S. M. Adams (et al.) // Applied and Environmental Microbiology. – 2013. – Vol. 79, № 11. – P. 3468–3475. – DOI 10.1128/AEM.00068-13.
135. Alonso-Zarazaga M. A. A catalogue of family and genus group names in Scolytinae and Platypodinae with nomenclatural remarks (Coleoptera: Curculionidae) / M. A. Alonso-Zarazaga, C. H. C. Lyal // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2258. – P. 1–134.
136. Anderson R. P. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting models / R. P. Anderson, D. Lew, A. T. Peterson // Ecological Modelling. – 2003. – Vol. 162, № 1–2. – P. 211–232.
137. Ando Y. Phylogenetic relationship of Japanese isolates belonging to the *Grosmannia piceiperda* complex (Ophiostomatales) / Y. Ando, H. Masuya, K. Motohashi, R. Linnakoski, Y. Yamaoka // Mycoscience. – 2016. – Vol. 57, № 2. – P. 123–135. – DOI 10.1016/j.myc.2015.12.001.
138. Andrew N. R. Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change / N. R. Andrew, R. A. Hart, M.-P. Jung (et al.) // Journal of Insect Physiology. – 2013. – Vol. 69. – P. 1–9. – DOI 10.1016/j.jinsphys.2014.03.003.

139. Ashida M. The prophenoloxidase activating system in crayfish / M. Ashida, K. Söderhäll // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. – 1984. – Vol. 77, № 1. – P. 21–26.
140. Aukema B. H. Does aggregation benefit bark beetles by diluting predation? Links between a group-colonisation strategy and the absence of emergent multiple predator effects / B. H. Aukema, K. F. Raffa // *Ecological Entomology*. – 2004. – Vol. 29, № 2. – P. 129–138.
141. Avtzis D. *Polygraphus grandiclava* (Coleoptera: Curculionidae) collected from pine and cherry trees: A phylogenetic analysis / D. Avtzis, M. Knížek, K. Hellrigl, C. Stauffer // *European Journal of Entomology*. – 2013. – Vol. 105, № 4. – P. 789–792.
142. Bakke A. Ecological studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature / A. Bakke // *Det Norske Skogforsøksvesen, Vollebekk, Norge*. – 1968. – Vol. 83. – P. 443–602.
143. Balachowsky A. *Faune de France. 50. Coleoptères Scolytides*. – Paris : Lechevalier, 1949. – 320 p.
144. Bałazy S. The fungus *Cephalosporium* (*Acrostalagmus*) *lecanii* Zimm., a pathogen of beetle larvae / S. Bałazy // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 1963. – Vol. 32. – P. 69–80.
145. Baldo L. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis* / L. Baldo, J. C. Dunning Hotopp, K. A. Jolley (et al.) // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2006. – Vol. 72, № 11. – P. 7098–7110. – DOI 10.1128/AEM.00731-06.
146. Baranchikov Yu. Bark beetle *Polygraphus proximus*: a new aggressive Far Eastern invader on *Abies* species in Siberia and European Russia / Yu. Baranchikov, E. Akulov, S. Astapenko // *Proceedings of the 21st USDA Interagency research forum on invasive species, 2009*. – Morgantown : USDA Forest Service, 2010. – P. 12.

147. Barnouin T. Bark beetles and pinhole borers recently or news introduced to France (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae and Platypodinae) / T. Barnouin, F. Soldati, A. Roques (et al.) // *Zootaxa*. – 2020. – Vol. 4877, № 1. – P. 51–74.
148. Barr B. A. Sound Production in Scolytidae (Coleoptera) with Emphasis on the Genus *Ips* / B. A. Barr // *Canadian Entomologist*. – 1969. – Vol. 101, № 6. – P. 636–672. – DOI 10.4039/Ent101636-6.
149. Barras S. J. Antagonism between *Dendroctonus frontalis* and the fungus *Ceratocystis minor* // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1970. – Vol. 63, № 4. – P. 1187–1190. – DOI 10.1093/aesa/63.4.1187.
150. Barson G. Laboratory studies on the fungus *Verticillium leecanii*, a larval pathogen of the large elm bark beetle (*Scolytus scolytus*) / G. Barson // *Annals of Applied Biology*. – 1976. – Vol. 83. – P. 207–214.
151. Bayers J. A. Chemical Ecology of bark beetles in complex olfactory landscape. Chapter 5 / J. A. Bayers // *Bark and wood boring insects on living trees in Europe, a synthesis* / F. Lieutier (et al.) (eds.). – Dordrecht : Springer, 2007. – P. 41–51.
152. Beaver R. A. The invasive Neotropical ambrosia beetle *Euplatypus parallellus* (Fabricius, 1801) in the Oriental region and its pest status (Coleoptera: Curculionidae, Platypodinae) // *Entomologist's Monthly Magazine*. – 2013. – Vol. 149. – P. 143–154.
153. Beckers O. M. Developmental plasticity of mating calls enables acoustic communication in diverse environments / O. M. Beckers, J. Schul // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 275, № 1653. – P. 1243–1248. – DOI 10.1098/rspb.2008.0005.
154. Bennet-Clark H. C. Size and scale effects as constraints in insect sound communication / H. C. Bennet-Clark // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 1998. – Vol. 353, № 1367. – P. 407–419. – DOI 10.1098/rstb.1998.0219.

155. Berryman A. A. Dynamics of bark beetle populations: towards a general productivity model / A. A. Berryman // *Environmental Entomology*. – 1974. – Vol. 3, № 4. – P. 579–585. – DOI 10.1093/ee/3.4.579.
156. Bidochka M. J. Genetic groups of the insect-pathogenic fungus *Beauveria bassiana* are associated with habitat and thermal growth preferences / M. J. Bidochka, F. V. Menzies, A. M. Kamp // *Archives of Microbiology*. – 2002. – Vol. 178, № 6. – P. 531–537.
157. Biedermann P. H. W. Bark beetle population dynamics in the Anthropocene: challenges and solutions / P. H. W. Biedermann, J. Müller, J. C. Grégoire (et al.) // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2019. – Vol. 34, № 10. – P. 914–924. – DOI 10.1016/j.tree.2019.06.008.
158. Biedermann P. H. W. Evolutionary feedbacks between insect sociality and microbial management / P. H. W. Biedermann, M. Rohlf // *Current Opinion in Insect Science*. – 2017. – Vol. 22. – P. 92–100.
159. Birgersson G. Quantitative variation of pheromone components in the spruce bark beetle *Ips typographus* from different attack phases / G. Birgersson, F. Schlyter, J. Löfqvist, G. Bergström // *Journal of Chemical Ecology*. – 1984. – Vol. 10, № 7. – P. 1029–1055. – DOI 10.1007/BF00987511.
160. Blomquist G. J. Pheromone production in bark beetles / G. J. Blomquist, V. R. Figueroa Teran, M. Aw (и др.) // *Insect biochemistry and molecular biology*. – 2010. – Vol. 40, № 10. – P. 699–712.
161. Blum M. S. Semiochemical parsimony in the Arthropoda / M. S. Blum // *Annual Review of Entomology*. – 1996. – Vol. 41. – P. 353–374. – DOI 10.1146/annurev.en.41.010196.002033.
162. Boomsma J. J. Evolutionary Interaction Networks of Insect Pathogenic Fungi / J. J. Boomsma, A. B. Jensen, N. V. Meyling, J. Eilenberg // *Annual Review of Entomology*. – 2014. – Vol. 59. – P. 467–485. – DOI 10.1146/annurev-ento-011613-162054.
163. Boone C. K. Exploitation of microbial symbionts of bark beetles by parasitoids and dipteran predators / C. K. Boone, D. L. Six, Y. Zheng, K. F. Raffa //

Environmental Entomology. – 2008. – Vol. 37, № 1. – P. 150–161. – DOI 10.1093/ee/37.1.150.

164. Boulard M. Acoustic signals, diversity and behaviour of cicadas (Cicadidae, Hemiptera) / M. Boulard // Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2005. – P. 331–350.

165. Bowers W. W. Bionomics of the four-eyed spruce bark beetle, *Polygraphus rufipennis* (Kirby)(Col., Scolytidae) in Newfoundland II. Host colonization sequence / W. W. Bowers, J. H. Borden, A. G. Raske // Journal of Applied Entomology. – 1996. – Vol. 120, № 1-5. – P. 449–461.

166. Bowers W. W. Evidence for a male-produced aggregation pheromone in the four-eyed spruce bark beetle, *Polygraphus rufipennis* (Kirby) (Col., Scolytidae) / W. W. Bowers, J. H. Borden // Journal of Applied Entomology. – 1990. – Vol. 110, № 1-5. – P. 292–299. – DOI 10.1111/j.1439-0418.1990.tb00124.x.

167. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. M. Bradford // Analytical Biochemistry. – 1976. – Vol. 72, № 1–2. – P. 248–254.

168. Bradley B. A. Climate change and plant invasions: restoration opportunities ahead? / B. A. Bradley, M. Oppenheimer, D. S. Wilcove // Global Change Biology. – 2009. – Vol. 15, № 6. – P. 1511–1521.

169. Brady C. Description of *Gibbsiella quercinecans* gen. nov., sp. nov., associated with Acute Oak Decline / C. Brady, S. Denman, S. Kirk (et al.) // Systematic and Applied Microbiology. – 2010. – Vol. 33, № 8. – P. 444–450.

170. Brand J. M. Production of verbenol pheromone by a bacterium isolated from bark beetles / J. M. Brand, J. W. Bracke, A. J. Markovetz (et al.) // Nature. – 1975. – Vol. 254, № 5496. – P. 136–137. – DOI 10.1038/254136a0.

171. Breidbach O. Studies on the stridulation of *Hylotrupes bajulus* (L.) (Cerambycidae, Coleoptera): communication through support vibration-morphology and mechanics of the signal / O. Breidbach // Behavioural Processes. – 1986. – Vol. 12, № 2-3. – P. 169–186. – DOI 10.1016/0376-6357(86)90052-2.

172. Britton K. O. Informing pest prevention efforts through Sentinel Plant Monitoring / K. O. Britton // Proceedings of the 4th Global Botanic Gardens Congress, Dublin, Ireland. June 2010. – Dublin : (s. n.), 2010. – P. 1–2.

173. Brockerhoff E. G. Nationwide survey for invasive wood-boring and bark beetles (Coleoptera) using traps baited with pheromones and kairomones / E. G. Brockerhoff, D. C. Jones, M. O. Kimberley (et al.) // Forest Ecology and Management. – 2006. – Vol. 228, № 1–3. – P. 234–240.

174. Byers J. A. Interspecific inhibition of the response of the bark beetles, *Dendroctonus brevicornis* and *Ips paraconfusus*, to their pheromones in the field / J. A. Byers, D. L. Wood // Journal of Chemical Ecology. – 1980. – Vol. 6. – P. 149–164.

175. Bykov R. Sex-Specific Wolbachia Infection Patterns in Populations of *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae: Scolytinae) / R. Bykov, I. Kerchev, M. Demenkova, A. Ryabinin, Y. Ilinsky // Insects. – 2020. – Vol. 11, № 8. – Art. 547. – DOI 10.3390/insects11080547.

176. Bystrov S. O. First Record of the Four-Eyed Fir Bark Beetle *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) from Irkutsk Province, Russia / S. O. Bystrov, I. A. Antonov // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99, № 1. – P. 54–55. – DOI 10.1134/S001387381901007X.

177. Cardoza Y. J. Travelling through time and space on wings of beetles: a tripartite insect-fungi-nematode association / Y. J. Cardoza, S. Paskewitz, K. F. Raffa // Symbiosis. – 2006. – Vol. 41. – P. 71–79.

178. Cariou M. The global impact of Wolbachia on mitochondrial diversity and evolution / M. Cariou, L. Duret, S. Charlat // Journal of Evolutionary Biology. – 2017. – Vol. 30, № 12. – P. 2204–2210. – DOI 10.1111/jeb.13186.

179. Carlson A. D. Role of interflash intervals in a firefly courtship (*Photinus macdermotti*) / A. D. Carlson, J. Copeland, R. Raderman, A. G. M. Bulloch // Animal Behaviour. – 1976. – Vol. 24, № 4. – P. 786–792. – DOI 10.1016/S0003-3472(76)80009-7.

180. Castrillo L. A. Granulate ambrosia beetle, *Xylosandrus crassiusculus* (Coleoptera: Curculionidae), survival and brood production following exposure to entomopathogenic and mycoparasitic fungi / L. A. Castrillo, M. H. Griggs, J. D. Vandenberg // *Biological Control*. – 2013. – Vol. 67. – P. 220–226.
181. Castrillo L. A. Virulence of commercial strains of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum* (Ascomycota: Hypocreales) against adult *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Curculionidae) and impact on brood / L. A. Castrillo, M. H. Griggs, C. M. Ranger (et al.) // *Biological Control*. – 2011. – Vol. 58. – P. 121–126.
182. Chakraborty A. Unravelling the gut bacteriome of *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): identifying core bacterial assemblage and their ecological relevance / A. Chakraborty, M. Z. Ashraf, R. Modlinger (et al.) // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 10. – Art. 18572. – DOI 10.1038/s41598-020-75203-5.
183. Chararas C. Etude biologique des scolytides des conifers. – Paris : Paul Lechevalier, 1962. – 556 p.
184. Cocroft R. B. The behavioral ecology of insect vibrational communication / R. B. Cocroft, R. L. Rodriguez // *BioScience*. – 2005. – Vol. 55, № 4. – P. 323–334. – DOI 10.1641/0006-3568(2005)055(0323:TBEQIV)2.0.CO;2.
185. Cognato A. I. Biology, systematics, and evolution of *Ips* / A. I. Cognato // *Bark beetles : biology and ecology of native and invasive species* / edited by F. E. Vega, R. W. Hofstetter. – San Diego : Academic Press, 2015. – P. 351–370.
186. Cognato A. I. Phylogenetic analysis reveals new genus of *Ipini* bark beetle (Scolytidae) / A. I. Cognato // *Coleopterists Bulletin*. – 1998. – Vol. 52, № 2. – P. 173–184.
187. Cognato A. I. Phylogeny of *Ips* DeGeer species (Coleoptera: Scolytidae) inferred from mitochondrial cytochrome oxidase I DNA sequence / A. I. Cognato, F. A. H. Sperling // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1997. – Vol. 8, № 1. – P. 31–49. – DOI 10.1006/mpev.1996.0402.
188. Conrad T. The effect of temperature on male mating signals and female choice in the red mason bee, *Osmia bicornis* (L.) / T. Conrad, C. Stöcker, M. Ayasse

// Ecology and Evolution. – 2017. – Vol. 7, № 21. – P. 8966-8975. – DOI 10.1002/ece3.3331.

189. Cooper D. Parasitic Nematode Immunomodulatory Strategies: Recent Advances and Perspectives / D. Cooper, I. Eleftherianos // Pathogens. – 2016. – Vol. 5, № 3. – Art. 58. – DOI 10.3390/pathogens5030058.

190. Coppedge B. R. Variation in female southern pine beetle size and lipid content in relation to fungal associates / B. R. Coppedge, F. M. Stephen, G. W. Felton // Canadian Entomologist. – 1995. – Vol. 127, № 2. – P. 145-154. – DOI 10.4039/Ent127145-2.

191. Costa J. T. Parasitoid attraction to herbivore-induced plant volatiles and the behavioral ecology of hyperparasitism / J. T. Costa, J. D. Reeve // Journal of Chemical Ecology. – 2011. – Vol. 37, № 5. – P. 412-415. – DOI 10.1007/s10886-011-9943-2.

192. Cutajar S. Good Agricultural Practice (GAP) for Fig tree cultivation / S. Cutajar, D. Mifsud. – Lija, Malta : Plant Protection Directorate, 2017. – 30 p.

193. Davis T. S. Evidence for multiple ecological roles of *Leptographium abietinum*, a symbiotic fungus associated with the North American spruce beetle / T. S. Davis, J. E. Stewart, A. Mann (et al.) // Fungal Ecology. – 2019. – Vol. 38. – P. 62–70. – DOI 10.1016/j.funeco.2018.04.008.

194. Delalibera I. Composition of the bacterial community in the gut of the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera) colonizing red pine / I. Delalibera, A. Vasanthakumar, B. J. Burwitz (et al.) // Symbiosis. – 2005. – Vol. 43, № 2. – P. 97–104.

195. Demidko D. A. Assessing the flight potential of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford in natural conditions / D. A. Demidko, N. V. Pashenova, S. S. Kulakov (et al.) // Forests. – 2024. – Vol. 15, № 8. – P. 1316.

196. Desprez-Loustau M.-L. The fungal dimension of biological invasions / M.-L. Desprez-Loustau, C. Robin, M. Buee (et al.) // Trends in Ecology and Evolution. – 2007. – Vol. 25, № 9. – P. 472–480.

197. DiGuistini S. Genome and transcriptome analyses of the mountain pine beetle-fungal symbiont *Grosmannia clavigera*, a lodgepole pine pathogen / S. DiGuistini, Y. Wang, N. Y. Liao (et al.) // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2011. – Vol. 108, № 6. – P. 2504–2509.

198. Dobai A. Acoustic communication in the pine engraver bark beetle: do signals vary between behavioral contexts? / A. Dobai, S. Sivalinghem, R. N. C. Guedes, J. Yack // *Physiological Entomology*. – 2018. – Vol. 43, № 1. – P. 30-41. – DOI 10.1111/phen.12222.

199. Doberski J. W. Comparative laboratory studies on three fungal pathogens of the elm bark beetle, *Scolytus scolytus*: Pathogenicity of *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, and *Paecilomyces farinosus* to larvae and adults of *S. scolytus* / J. W. Doberski // *Journal of Invertebrate Pathology*. – 1981. – Vol. 37. – P. 188–194. – DOI 10.1016/0022-2011(81)90075-6.

200. Doherty J. A. Temperature coupling and ‘trade-off’ phenomena in the acoustic communication system of the cricket, *Gryllus bimaculatus* De Geer (Gryllidae) / J. A. Doherty // *Journal of Experimental Biology*. – 1985. – Vol. 114. – P. 17-35.

201. Domingue M. J. Genetic control of the enantiomeric composition of ipsdienol in the pine engraver, *Ips pini* / M. J. Domingue, W. T. Starmer, S. A. Teale // *Journal of Chemical Ecology*. – 2006. – Vol. 32, № 5. – P. 1005-1026. – DOI 10.1007/s10886-006-9045-8.

202. Domingue M. J. The genetic architecture of pheromone production between populations distant from the hybrid zone of the pine engraver, *Ips pini* / M. J. Domingue, S. A. Teale // *Chemoecology*. – 2008. – Vol. 17, № 4. – P. 255-262. – DOI 10.1007/s00049-007-0415-7.

203. Dorado J. Aggregation pheromone of the agave weevil, *Scyphophorus acupunctatus* / J. Dorado, A. C. Oehlschlager, A. L. Perez (et al.) // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2000. – Vol. 95, № 2. – P. 117-125. – DOI 10.1046/j.1570-7458.2000.00650.x.

204. Draganova S. Bioassays with isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and *Paecilomyces farinosus* (Holm.) Brown & Smith against *Ips sexdentatus* Boerner and *Ips acuminatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae) / S. Draganova, D. Takov, D. Doychev // Plant Science. – 2007. – Vol. 44. – P. 24–28.
205. Dudich E. Über den Stridulationsapparat einiger Käfer / E. Dudich // Entomologische Blätter. – 1920. – Vol. 16. – P. 146-161.
206. Dukes J. S. Does global change increase the success of biological invaders? / J. S. Dukes, H. A. Mooney // Trends in Ecology & Evolution. – 1999. – Vol. 14, № 4. – P. 135–139.
207. Dumortier B. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda / B. Dumortier // Acoustic Behaviour of Animals / ed. R. G. Busnel. – Amsterdam : Elsevier, 1963. – P. 277-345.
208. El-Sayed A. M. The Pherobase: Database of Pheromones and Semiochemicals. Semiochemicals of *Ips amitinus*, the Small spruce bark beetle / A. M. El-Sayed. – 2024. – URL: <https://pherobase.com/database/species/species-Ips-amitinus.php> (дата обращения: 19.02.2026).
209. EPPO. Pest risk analysis for *Polygraphus proximus* // EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). – Paris : EPPO, 2014. – URL: <https://gd.eppo.int/taxon/POLGPR/download/> (дата обращения: 01.06.2024).
210. Fargues J. Effect of temperature on vegetative growth of *Beauveria bassiana* isolates from different origins / J. Fargues, M. S. Goettel, N. Smits (et al.) // Mycologia. – 1997. – Vol. 89, № 3. – P. 383–392.
211. Fleming A. J. Acoustics of the mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) (Curculionidae, Scolytinae): sonic, ultrasonic, and vibration characteristics / A. J. Fleming, D. Lindeman, A. L. Carroll, M. A. Cusson // Canadian Journal of Zoology. – 2013. – Vol. 91, № 4. – P. 235–244.
212. Fonseca P. J. Temperature dependence of cicada songs (Homoptera, Cicadoidea) / P. J. Fonseca, M. A. Revez // Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. – 2002. – Vol. 187, № 12. – P. 971-976. – DOI 10.1007/s00359-001-0267-5.

213. Forbes S. A. The Lake as a Microcosm / S. A. Forbes // Bulletin of the Peoria Scientific Association. – 1887. – P. 77–87.
214. Forsse E. Migration in bark beetles with special reference to the spruce bark beetle *Ips typographus* : PhD dissertation. – Uppsala : Sveriges Lantbruksuniversitet, 1989.
215. Fortuner R. A reappraisal of Tylenchina (Nemata). The family Anguinidae Nicoll, 1935 (1926) / R. Fortuner, A. R. Maggenti // Revue de Nématologie. – 1987. – Vol. 10, № 2. – P. 163–176.
216. Francke W. The pheromone bouquet of *Ips amitinus* / W. Francke, P. Sauerwein, J. P. Vitè, D. Klimetzek // Naturwissenschaften. – 1980. – Vol. 67. – P. 147.
217. Fuchs G. Forstzoologische Ergebnisse einer Sommerreise ins Engadin / G. Fuchs // Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. – 1913. – Bd. 11. – S. 65–86.
218. Furniss M. M. A History of Forest Entomology in the Intermountain and Rocky Mountain Areas, 1901-1982. – Fort Collins : US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2007. – 40 p.
219. Gabrys G. Mites (Acari) of the Karkonosze Mountains: a review / G. Gabrys, J. Bloszyk, A. K. Kaczmarek (et al.) // Biological Letters. – 2008. – Vol. 45, № 1. – P. 43–57.
220. Gayou D. C. Effects of temperature on the mating call of *Hyla versicolor* / D. C. Gayou // Copeia. – 1984. – Vol. 1984, № 3. – P. 733-738. – DOI 10.2307/1445155.
221. Gerhardt H. C. Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions / H. C. Gerhardt, F. Huber. – Chicago : University of Chicago Press, 2002. – 531 p.
222. Gerhardt H. C. Temperature coupling in the vocal communication system of the gray tree frog, *Hyla versicolor* / H. C. Gerhardt // Science. – 1978. – Vol. 199, № 4332. – P. 992-994. – DOI 10.1126/science.199.4332.992.

223. Gninenko Yu. I. New risk for European forests – ussuryjsky bark beetle *Polygraphus proximus* / Yu. I. Gninenko, E. A. Chilakhsaeva, M. S. Klukin // *Future with Forests : First Serbian Forestry Congress, 11–13 November 2010, Belgrade.* – Belgrade, 2010. – P. 171–172.
224. Govindarajulu S. N. Insect gut microbiome and its applications / S. N. Govindarajulu, K. M. Varier, D. Jayamurali (et al.) // *Recent Advancements in Microbial Diversity.* – 2020. – P. 379–395. – DOI 10.1016/B978-0-12-821265-3.00016-5.
225. Greenfield M. D. Signalers and receivers: Mechanisms and evolution of arthropod communication. – New York : Oxford University Press, 2002. – 414 p.
226. Grucmanová Š. Nematodes Associated with Bark Beetles, with Focus on the Genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe / Š. Grucmanová, J. Holuša // *Acta Zoologica Bulgarica.* – 2013. – Vol. 65, № 4. – P. 547–556.
227. Haack R. A. Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions / R. A. Haack // *Canadian Journal of Forest Research.* – 2006. – Vol. 36, № 2. – P. 269–288.
228. Haack R. A. Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at US ports of entry: 1985–2000 // *Integrated Pest Management Reviews.* – 2001. – Vol. 6. – P. 253–282.
229. Habig W. H. Glutathione-S-transferases / W. H. Habig, M. J. Pabst, W. B. Jakoby // *Journal of Biological Chemistry.* – 1974. – Vol. 249, № 22. – P. 7130–7139.
230. Hallet S. Prospects in the use of the entomopathogenous fungus *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (Deuteromycetes: Hyphomycetes) to control the spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) / S. Hallet, J.-C. Grègoire, J. Coremans-Pelseneer // *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent.* – 1994. – Vol. 59, № 2b. – P. 379–383.
231. Hamilton W. D. The genetical evolution of social behavior. I and II / W. D. Hamilton // *Journal of Theoretical Biology.* – 1964. – Vol. 7, № 1. – P. 1-16; № 2. – P. 17-52. – DOI 10.1016/0022-5193(64)90038-4.

232. Hammerbacher A. A common fungal associate of the spruce bark beetle metabolizes the stilbene defenses of Norway spruce / A. Hammerbacher, A. Schmidt, N. Wadke (et al.) // *Plant Physiology*. – 2013. – Vol. 162, № 3. – P. 1324–1336. – DOI 10.1104/pp.113.218610.
233. Händel U. Occurrence of pathogens in associated living bark beetles (Col., Scolytidae) from different spruce stands in Austria / U. Händel, R. Wegensteiner, J. Weiser, Z. Žižka // *Anzeiger für Schädlingskunde*. – 2003. – Vol. 76. – P. 22–32.
234. Hansen V. *Catalogus Coleopterorum Fennoscandiae et Daniae* / V. Hansen, C. H. Lindroth (Ed.). – Lund : Entomologiska Sällskapet i Lund, 1960. – 476 p.
235. Harrington T. C. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners / T. C. Harrington // *Ecological and evolutionary advances in insect-fungus associations* / ed. by F. E. Vega, M. Blackwell. – New York : Oxford University Press, 2005. – P. 257–291.
236. Harvey B. J. Influence of recent bark beetle outbreak on fire severity and postfire tree regeneration in montane Douglas-fir forests / B. J. Harvey, D. C. Donato, W. H. Romme, M. G. Turner // *Ecology*. – 2013. – Vol. 94, № 11. – P. 2475–2486.
237. Heller K. G. Song evolution and speciation in bushcrickets / K. G. Heller // *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution* / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2005. – P. 137-152.
238. Hemingway J. The molecular basis of two contrasting metabolic mechanisms of insecticide resistance / J. Hemingway // *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. – 2000. – Vol. 30, № 10. – P. 1009–1015.
239. Henry C. S. Acoustic communication in neuropterid insects / C. S. Henry // *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution* / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2005. – P. 153-167.

240. Hodges J. D. Lightning in the ecology of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) / J. D. Hodges, L. S. Pickard // Canadian Entomologist. – 1968. – Vol. 100, № 11. – P. 1198-1207. – DOI 10.4039/Ent1001198-11.
241. Hodges J. D. Oleoresin characteristics and susceptibility of four southern pines to southern pine beetle attacks / J. D. Hodges, W. W. Elam, W. F. Watson, T. E. Nebeker // Canadian Entomologist. – 1979. – Vol. 111, № 7. – P. 889-896. – DOI 10.4039/Ent111889-7.
242. Hofstetter R. W. Antagonisms, mutualisms and commensalisms affect outbreak dynamics of the southern pine beetle / R. W. Hofstetter, J. T. Cronin, K. D. Klepzig (et al.) // Oecologia. – 2006. – Vol. 147, № 4. – P. 679–691.
243. Hofstetter R. W. Chapter 6 - Symbiotic Associations of Bark Beetles / R. W. Hofstetter, J. Dinkins-Bookwalter, T. S. Davis, K. D. Klepzig // Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species / ed. by F. E. Vega, R. W. Hofstetter. – London : Academic Press, 2015. – P. 209–245. – DOI 10.1016/B978-0-12-417156-5.00006-X.
244. Hoikkala A. Inheritance of male sound characteristics in *Drosophila* species / A. Hoikkala // Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2005. – P. 167-178.
245. Holuša J. Is *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae) abundant in wide range of altitudes / J. Holuša, K. Lukášová, W. Grodzki (et al.) // Acta Zoologica Bulgarica. – 2012. – Vol. 64. – P. 219–228.
246. Hu J. Ecology and management of exotic beetle *Anoplophora glabripennis* / J. Hu, S. Angeli, S. Schuetz (et al.) // Agricultural and Forest Entomology. – 2009. – № 11. – P. 359–375.
247. Inta R. Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) / R. Inta, T. A. Evans, J. C. S. Lai // Journal of Economic Entomology. – 2009. – Vol. 102, № 1. – P. 121-126. – DOI 10.1603/029.102.0117.

248. Jactel H. A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern) (Col., Scolytidae) with an automatically recording flight mill / H. Jactel, J. Gaillard // *Journal of Applied Entomology*. – 1991. – Vol. 112, № 1-5. – P. 138–145.
249. Jankowiak R. Assessing the virulence of ophiostomatoid fungi associated with the pine-infesting weevils to Scots pine *Pinus sylvestris* L. seedlings / R. Jankowiak // *Acta Agrobotanica*. – 2013. – Vol. 66, № 2. – P. 85–94. – DOI 10.5586/aa.2013.026.
250. Jeger M. Pest categorisation of *Ips amitinus* / M. Jeger, C. Bragard, D. Caffier (et al.) // *EFSA Journal*. – 2017. – Vol. 15, № 11. – P. 1–26.
251. Johny S. Isolation and characterisation of *Isaria farinosa* and *Purpureocillium lilacinum* associated with emerald ash borer, *Agrilus planipennis* in Canada / S. Johny, G. Kyei-Poku, D. Gauthier, K. Van Frankenhuyzen // *Biocontrol Science and Technology*. – 2012. – Vol. 22, № 6. – P. 723–732.
252. Jordal B. H. Molecular phylogeny of bark and ambrosia beetles reveals multiple origins of fungus farming during periods of global warming / B. H. Jordal, A. I. Cognato // *BMC Evolutionary Biology*. – 2012. – Vol. 12, № 1. – P. 133.
253. Jurc M. Bark beetle outbreaks during the last decade with special regard to the eight-toothed bark beetle (*Ips amitinus* Eichh.) outbreak in the Alpine region of Slovenia / M. Jurc, S. Bojović // *Biotic damage in forests : proceedings of the IUFRO Symposium (WP 7.03.10 “Methodolgy of forest pest and disease survey in Central Europe”)*, Mátrafüred, Hungary, September 2004. – (Hungary) : (s. n.), 2004. – P. 12–16.
254. Kenis M. Research on parasitoids and predators: a review / M. Kenis, B. Wermelinger, J.-C. Grégoire // *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis* / ed. by F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti (et al.). – Dordrecht : Springer, 2007. – P. 237–290.
255. Kerchev I. A. An attack of *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) on arboretum in West Siberia: New host of invasive bark beetle among

exotic conifers / I. A. Kerchev, S. A. Krivets // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2021. – Vol. 24, № 2. – P. 148-152. – DOI 10.1016/j.aspen.2021.03.003.

256. Kerchev I. A. Context-Dependent Acoustic Signals in the Four-Eyed Fir Bark Beetle, *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) / I. A. Kerchev // Environmental Entomology. – 2019. – Vol. 48, № 1. – P. 181-188. – DOI 10.1093/ee/nvy178.

257. Kerchev I. A. Effects of an Invasive Bark Beetle *Polygraphus proximus* Blandf. Outbreak on Carbon Pool Dynamics in West Siberian Dark Coniferous Forests / I. A. Kerchev, E. M. Bisirova, N. A. Smirnov (et al.) // Forests. – 2024. – Vol. 15, № 3. – P. 542. – DOI 10.3390/fl5030542.

258. Kerchev I. A. 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* / I. A. Kerchev, N. A. Kryukova, V. Y. Kryukov, V. V. Glupov // Invertebrate Survival Journal. – 2017. – Vol. 14. – P. 324–329.

259. 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 / I. A. Kerchev // PeerJ. – 2020. – Vol. 2020, № 1. – P. 8281. – DOI 10.7717/peerj.8281.

260. Kerchev I. A. Is it invasion of a species complex or microcenoses? The answer lies in the galleries of beetles alien bark beetles *Polygraphus proximus* Blandf. and *Ips amitinus* Eich. / I. A. Kerchev, S. A. Krivec, E. M. Bisirova (et al.) // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts. – Kazan : Buk, 2021. – P. 104.

261. Kerchev I. A. Temperature-dependent parameters of stridulatory signals in the four-eyed fir bark beetle, *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) / I. A. Kerchev // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2020. – Vol. 23, № 2. – P. 380-384. – DOI 10.1016/j.aspen.2020.01.011.

262. Kerchev I. A., Ilinsky Yu. Yu., Bykov R. A., Mandelshtam M. Yu. *Dryocoetiops 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.

263. Khanday A. L. 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* AB Jacks (Pinaceae) in Kashmir, India / A. L. Khanday, A. A. Buhroo, I. A. Kerchev (et al.) // *Folia Forestalia Polonica. Series A. Forestry*. – 2020. – Vol. 62, № 3. – P. 171–183.

264. Khaustov A. A. A new species of tarsonemus (Acari: Tarsonemidae) associated with the bark beetle, *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from the far east of Russia / A. A. Khaustov // *Acarologia*. – 2017. – Vol. 57, № 3. – P. 673–687. – DOI 10.24349/acarologia/20174187.

265. Khaustov A. A. A preliminary report on mites (Acari) associated with the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Western Siberia / A. A. Khaustov, I. A. Kerchev // *Acarina*. – 2020. – Vol. 28, № 1. – P. 39–46. – DOI 10.21684/0132-8077-2020-28-1-39-46.

266. Khaustov A. A. Review of mites (Acari) associated with the European spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Asian Russia / A. A. Khaustov, P. B. Klimov, V. A. Trach (et al.) // *Acarina*. – 2018. – Vol. 26, № 1. – P. 3–79. – DOI 10.21684/0132-8077-2018-26-1-3-79.

267. Kim H. Y. Laboratory and field evaluations of entomopathogenic *Lecanicillium attenuatum* CNU-23 for control of green peach aphid (*Myzus persicae*) / H. Y. Kim, H. B. Lee, Y. C. Kim // *Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2009. – Vol. 18, № 12. – P. 1915–1918.

268. Kim J.-J. Selection of a highly virulent isolate of *Lecanicillium attenuatum* against cotton aphid / J.-J. Kim, K.-C. Kim // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. – 2008. – Vol. 11, № 1. – P. 1–4.

269. Kinn D. N. Incidence of pinewood nematode dauerlarvae and phoretic mites associated with long-horned beetles in central Louisiana // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1987. – Vol. 17, № 2. – P. 187-190.

270. Kirichenko N. I. First record of the invasive bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the Republic of Kazakhstan / N. I. Kirichenko, V. V. Rudoi, A. A. Efremenko (et al.) // *Acta Biologica Sibirica*. – 2023. – Vol. 9. – P. 1003–1022.

271. Kirisits T. Fungal Associates of European Bark Beetles with Special Emphasis on the Ophiostomatoid Fungi / T. Kirisits // *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis* / F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti (et al.) (eds.). – Dordrecht : Springer, 2007. – P. 181–236.

272. Kirkendall L. R. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles / L. R. Kirkendall, P. H. Biedermann, B. H. Jordal // *Bark beetles*. – San Diego : Academic Press, 2015. – P. 85–156.

273. Kirkendall L. R. Interactions among males, females and offspring in bark and ambrosia beetles: significance of living in tunnels for the evolution of social behavior / L. R. Kirkendall, D. S. Kent, K. F. Raffa // *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* / eds. J. C. Choe, B. J. Crespi. – Cambridge : Cambridge University Press, 1997. – P. 181–215.

274. Kirkendall L. R. The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) / L. R. Kirkendall // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 1983. – Vol. 77, № 4. – P. 293–352. – DOI 10.1111/j.1096-3642.1983.tb00858.x.

275. Klepzig K. D. Symbiosis and competition: complex interactions among beetles, fungi, and mites / K. D. Klepzig, J. C. Moser, F. J. Lombardero (et al.) // *Symbiosis*. – 2001. – Vol. 30. – P. 83–96.

276. Klimov P. B. A review of acarid mites (Acariformes: Acaridae) associated with bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), with description of *Ipsoglyphus bochkovi* gen. and sp. nov / P. B. Klimov, A. A. Khaustov // *Systematic and Applied Acarology*. – 2018. – Vol. 23, № 5. – P. 969–994. – DOI 10.11158/saa.23.5.12.

277. Knee W. Diversity and host use of mites (Acari: Mesostigmata, Oribatida) phoretic on bark beetles (Coleoptera: Scolytinae): global generalists,

local specialists? / W. Knee, M. R. Forbes, F. Beaulieu // *Annals of the Entomological Society of America*. – 2013. – Vol. 106, № 3. – P. 339–350.

278. Knížek M. Platypodinae and Scolytinae // *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 7. Curculionoidea I / Eds. I. Löbl, A. Smetana. – Stenstrup: Apollo Books, 2011. – P. 201–251.

279. Köbayashi K. Mating systems of the tree-killing bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) / K. Köbayashi, E. Takagi // *Journal of Insect Science*. – 2020. – Vol. 20, № 6. – P. 140.

280. Kocacevik S. Virulence and horizontal transmission of *Beauveria pseudobassiana* S.A. Rehner & Humber in *Ips sexdentatus* and *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) / S. Kocacevik, A. Sevim, M. Eroglu (et al.) // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. – 2016. – Vol. 40. – P. 1–8.

281. Kojima W. Deceptive vibratory communication: pupae of a beetle exploit the freeze response of larvae to protect themselves / W. Kojima, Y. Ishikawa, T. Takanashi // *Biology Letters*. – 2012. – Vol. 8, № 5. – P. 717–720. – DOI 10.1098/rsbl.2012.0388.

282. Kolasa M. How hosts taxonomy, trophy, and endosymbionts shape microbiome diversity in beetles / M. Kolasa, R. Kajtoch, Ł. Kajtoch (et al.) // *Microbial Ecology*. – 2019. – Vol. 78, № 4. – P. 995–1013.

283. Kononov A. Genetic diversity of aboriginal and invasive populations of four eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) / A. Kononov, K. Ustyantsev, A. Blinov (et al.) // *Agricultural and Forest Entomology*. – 2016. – Vol. 18, № 3. – P. 294–301. – DOI 10.1111/afe.12161.

284. Koponen M. Distribution of *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera, Scolytidae) in Finland 1974–1979 / M. Koponen // *Notulae Entomologicae*. – 1980. – Vol. 60. – P. 223–225.

285. Korsunovskaya O. S. Effect of temperature on auditory receptor functions in crickets (Orthoptera, Tettigoniodea) / O. S. Korsunovskaya, R. D.

Zhantiev // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. – 2007. – Vol. 43, № 3. – P. 327–334. – DOI 10.1134/S0022093007030076.

286. Krivets S. A. Insects inhabiting the galleries of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in Siberia / S. A. Krivets, I. A. Kerchev // Entomological Review. – 2016. – Vol. 96, № 5. – P. 545–558. – DOI 10.1134/S0013873816050043.

287. Krokene P. Conifer defense and resistance to bark beetles / P. Krokene // Bark beetles / ed. by F. E. Vega, R. W. Hofstetter. – San Diego : Academic Press, 2015. – P. 177–207.

288. Krokene P. Fungal associates of five bark beetle species colonizing Norway spruce / P. Krokene, H. Solheim // Canadian Journal of Forest Research. – 1996. – Vol. 26, № 11. – P. 2115–2122.

289. Kryukov V. Yu. Change in the Temperature Preferences of *Beauveria bassiana* sensu lato isolates in the Latitude Gradient of Siberia and Kazakhstan / V. Yu. Kryukov, O. N. Yaroslavtseva, E. A. Elisaphenko (et al.) // Microbiology. – 2012. – Vol. 81, № 4. – P. 453–459.

290. Lachat T. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests / T. Lachat, B. Wermelinger, M. M. Gossner (et al.) // Ecological Indicators. – 2012. – Vol. 23. – P. 323–331.

291. Lanza E. Biosynthesis of monoterpenes by *Ceratocystis moniliformis* / E. Lanza, J. K. Palmer // Phytochemistry. – 1977. – Vol. 16, № 10. – P. 1555–1560.

292. Latombe G. Mechanistic reconciliation of community and invasion ecology / G. Latombe, D. M. Richardson, M. A. McGeoch (et al.) // Ecosphere. – 2021. – Vol. 12, № 2. – Art. e03359. – DOI 10.1002/ecs2.3359.

293. Leal I. Molecular characterization of the entomopathogenic fungi *Lecanicillium* spp. (Deuteromycota: Hyphomycetes) isolated from white pine weevil, *Pissodes strobi* (Coleoptera: Curculionidae), in British Columbia / I. Leal, R. I. Alfaro, Young Woon Lim, H. H. Kope // The Canadian Entomologist. – 2008. – Vol. 140, № 2. – P. 168–173.

294. Legalov A. A. Fossil history of ambrosia beetles (Coleoptera; Platypodidae) with description of a new genus from Dominican amber / A. A. Legalov, G. O. Poinar Jr. // *Diversity*. – 2022. – Vol. 15, № 1. – P. 45.
295. Leius K. Taiendavaid andmeid kodumaa urasklaste (Ipidae) fauna kohta. Ergänzende Angaben über die Borkenkafer-Fauna (Ipidae) in Estland (Zusammenfassung) / K. Leius // *Eesti Metsanduse Aastaraamat (Estländisches Forstwirtschaftliches Jahrbuch, Tartu)*. – 1939. – Vol. 9. – P. 317–328.
296. Levieux J. Transportation of phytopathogenic fungi by the bark beetle *Ips sexdentatus* Boerner and associated mites / J. Levieux, F. Lieutier, J. C. Moser, T. J. Perry // *Journal of Applied Entomology*. – 1989. – Vol. 108, № 1-5. – P. 1–11.
297. Levin S. A. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture / S. A. Levin // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73, № 6. – P. 1943–1967. – DOI 10.2307/1941447.
298. Lewis E. E. Stridulation as a primary antipredator defense of a beetle / E. E. Lewis, J. H. Cane // *Animal Behaviour*. – 1990. – Vol. 40, № 5. – P. 1003–1004. – DOI 10.1016/S0003-3472(05)80171-2.
299. Liebhold A. M. Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US / A. M. Liebhold, E. G. Brockerhoff, L. J. Garrett (et al.) // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2012. – Vol. 10, № 3. – P. 135–143.
300. Lieutier F. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis / F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti (et al.). – Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2004. – 569 p.
301. Lim Y. W. Determining fungal diversity on *Dendroctonus ponderosae* and *Ips pini* affecting lodgepole pine using cultural and molecular methods / Y. W. Lim, J. J. Kim, M. Lu, C. Breuil // *Fungal Diversity*. – 2005. – Vol. 19. – P. 79–94.
302. Lindelöw Å. Väntad barkborre funnen i Sverige – fynd av *Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytinae) (*Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytinae) expected and found in Sweden) / Å. Lindelöw // *Entomologisk Tidskrift*. – 2013. – Vol. 134. – P. 203–206.

303. Lindeman A. A. What is the password? Female bark beetles (Scolytinae) grant males access to their galleries based on courtship song / A. A. Lindeman, J. E. Yack // *Behavioural Processes*. – 2015. – Vol. 115. – P. 123–131. – DOI 10.1016/j.beproc.2015.03.012.

304. Lindgren B. S. Evolution of tree killing in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae): trade-offs between the maddening crowds and a sticky situation / B. S. Lindgren, K. F. Raffa // *The Canadian Entomologist*. – 2013. – Vol. 145, № 5. – P. 471–495.

305. Lukášová K. Pathogens of *Ips amitinus*: new species and comparison with *Ips typographus* / K. Lukášová, J. Holuša, M. Turčáni // *Journal of Applied Entomology*. – 2013. – Vol. 137, № 3. – P. 188–196. – DOI 10.1111/jen.12000.

306. Lyal C. H. C. Elytro-tergal stridulation in weevils (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) / C. H. C. Lyal, T. King // *Journal of Natural History*. – 1996. – Vol. 30, № 5. – P. 703–773. – DOI 10.1080/00222939600770391.

307. Maiti P. K. Fauna of India and the adjacent countries. Scolytidae: Coleoptera (bark and ambrosia beetles). Vol. 1. Part 2 / P. K. Maiti, N. Saha. – Kolkata: Zoological Survey of India, 2009. – 268 p.

308. Mandelshtam M. Ju. Notes on the current status of *Ips amitinus* Eichh. (Coleoptera, Scolytidae) in North-West Russia / M. Ju. Mandelshtam // *Entomologica Fennica*. – 1999. – Vol. 10. – P. 29–34. – DOI 10.33338/ef.83996.

309. Mandelshtam M. Y. Additions to the check-list of bark beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) from Leningrad province, Russia / M. Y. Mandelshtam, R. R. Khairtdinov // *Entomological Review*. – 2017. – Vol. 97, № 7. – P. 893–899. – DOI 10.1134/S0013873817070053.

310. Marcu O. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei Ipiden / O. Marcu // *Zoologische Anzeiger*. – 1931a. – Vol. 94. – P. 32–37.

311. Marcu O. Zur Kenntnis der Geschlechtsunterschiede der Stridulationsorgane bei Curculioniden / O. Marcu // *Bulletin de la Section Scientifique de l'Académie Roumaine*. – 1931b. – Vol. 14. – P. 124–131.

312. Marini L. Population dynamics of the spruce bark beetle: a long-term study / L. Marini, Å. Lindelöw, A. M. Jönsson (et al.) // *Oikos*. – 2013. – Vol. 122, № 12. – P. 1768–1776.
313. Mazur A. Phenology of development and population characteristics of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichh.) in the Karkonoski National Park / A. Mazur, R. Kuzminski // *Folia Forestalia Polonica*. – 2013. – Vol. 55, № 2. – P. 89–96. – DOI 10.2478/ffp-2013-0009.
314. Mazzoni V. Vibrational signals as semiophysicals: a comparison between pheromonal and vibrational mating disruption / V. Mazzoni, R. Nieri, G. Anfora (et al.) // Abstract Book. Centro Congressi Riva del Garda, Trento, Italy September 4-6, 2018. – P. 42.
315. McVean A. Communication by substratum vibration in the New Zealand tree weta, *Hemideina femorata* (Stenopelmatidae: Orthoptera) / A. McVean, L. H. Field // *Journal of Zoology*. – 1996. – Vol. 239, № 1. – P. 101-122. – DOI 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05440.x.
316. Méndez V. Surfing in the storm: how *Paraburkholderia xenovorans* thrives under stress during biodegradation of toxic aromatic compounds and other stressors / V. Méndez, M. Sepúlveda, K. Izquierdo-Fiallo (et al.) // *FEMS Microbiology Reviews*. – 2025. – Vol. 49. – Article fuaf021. – DOI 10.1093/femsre/fuaf021.
317. Miao Z. W. Biology of *Dendroctonus valens* in Shanxi Province / Z. W. Miao, W. M. Chou, F. Y. Huo (и др.) // *Shanxi Forest Science Technology*. – 2001. – Vol. 23. – P. 34–37.
318. Michelsen A. Plants as transmission channels for insect vibrational songs / A. Michelsen, F. Fink, M. Gogala, D. Traue // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1982. – Vol. 11, № 4. – P. 269–281. – DOI 10.1007/BF00299304.
319. Mihalciuc V. Situation of the main bark and wood boring insects which damaged conifer stands in the last 10 years in Romania / V. Mihalciuc, A. Danci, I. Gălăţan (et al.) // (Название сборника или журнала, если бы оно было указано). – 2001. – P. 48–53.

320. Mikutowicz J. M. Zur Koleopterenfauna der Ostseeprovinzen Russlands / J. M. Mikutowicz // Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga. – 1905. – (Bd. 48). – S. 73–92.

321. Miller J. M. Biology and control of the western pine beetle / J. M. Miller, F. P. Keen // U.S. Department of Agriculture Miscellaneous Publication. – 1960. – No. 800. – 381 p.

322. Miller M. C. Vertically transmitted bacteriophage and parasitism of the southern pine beetle *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) / M. C. Miller, J. C. Moser, M. McGregor (et al.) // Journal of Invertebrate Pathology. – 1997. – Vol. 69, № 1. – P. 67-73. – DOI 10.1006/jipa.1996.4632.

323. Mironov V. V. The effect of fungal metabolites on the resistance of potato to *Phytophthora infestans* / V. V. Mironov, N. I. Vasyukova, O. L. Ozeretskorskaya // Prikladnaya Biokhimiya i Mikrobiologiya. – 1982. – Vol. 18, № 5. – P. 705-711.

324. Moser J. C. Evaluating *Pyemotes dryas* (Vitzthum 1923) (Acari: Pyemotidae) as a parasite of the southern pine beetle / J. C. Moser, B. Kielczewski, J. Wisniewski, S. Balazy // International Journal of Acarology. – 1978. – Vol. 4, № 2. – P. 67–70.

325. Muona J. The Coleoptera of the Koillismaa area (Ks), North-East Finland / J. Muona, J. Viramo // Oulanka Reports. – 1986. – Vol. 6. – P. 3–50.

326. Musolin D. L. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: Origin, pathways, damage, and management / D. L. Musolin, N. I. Kirichenko, N. N. Karpun (et al.) // Forests. – 2022. – Vol. 13, № 4. – P. 521.

327. Negrobov O. P. A contribution to the knowledge of Japan (Dolichopodidae, Diptera) / O. P. Negrobov // Insecta Matsumurana. – 1970. – Suppl. 9. – P. 1–7.

328. Niiijima Y. Revision und neubeschreibung der Polygraphus-Arten (Coleoptera, Ipidae) in Japan / Y. Niiijima // Insecta Matsumurana. – 1941. – Vol. 15, № 4. – S. 123–135.

329. Nobuchi A. Bark-beetles injurious to pine in Japan / A. Nobuchi // Bulletin of the Government Forest Experiment Station. – 1966. – Vol. 185. – P. 1–50.
330. Nobuchi A. Studies on Scolytidae, XVIII. Bark beetles of tribe Polygraphini in Japan (Coleoptera, Scolytidae) / A. Nobuchi // Bulletin of the Government Forest Experiment Station. – 1979. – № 308. – P. 1–16.
331. Nuorteva M. Fennoskandialle uusi kaarnakuoriaislaji *Ips amitinus* Eichh. tavattu Suomesta. (*Ips amitinus* Eichh. (Col., Scolytidae) neu für Fennoscandien) / M. Nuorteva // Annales Entomologici Fennici. – 1955. – Vol. 21. – P. 30–32.
332. Ødegaard F. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects / F. Ødegaard, O. H. Diserud, K. Østbye // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8, № 6. – P. 612–617.
333. Odum E. P. Trends Expected in Stressed Ecosystems / E. P. Odum // BioScience. – 1985. – Vol. 35, № 7. – P. 419–422.
334. Ohara M. A new method for evaluating the prediction accuracy of models for species distribution: a case study using the bark beetle *Pityogenes chalcographus* / M. Ohara // Ecological Informatics. – 2005. – Vol. 1, № 2. – P. 177–186.
335. Ohtaka N. Two new *Ophiostoma* species lacking conidial states isolated from bark beetles and bark beetle-infested *Abies* species in Japan / N. Ohtaka, H. Masuya, Y. Yamaoka, S. Kaneko // Canadian Journal of Botany. – 2006. – Vol. 84. – P. 282–293.
336. Økland B. Draft pest risk assessment report on the small spruce bark beetle, *Ips amitinus* / B. Økland, O. Skarpaas // Commissioned report from Norwegian Forest and Landscape Institute. – 2008. – 25 p.
337. Økland B. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe / B. Økland, D. Flø, M. Schroeder (et al.) // Agricultural and Forest Entomology. – 2019. – Vol. 21, № 3. – P. 286–298.

338. Orlova-Bienkowskaya M. J. Coinvasion by the ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasites, *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales) and *Parasitylenchus bifurcatus* (Nematoda: Tylenchida, Allantonematidae), in the Caucasus / M. J. Orlova-Bienkowskaya, S. E. Spiridonov, N. N. Butorina, A. O. Bieńkowski // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13, № 11. – P. e0202841.
339. Paine T. D. Niche breadth and resource partitioning by four sympatric species of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) / T. D. Paine, M. C. Birch, P. Švihra // Oecologia. – 1981. – Vol. 48, № 1. – P. 1–4. – DOI 10.1007/BF00346979.
340. Paradis É. Interspecific competition for space between wetland plants with clonal growth / É. Paradis, C. J. Lortie, A. Desrochers // Wetlands. – 2014. – Vol. 34, № 5. – P. 1003–1012.
341. Pavlov I. N. Infestation by *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872), Its Associated Fungi, and Butt Rots in Stands of *Pinus sibirica* in South-Western Siberia / I. N. Pavlov, R. Vasaitis, Yu. A. Litovka (et al.) // Forests. – 2023. – Vol. 14, № 12. – Art. 2383. – DOI 10.3390/f14122383.
342. Pfeffer A. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). – Basel : Pro Entomologia, c/o Naturhistorisches Museum, 1995. – 310 p.
343. Phillips S. J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // Ecological Modelling. – 2006. – Vol. 190, № 3–4. – P. 231–259.
344. Piel F. Coniferous round wood imports from Russia and Baltic countries to Belgium. A pathway analysis for assessing risks of exotic pest insect introductions / F. Piel, M. Gilbert, C. De Canniere, J. C. Gregoire // Divers Distributions. – 2008. – № 14. – P. 318–328.
345. Pires A. Temperature coupling in cricket acoustic communication / A. Pires, R. R. Hoy // Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. – 1992. – Vol. 171, № 1. – P. 69–78. – DOI 10.1007/BF00195962.

346. Politov D. V. Phylogenetics, genogeography and hybridization of five-needle pines in Russia and neighboring countries / D. V. Politov, K. V. Krutovsky // Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability and pest resistance / eds. R. A. Snieszko (et al.). – Fort Collins : USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. – P. 85–97.

347. Popa V. The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control in forestry / V. Popa, E. Déziel, R. Lavallée (et al.) // Pest Management Science. – 2012. – Vol. 68, № 7. – P. 963–975.

348. Proença D. N. Chitinophaga costaii sp. nov., an endophyte of Pinus pinaster, and emended description of Chitinophaga niabensis / D. N. Proença, M. F. Nobre, P. V. Morais // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2014. – Vol. 64, Pt 4. – P. 1237–1243. – DOI 10.1099/ijms.0.053454-0.

349. Pureswaran D. S. The role of multimodal signals in species recognition between tree-killing bark beetles in a narrow sympatric zone / D. S. Pureswaran, B. S. Lindgren, J. H. Borden, S. I. Smith // Environmental Entomology. – 2016. – Vol. 45, № 3. – P. 582–591.

350. Raffa K. F. Chiral escape of bark beetles from predators responding to a bark beetle pheromone / K. F. Raffa, K. D. Klepzig // Oecologia. – 1989. – Vol. 80, № 4. – P. 566–569. – DOI 10.1007/BF00380082.

351. Raffa K. F. Natural history and ecology of bark beetles / K. F. Raffa, J. C. Grégoire, B. S. Lindgren // Bark beetles : biology and ecology of native and invasive species / edited by F. E. Vega, R. W. Hofstetter. – London; San Diego : Academic Press, 2015. – P. 1–40.

352. Raske A. G. Decline and mortality of black spruce caused by spruce budworm defoliation and secondary organisms / A. G. Raske, W. J. Sutton. – 1986. – No. NX-236. – vi+29 p.

353. Rassati D. Alien wood-boring beetles in Mediterranean regions / D. Rassati, F. Lieutier, M. Faccoli // *Insects and diseases of Mediterranean forest systems*. – Cham : Springer International Publishing, 2016. – P. 293–327.

354. Rehner S. A. Phylogeny and systematics of the anamorphic, entomopathogenic genus *Beauveria* / S. A. Rehner, A. M. Minnis, G. H. Sung (et al.) // *Mycologia*. – 2011. – Vol. 103, № 5. – P. 1055–1073.

355. Reid C. R. Army ants dynamically adjust living bridges in response to a cost–benefit trade-off / C. R. Reid, M. J. Lutz, S. Powell (et al.) // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2015. – Vol. 112, № 49. – P. 15113–15118. – DOI 10.1073/pnas.1512241112.

356. Repe A. Ophiostomatoid fungi associated with three spruce-infesting bark beetles in Slovenia / A. Repe, T. Kirisits, B. Piškur (et al.) // *Annals of Forest Science*. – 2013. – Vol. 70. – P. 717–727.

357. Richardson D. M. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton / D. M. Richardson, P. Pyšek // *Diversity and Distributions*. – 2008. – Vol. 14, № 2. – P. 161–168.

358. Ritchie M. G. Characterization of female preference functions for *Drosophila montana* courtship song and a test of the temperature coupling hypothesis / M. G. Ritchie, M. Saarikettu, S. Livingstone, A. Hoikkala // *Evolution*. – 2001. – Vol. 55, № 4. – P. 721–727. – DOI 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00806.x.

359. Roets F. *Ophiostoma gemellus* and *Sporothrix variecibatus* from mites infesting *Protea* infructescences in South Africa / F. Roets, Z. W. de Beer, M. J. Wingfield (et al.) // *Mycologia*. – 2008. – Vol. 100, № 3. – P. 496–510.

360. Roques A. Planting sentinel European trees in Eastern Asia as a novel method to identify potential insect pest invaders / A. Roques, J. Fan, B. Courtial (et al.) // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol. 10, № 5. – e0120864. – URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120864>.

361. Rosa C. A. Yeasts from tropical forests: Biodiversity, ecological interactions, and as sources of bioinnovation / C. A. Rosa, M. A. Lachance, S.

Limtong (et al.) // *Yeast*. – 2023. – Vol. 40, № 11. – P. 511–539. – DOI 10.1002/yea.3903.

362. Rudinsky J. A. Gallery initiation and male stridulation of the polygamous spruce bark beetle *Polygraphus rufipennis* Kirby / J. A. Rudinsky, P. T. Oester, L. C. Ryker // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1978. – Vol. 71. – P. 317–321.

363. Ryker L. C. Acoustic studies of *Dendroctonus* bark beetles / L. C. Ryker // *Florida Entomologist*. – 1988. – Vol. 71, № 4. – P. 447–461.

364. Ryker L. C. Sound production in Scolytidae: Aggressive and mating behavior of mountain pine beetle / L. C. Ryker, J. A. Rudinsky // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1976. – Vol. 69, № 4. – P. 677–680.

365. Ryss A. Y. Long-term survival of the wood-inhabiting nematode *Bursaphelenchus ulmophilus* in cultures of insect-dispersed and nematode-dispersed fungi / A. Y. Ryss, A. O. Seliuk // *Nematology*. – 2026. – Vol. 1 (aop). – P. 1–9.

366. Ryss A. Y. The simplest “field” methods for extraction of nematodes from plants, wood, insects and soil with additional description how to keep extracted nematodes alive for a long time / A. Y. Ryss // *Parazitologiya*. – 2017. – Vol. 51, № 1. – P. 57–67.

367. Sanborn A. F. Acoustic signals and temperature / A. F. Sanborn // *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution* / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2006. – P. 111–125.

368. Sanborn A. F. Thermoregulation and endothermy in the large western cicada *Tibicen cultriformis* (Hemiptera: Cicadidae) / A. F. Sanborn // *Journal of Thermal Biology*. – 2004. – Vol. 29, № 2. – P. 97–101.

369. Sanborn A. F. Thermoregulation and the effect of body temperature on call temporal parameters in the cicada *Diceroprocta olympusa* (Homoptera: Cicadidae) / A. F. Sanborn, S. Mater // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 2000. – Vol. 125. – P. 141–148.

370. Sasakawa M. Stridulatory Organs of Japanese Pine Bark Beetles (Coleoptera: Scolytidae) / M. Sasakawa, Y. Yoshiyasu // Kontyû. – 1983. – Vol. 51, № 4. – P. 493–501.
371. Sauvard D. General biology of bark beetles / D. Sauvard // Bark and Wood Boring Insects on Living Trees in Europe, a Synthesis / eds. F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti (et al.). – Dordrecht : Springer, 2007. – P. 41–51.
372. Sauvard D. Weevils and bark beetles (Coleoptera, Curculionoidea). Chapter 8.2 / D. Sauvard, M. Branco, F. Lakatos (et al.) // BioRisk. – 2010. – Vol. 4. – P. 219–266.
373. Schedl K. E. Scolytidae, Platypodidae / K. E. Schedl // Catalogus Regionis Paelearctica / ed. A. Winkler. – Wien, 1932. – P. 1632–1647.
374. Schmitz R. F. Effect of competition on survival in western Oregon of the Douglas-Fir beetle / R. F. Schmitz, J. A. Rudinsky. – 1968. – 42 p.
375. Schroeder L. M. Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees / L. M. Schroeder, Å. Lindelöw // Agricultural and Forest Entomology. – 2002. – Vol. 4, № 1. – P. 47–56.
376. Sevim A. The internal bacterial diversity of stored product pests / A. Sevim, E. Sevim, M. Demirci (et al.) // Annals of Microbiology. – 2016. – Vol. 66, № 2. – P. 749–764. – DOI 10.1007/s13213-015-1166-7.
377. Seybold S. J. De novo biosynthesis of the aggregation pheromone components ipsenol and ipsdienol by the pine bark beetles *Ips paraconfusus* Lanier and *Ips pini* (Say)(Coleoptera: Scolytidae) / S. J. Seybold, D. R. Quilici, J. A. Tillman (et al.) // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1995. – Vol. 92, № 18. – P. 8393–8397.
378. Shoemaker D. D. W. Wolbachia and the evolution of reproductive isolation between *Drosophila recens* and *Drosophila subquinaria* / D. D. W. Shoemaker, V. Katju, J. Jaenike // Evolution. – 1999. – Vol. 53, № 4. – P. 1157–1164.

379. Sivalinghem S. Acoustic communication in the pine engraver bark beetle, *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae) : diss. ... / S. Sivalinghem. – Ottawa : Carleton University, 2012. – 136 p.
380. Six D. L. Ecological and evolutionary determinants of bark beetle–fungus symbioses / D. L. Six // *Insects*. – 2012. – Vol. 3, № 1. – P. 339–366.
381. Six D. L. Effects of mycangial fungi and host tree species on progeny survival and emergence of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) / D. L. Six, T. D. Paine // *Environmental Entomology*. – 1998. – Vol. 27, № 6. – P. 1393–1401.
382. Six D. L. The role of phytopathogenicity in bark beetle–fungus symbioses: a challenge to the classic paradigm / D. L. Six, M. J. Wingfield // *Annual Review of Entomology*. – 2011. – Vol. 56, № 1. – P. 255–272.
383. Soldatov V. V. *Polygraphus proximus* in the Krasnoyarsk territory / V. V. Soldatov, D. V. Golubev, E. M. Ostroshinskaya, Yu. I. Gninenko // *Invasive dendrophilous organisms - challenges and protection operations* / ed. Yu. I. Gninenko. – Pushkino : VNIILM, 2019. – P. 104–109.
384. Souroukis K. Factors that possibly influence variation in the calling song of field crickets: Temperature, time and male size, age and wing morphology / K. Souroukis, W. H. Cade, G. Rowell // *Canadian Journal of Zoology*. – 1992. – Vol. 70. – P. 950–955.
385. Stauffer C. A molecular method for differentiating sibling species within the genus *Ips* / C. Stauffer // *Proceedings: Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests* / eds. J. C. Grégoire, A. M. Liebhold, F. M. Stephen (et al.). – (S. l.) : USDA Forest Service, 1997. – P. 87–91.
386. Stauffer C. *Ips amitinus* var. *montana* (Coleoptera, Scolytidae) is synonymous to *Ips amitinus* : a morphological, behavioural and genetic re-examination / C. Stauffer, M. Zuber // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 1998. – Vol. 26. – P. 171–183.
387. Stebbing E. P. *Indian forest insects*. – London : Eyre and Spottiswoode, 1914.

388. Steinwender B. Different effects of the insect pathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae) / B. Steinwender, H. Krenn, R. Wegensteiner // *Journal of Plant Diseases and Protection*. – 2010. – Vol. 117, № 1. – P. 33–38.

389. Stewart K. W. Vibratory communication and mate searching behaviour in stoneflies / K. W. Stewart, J. B. Sandberg // *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution* / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2005. – P. 179–186.

390. Sueur J. Ambient temperature and sound power of cicada calling songs (Hemiptera: Cicadidae: Tibicina) / J. Sueur, A. F. Sanborn // *Physiological Entomology*. – 2003. – Vol. 28. – P. 340–343.

391. Sueur J. Insect species and their songs / J. Sueur // *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution* / eds. S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton : CRC Press, 2005. – P. 207–219.

392. Sung G. H. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi / G. H. Sung, N. L. Hywel-Jones, J. M. Sung (et al.) // *Studies in Mycology*. – 2007. – Vol. 57. – P. 5–59.

393. Susoy V. Preferential host switching and codivergence shaped radiation of bark beetle symbionts, nematodes of *Micoletzkyia* (Nematoda: Diplogastridae) / V. Susoy, M. Herrmann // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2014. – Vol. 27, № 5. – P. 889–898.

394. Swaby J. A. Acoustic and olfactory behavior of *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae) during host invasion and colonization / J. A. Swaby, J. A. Rudinsky // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. – 1976. – Vol. 81. – P. 421–432.

395. Symonds M. R. The evolution of pheromone diversity / M. R. Symonds, M. A. Elgar // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2008. – Vol. 23. – P. 220–228.

396. Taft S. Pheromone Production by an Invasive Bark Beetle Varies with Monoterpene Composition of its Naïve Host / S. Taft, A. Najar, N. Erbilgin // *Journal*

of Chemical Ecology. – 2015. – Vol. 41, № 6. – P. 540-549. – DOI 10.1007/s10886-015-0590-x.

397. Takagi E. Colonization success of a tree-killing bark beetle: Geographic variation and mismatch with host preference / E. Takagi // Ecology and Evolution. – 2023. – Vol. 13, № 7. – P. e10274. – DOI 10.1002/ece3.10274.

398. Takagi E. Host preference of the tree-killing bark beetle *Polygraphus proximus* across a geographic boundary separating host species / E. Takagi // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2022. – Vol. 170, № 11. – P. 1001–1007.

399. Takagi E. Host Preferences of the Bark Beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Japan during an Endemic Population Phase / E. Takagi // The Coleopterists' Bulletin. – 2024. – Vol. 78, № 4. – P. 537–545.

400. Takagi E. Mass mortality of *Abies veitchii* caused by *Polygraphus proximus* associated with tree trunk diameter in Japan / E. Takagi, D. Masaki, K. Köbayashi, S. Y. Takei // Forest Ecology and Management. – 2018. – Vol. 428. – P. 14–19.

401. Takagi E. Reemergence and sister brood establishment in the bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) under laboratory conditions / E. Takagi, S. Yamanaka // Applied Entomology and Zoology. – 2024. – Vol. 59. – P. 111–116. – DOI 10.1007/s13355-023-00860-7.

402. Takagi E. Trunk diameter influences attack by *Polygraphus proximus* and subsequent mortality of *Abies veitchii* / E. Takagi, D. Masaki, K. Köbayashi, S. Y. Takei // Forest Ecology and Management. – 2021. – Vol. 479. – Art. 118617.

403. Takei S. Y. Distribution pattern of entry holes of the tree-killing bark beetle *Polygraphus proximus* / S. Y. Takei, K. Köbayashi, E. Takagi // PLoS One. – 2021. – Vol. 16, № 2. – P. e0246812.

404. Tischler W. Synökologie der Landtiere. — Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1955. — 414 S.

405. Tokuda M. Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinaceae) trees caused by *Parendacus abietinus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on mountain Unzen, Japan / M. Tokuda, M. Shoubu, D. Yamaguchi, J. Yukawa // *Applied Entomology and Zoology*. – 2008. – Vol. 43, № 1. – P. 1–10.

406. Tokuda M. Description of the immature stages of *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) / M. Tokuda, D. Yamaguchi, J. Yukawa // *Entomological Science*. – 2008. – Vol. 11, № 1. – P. 73–82.

407. Torr P. Vibrations as a novel signal for host location by parasitic nematodes / P. Torr, S. Heritage, M. J. Wilson // *International Journal for Parasitology*. – 2004. – Vol. 34, № 9. – P. 997–999. – DOI 10.1016/j.ijpara.2004.05.003.

408. Trach V. A. Mites of the genus *Proctolaelaps* Berlese, 1923 (Acari: Mesostigmata: Melicharidae) associated with bark beetles in Asian Russia / V. A. Trach, A. A. Khaustov // *Acarina*. – 2017. – Vol. 25, № 2. – P. 151–163. – DOI 10.21684/0132-8077-2017-25-2-151-163.

409. Tsui C. K. Population structure of mountain pine beetle symbiont *Leptographium longiclavatum* and the implication on the multipartite beetle-fungi relationships / C. K. Tsui, L. Farfan, A. D. Roe (et al.) // *PLoS ONE*. – 2014. – Vol. 9, № 8. – Article e105455. – DOI 10.1371/journal.pone.0105455.

410. Tykarski P. Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland / P. Tykarski // *Forest Ecology and Management*. – 2006. – Vol. 225, № 1-3. – P. 146–159.

411. Ulyshen M. D. Spatial and temporal patterns of beetles associated with coarse woody debris in managed bottomland hardwood forests / M. D. Ulyshen, J. L. Hanula, S. Horn (et al.) // *Forest Ecology and Management*. – 2004. – Vol. 199, № 2-3. – P. 259–272.

412. Ulyshen M. D. Wood decomposition as influenced by invertebrates / M. D. Ulyshen // *Biological Reviews*. – 2016. – Vol. 91, № 1. – P. 70–85. – DOI 10.1111/brv.12158.
413. Van Asperen K. A study of housefly esterases by means of a sensitive colorimetric method / K. Van Asperen // *Journal of Insect Physiology*. – 1962. – Vol. 8, № 4. – P. 401–416.
414. Vannini A. First report of the ambrosia beetle *Xylosandrus compactus* and associated fungi in the Mediterranean maquis in Italy, and new host–pest associations / A. Vannini, M. Contarini, M. Faccoli (et al.) // *Bulletin of European and Mediterranean Plant Protection Organization*. – 2017. – Vol. 47, № 1. – P. 100–103.
415. Vasanthakumar A. Characterization of gut-associated bacteria in larvae and adults of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* Zimmermann / A. Vasanthakumar, I. Delalibera Jr, J. Handelsman (et al.) // *Environmental Entomology*. – 2006. – Vol. 35, № 6. – P. 1710–1717.
416. Vaz A. B. M. A multiscale study of fungal endophyte communities of the foliar endosphere of native rubber trees in Eastern Amazon / A. B. M. Vaz, P. L. C. Fonseca, L. R. Leite (et al.) // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8, № 1. – Art. 16151. – DOI 10.1038/s41598-018-34622-1.
417. Vettraino A. M. Sentinel trees as a tool to forecast invasions of alien plant pathogens / A. M. Vettraino, A. Roques, A. Yart (et al.) // *PloS ONE*. – 2015. – Vol. 10, № 3. – P. e0120571.
418. Viklund L. Identification of sex-specific compounds in the invasive four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* / L. Viklund, Y. Baranchikov, M. Schroeder (et al.) // *Chemoecology*. – 2022. – Vol. 32. – P. 183–195. – DOI 10.1007/s00049-022-00377-5.
419. Viklund L. New Insights into the Composition of Aggregation Pheromones in *Polygraphus poligraphus*, *Polygraphus punctifrons*, *Polygraphus subopacus* and *Polygraphus proximus* / L. Viklund, J. Bång, M. Schroeder, E. Hedenström // *Journal of Chemical Ecology*. – 2025. – Vol. 51, № 1. – P. 25.

420. von Helversen D. Korrespondenz zwischen Gesang und auslösendem Schema bei Feldheuschrecken / D. von Helversen, O. von Helversen // *Nova Acta Leopoldina*. – 1981. – Vol. 54. – P. 449–462.

421. Voolma K. Distribution and spread of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) around the Gulf of Finland: a comparative study with notes on rare species of Estonia, Finland and North-Western Russia / K. Voolma, M. Yu. Mandelshtam, A. N. Shcherbakov (et al.) // *Entomologica Fennica*. – 2004. – Vol. 15, № 4. – P. 198–210. – DOI 10.33338/ef.8422.

422. Walker T. J. Effects of temperature on rates in poikilotherm nervous systems: Evidence from the calling songs of meadow katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: *Orchelimum*) and reanalysis of published data / T. J. Walker // *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. – 1975. – Vol. 101, № 1. – P. 57–69. – DOI 10.1007/BF00660119.

423. Wang Z. Abundance and diversity of ophiostomatoid fungi associated with the Great Spruce Bark Beetle (*Dendroctonus micans*) in the Northeastern Qinghai-Tibet Plateau / Z. Wang, Q. Zhou, G. Zheng (et al.) // *Frontiers in Microbiology*. – 2021. – Vol. 12. – P. 721395. – DOI 10.3389/fmicb.2021.721395.

424. Wang Z. Ophiostomatalean fungi associated with *Polygraphus* bark beetles in the Qinghai-Tibet Plateau, China / Z. Wang, C. Liu, X. Song (et al.) // *MycoKeys*. – 2024. – Vol. 110. – P. 93–115. – DOI 10.3897/mycokeys.110.135538.

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

426. Wegensteiner R. Laboratory Evaluation of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Against the Bark Beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) / R. Wegensteiner // *Bulletin OILB/SROP*. – 1996. – Vol. 19. – P. 186–189.

427. Wegensteiner R. Natural enemies of bark beetles: predators, parasitoids, pathogens, and nematodes / R. Wegensteiner, B. Wermelinger, M. Herrmann // *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species* / ed. by F. E. Vega, R. W. Hofstetter. – San Diego : Academic Press, 2015. – P. 247–304.

428. Weltzin J. F. Biological invaders in a greenhouse world: will elevated CO₂ fuel plant invasions? / J. F. Weltzin, R. T. Belote, N. J. Sanders // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2003. – Vol. 1, № 3. – P. 146–153.
429. Werren J. H. Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology / J. H. Werren, L. Baldo, M. E. Clark // *Nature Reviews Microbiology*. – 2008. – Vol. 6, № 10. – P. 741–751. – DOI 10.1038/nrmicro1969.
430. Wessel A. Stridulation in the Coleoptera – an overview / A. Wessel // *Insect sounds and communication* / ed. by S. Drosopoulos, M. F. Claridge. – Boca Raton, Fla. : CRC Press, 2006. – P. 397–430.
431. Whitney H. S. *Entomocorticium dendroctoni* gen. et sp. nov. (Basidiomycotina), a possible nutritional symbiote of the mountain pine beetle in lodgepole pine in British Columbia / H. S. Whitney, R. J. Bandoni, F. Oberwinkler // *Canadian Journal of Botany*. – 1987. – Vol. 65, № 1. – P. 95–102.
432. Wichmann H. E. Beitrag zur Kenntnis des stridulationsapparates der Borkenkäfer / H. E. Wichmann // *Entomologische Blätter*. – 1912. – Bd. 8. – S. 8–10.
433. Witasek. Amitinuswit - eight-toothed spruce bark beetle (*Ips amitinus*). – URL: <https://www.witasek.com/shop/en/pheromone-traps-attractants/pest-control-attractants/127/amitinuswit-eight-toothed-spruce-bark-beetle-ips-amitinus> (дата обращения: 12.10.2024).
434. Witrylak M. Studies of the biology, ecology, phenology, and economic importance of *Ips amitinus* (Eichh.)(Col., Scolytidae) in experimental forests of Krynica (Beskid Sadecki, southern Poland) / M. Witrylak // *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*. – 2008. – Vol. 7, № 1. – P. 75–92.
435. Wood S. L. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic index / S. L. Wood, D. E. Bright // *Great Basin Naturalist Memoirs*. – 1992. – Vol. 13. – P. 1–1553.

436. Wood S. L. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph / S. L. Wood // Great Basin Naturalist Memoirs. – 1982. – Vol. 6. – P. 1–1359.

437. Wu H. Activities of four enzymes in *Galleria mellonella* larvae infected with entomopathogenic nematode *Heterorhabditis beicherriana* n. sp. / H. Wu, Q. Liu, X. Li (et al.) // African Journal of Agricultural Research. – 2013. – Vol. 8, № 25. – P. 3245–3250. – DOI 10.5897/AJAR11.743.

438. Xiang Q.-P. Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization, and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes / Q.-P. Xiang, R. Wei, Y.-Z. Shao (et al.) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2015. – Vol. 82, Part A. – P. 1–14. – DOI 10.1016/j.ympev.2014.10.008.

439. Yamaguchi H. Survey and population studies of beetles in wind-swept areas in Hokkaido (II). Beetle infestations on wind-thrown trees in the second year, in 1955 / H. Yamaguchi // Bulletin of the Government Forest Experiment Station. – 1963. – Vol. 151. – P. 53–73.

440. Yamaoka Y. *Ophiostoma* species associated with bark beetles infesting three *Abies* species in Nikko, Japan / Y. Yamaoka, H. Masuya, N. Ohtaka (et al.) // Journal of Forest Research. – 2004. – № 9. – P. 67–74.

441. Yandell K. L. Sound production of *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera, Scolytidae): a comparison of populations from three host pines in Oregon / K. L. Yandell // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. – 1984. – Vol. 97. – P. 180–187.

442. Yturralde K. M. Characterization of stridulatory structures and sounds of the larger Mexican pine beetle, *Dendroctonus approximatus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) / K. M. Yturralde, R. W. Hofstetter // Florida Entomologist. – 2015. – Vol. 98, № 2. – P. 516–527.

443. Zare R. A revision of *Verticillium* section *Prostrata*. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* / R. Zare, W. Gams // Nova Hedwigia. – 2001. – Vol. 73, № 1-2. – P. 1–50.

444. Zimmermann G. Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii* / G. Zimmermann // *Biocontrol Science and Technology*. – 2007. – Vol. 17, № 6. – P. 553–596.

445. Zolk K. Kodumaa üraseklased (Ipidae) ühes lühikese ülevaatega nende bionoomiast ja levimisest Eestis (Die Borkenkäfer (Ipidae) Estlands mit kurzer Berücksichtigung ihrer Bionomie und Verbreitung) / K. Zolk // *Eesti Metsanduse Aastaraamat* (Estländisches Forstwirtschaftliches Jahrbuch, Tartu). – 1932. – Vol. 6. – P. 127–176.

446. Zolk K. Metsakahjurite esinemine Eestis 1934 (Das Vorkommen der Forstschädlinge in Estland im Jahre 1934) / K. Zolk // *Eesti Metsanduse Aastaraamat* (Estländisches Forstwirtschaftliches Jahrbuch, Tartu). – 1935. – Vol. 7. – P. 614–638.

447. Zuber M. Odour production and pheromone response in the European engraver bark beetles, *Ips amitinus* (Eichh.) and *Ips amitinus* var. *montana* Fuchs (Col., Scolytidae) / M. Zuber, H. Meyer, U. Kohnle, W. Francke // *Journal of Applied Entomology*. – 1993. – Vol. 115, № 1-5. – P. 462–465.

448. Zumr V. Spatial distribution of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) in Norway spruce and their indifference in relation to forest belts / V. Zumr // *Lesnictvi*. – 1984. – Vol. 30. – P. 509–522.

Приложение А

Список основных работ по теме диссертации

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., Глупов В. В. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Hypocreales) 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, Hypocreales) 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. *Dryocoetiops 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., Шилоносоев 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., Kuznetzova 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., Грунтенко 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, № S5. – 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., Polyanina 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.

Приложение Б

Таблица Б.1. Географический охват и источники материала по модельным видам короедов (*Polygraphus proximus* и *Ips amitinus*)

№	Регион (субъект РФ)	Районы / точки сбора	Год(ы) сбора	Вид(ы), для которых собирается материал	Примечания / Статус находки
1	Сахалинская область	Южно-Сахалинский, Томаринский	2015, 2017	<i>P. proximus</i>	Материал для анализа фауны и филогеографии и симбионтов, анализ акустических сигналов близкородственных видов.
2	Приморский край	Уссурийский, Лазовский, г. Владивосток	2014, 2022, 2023	<i>P. proximus</i>	Материал для анализа фауны и филогеографии, симбионтов.
3	Республика Алтай	Майминский, Турочакский, Усть-Коксинский, Чойский	2011, 2013	<i>P. proximus</i>	Рекогносцировочные сборы на ранней стадии инвазии
4	Томская область	Томский, Кожевниковский, Бакчарский, Кривошеинский,	2008–2025	<i>P. proximus</i> , <i>I. amitinus</i>	Основной район работ. Материал для всех типов анализов: мониторинг ППП, эксперименты, демография, симбионты, акустика и др. Мониторинг появления новых трофических связей на стационаре «Кедр».

№	Регион (субъект РФ)	Районы / точки сбора	Год(ы) сбора	Вид(ы), для которых собран материал	Примечания / Статус находки
		Каргасокский, Чаинский, Зырянский, Асиновский, Тегульдетский, Первомайский, Шегарский			
5	Кемеровс кая область	Тайгинский ГО, Яшкинский, Юргинский (и др.*)	2014, 2016, 2019, 2022	<i>P. proximus</i> , <i>I.</i> <i>amitinus</i>	Оба вида найдены в Тайгинском, Яшкинском, Юргинском р-нах; только <i>P. proximus</i> – в Яйском, Ижморском, Мариинском, Тисульском, Промышленовском, Таштагольском.
6	Новосиби рская область	Болотнинский, Колыванский (и др.*)	2013, 2022, 2023	<i>P. proximus</i> , <i>I.</i> <i>amitinus</i>	Оба вида найдены в Болотнинском и Колыванском р-нах; только <i>P. proximus</i> – в Новосибирском, Маслянинском, Тогучинском. Мониторинг появления новых трофических связей в ЦСБС СО РАН.
7	Красноярс кий край	Козульский, Емельяновски й	2013	<i>P. proximus</i>	Рекогносцировочные сборы
8	Республик а Бурятия	Кабанский	2014, 2021	<i>P. proximus</i>	Вид не обнаружен в 2014 г., обнаружен в 2021 г. (см. Гл. 3), сборы для филогенетики и хищной энтомофауны

№	Регион (субъект РФ)	Районы / точки сбора	Год(ы) сбора	Вид(ы), для которых собран материал	Примечания / Статус находки
9	Свердловс кая область	Нижнесергинс кий МО, г. Екатеринбург	2013	<i>P. proximus</i>	На момент обследования целевой вид не обнаружен, собраны хищники и консорты пихты сибирской
10	Ленингра дская область	Всеволжский, Гатчинский	2022	– (<i>I. amitinus</i>)	Целевой вид <i>I. amitinus</i> не обнаружен, собраны хищники
11	Калининг радская область	Зеленоградски й, Неманский, Полесский, Правдинский, Славский	2021	– (<i>I. amitinus</i>)	Целевой вид <i>I. amitinus</i> не обнаружен, собраны хищники

Приложение В

Таблица В.1. Географическая привязка материалов для реконструкции филогенетики *Ips amitinus*

Местоположение	Координаты (GPS)	Сборщик	Год	Источник	N
Чехия	50°00'38" с.ш., 14°51'11" в.д.	М. Книжек	2022	Сосна веймутова (<i>Pinus strobus</i>)	8
Болгария	42°05'19.37" с.ш., 23°48'20.91" в.д.	Д. Дойчев, Д. Пиларска	2021	Сосна румелийская (<i>Pinus peuce</i>)	10
Словакия	49°25'32.6" с.ш., 19°13'18.1" в.д.	Х. Николов	2024	Ель европейская (<i>Picea abies</i>)	10
Австрия	47°12'09" с.ш., 11°26'58" в.д.	М.Ю. Мандельштам	2007	Кедровая сосна европейская (<i>Pinus cembra</i>)	4
Австрия	48°22'01" с.ш., 15°06'35" в.д.	К. Штауффер	1998	Ель европейская (<i>Picea abies</i>)	2
Швейцария	46°29'13" с.ш., 9°54'36" в.д.	М. Цубер, К. Штауффер	1996	Кедровая сосна европейская (<i>Pinus cembra</i>)	2
Россия, Ленинградская обл.	60°22'55.0" с.ш., 30°11'34.4" в.д.	М.Ю. Мандельштам	2004	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i>)	1
Россия, Калининградская обл.	54°59'41" с.ш. 21°30'21" в.д.	Л.С. Володина	2015	Феромонная ловушка в ельнике (<i>Picea abies</i>)	1

Местоположение	Координаты (GPS)	Сборщик	Год	Источник	N
Россия, Томская обл. (Ипатово)	56°19'57,7" с.ш. 85°02'44,4" в.д.	И.А Керчев	2019	Сосна сибирская (<i>Pinus sibirica</i>)	8
Россия, Томская обл. (Аксёново)	56°19'21,0" с.ш. 85°08'02,3" в.д.	Н.А. Смирнов	2019		8
Россия, Томская обл. (Белоусово)	56°18'34,9" с.ш. 85°10'21,5" в.д.	И.А Керчев	2019		1
Россия, Томская обл. (Петухово)	56°20'01,7" с.ш. 85°16'14,3" в.д.	И.А Керчев	2019		8

Приложение Г

Таблица Г.1. Местонахождения *Ips amitinus* на 2023 г. на территории Западной Сибири, с указанием субъектов Российской Федерации, муниципальных районов, ближайших населенных пунктов, их географических координат и краткой характеристикой местообитаний

№ п/ п	Область	Район (Подзона)	Населенный пункт	Координаты	Описание участка леса и возраст деревьев
1	Томская	Первомайский р-н (южная тайга)	д. Туендат	57°08'06" с. ш., 86°25'14" в. д.	Чистый разнотравный кедровник с единичным участием ели и березы. Возраст кедр 130 лет.
2		Томский р-н (подтайга)	с. Губино	56°35'31" с. ш., 84°37'32" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 130–190 лет, преимущественно чистый, реже с примесью сосны, ели и пихты.
3		Томский р-н (подтайга)	д. Коломино	56°34'03" с. ш., 84°44'42" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 150 лет.
4		Томский р-н (подтайга)	д. Поросино	56°33'16" с. ш., 84°45'46" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 75–120 лет, с примесью ели, березы, реже сосны и пихты.
5		Томский р-н (подтайга)	с. Зоркальцево	56°31'11" с. ш., 84°44'12" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–190 лет,

№ п/ п	Область	Район (Подзона)	Населенный пункт	Координаты	Описание участка леса и возраст деревьев
					преимущественно чистый или с примесью ели, пихты и сосны, реже березы и осины.
6		Томский р-н (подтайга)	с. Нижне-Сеченово	56°30'45" с. ш., 84°38'49" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 100–180 лет, с примесью сосны, ели, реже пихты и березы.
7		Томский р-н (подтайга)	пос. Заварзино	56°27'50" с. ш., 85°05'45" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 125–140 лет, с примесью пихты и ели, реже сосны.
8		Томский р-н (подтайга)	д. Аркашево	56°26'35" с. ш., 84°16'28" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 120–170 лет.
9		Томский р-н (подтайга)	д. Большое и Малое Протопопово	56°25'37" с. ш., 85°09'11" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 85–140 лет, с примесью ели.
10		Томский р-н (подтайга)	д. Плотниково	56°23'22" с. ш., 85°15'29" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 120–140 лет.
11		Томский р-н (подтайга)	д. Магадаево	56°22'29" с. ш., 85°05'08" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–140 лет, с примесью ели, сосны и березы.
12		Томский р-н (подтайга)	с. Богашево	56°21'45" с. ш., 85°08'54" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 75–16* лет.

№ п/ п	Область	Район (Подзона)	Населенный пункт	Координаты	Описание участка леса и возраст деревьев
13		Томский р-н (подтайга)	с. Лучаново	56°21'28" с. ш., 85°03'15" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–150 лет.
14		Томский р-н (подтайга)	д. Некрасово	56°20'44" с. ш., 85°07'50" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 75–160 лет.
15		Томский р-н (подтайга)	с. Петухово	56°19'37" с. ш., 85°15'54" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 90–170 лет.
16		Томский р-н (подтайга)	д. Аксеново	56°19'24" с. ш., 85°08'06" в. д.	Припоселковый кедровник с насаждениями разнотравной и мшистой группы типов лесов, с возрастом деревьев 95–160 лет.
17		Томский р-н (подтайга)	д. Белоусово	56°18'49" с. ш., 85°10'42" в. д.	Припоселковый кедровник, разнотравные кедровые и сосновые древостои с участием <i>P. sibirica</i> , с возрастом деревьев 85–150 лет.
18		Томский р-н (подтайга)	с. Курлек	56°13'35', 84°52'02'	Научный стационар «Кедр», коллекционные посадки хвойных с возрастом деревьев кедра 40 лет.
19		Томский р-н (подтайга)	с. Батурино	56°12'38" с. ш., 85°02'04 в. д.	Сложное двухъярусное насаждение разнотравной группы типов леса, с преобладанием кедра в породном составе и с примесью пихты, ели, сосны и березы в первом ярусе и преобладанием пихты с примесью кедра и ели во втором ярусе

№ п/ п	Область	Район (Подзона)	Населенный пункт	Координаты	Описание участка леса и возраст деревьев
20		Томский р-н (подтайга)	с. Яр	56°09'45" с. ш., 84°56'10" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 100–160 лет, с примесью сосны, реже ели, пихты и березы.
21		Шегарский р-н (подтайга)	с. Мельниково	56°33'55" с. ш., 84°05'43" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 140 лет.
22		Кожевниковски й р-н (граница подтайги и лесостепи)	с. Базой	55°45'17"– 55°46'23" с. ш., 83°20'54"– 83°22'20" в. д.	Разнотравные кедровые насаждения с возрастом деревьев 95–190 лет, с примесью ели, сосны, березы и осины.
23	Кемеровска я	Тайгинский городской округ (южная тайга)	пос. Кедровый	56°06'47" с. ш., 85°40'36,7" в. д.	Разнотравные кедровники с возрастом деревьев 130–150 лет.
24		Яшкинский р-н (южная тайга)	д. Нижнешубино	55°59'30" с. ш., 85°14'16" в. д.	Чистые широколиственные и разнотравные кедровники с возрастом деревьев 140–150 лет.
25		Яшкинский р-н (южная тайга)	д. Иткара	55°57'21" с. ш., 84°59'21" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 130–160 лет, с примесью сосны.
26		Яшкинский р-н (южная тайга)	д. Ботьево	55°55'47" с. ш., 85°13'50" в. д.	Чистые широколиственные кедровники с возрастом деревьев 120–150 лет.

№ п/ п	Область	Район (Подзона)	Населенный пункт	Координаты	Описание участка леса и возраст деревьев
27		Яшкинский р-н (южная тайга)	д. Балахнино	55°54'26" с. ш., 85°14'17" в. д.	Чистые широколиственные кедровники с возрастом деревьев 120–150 лет.
28		Яшкинский р-н (южная тайга)	с. Красноселка	55°52'18" с. ш., 85°12'57" в. д.	Широколиственные кедровые насаждения с возрастом деревьев 140 лет, с примесью ели.
29		Яшкинский р-н (южная тайга)	д. Власково	55°45'31" с. ш., 85°24'31" в. д.	Чистые разнотравные кедровники с возрастом деревьев 150 лет, с единичным участием сосны.
30		Яшкинский р-н (южная тайга)	пос. Пашково	55°02'56" с. ш., 85°08'02" в. д.	Разнотравные кедровники с возрастом деревьев 160–230 лет, с примесью ели.
31		Яшкинский р-н (южная тайга)	д. Мелково	55°01'36" с. ш., 85°10'58" в. д.	Разнотравные кедровники с возрастом деревьев 120–140 лет.
32		Кемеровский р- н (зона лесостепи)	д. Подъяково	55°33'49" с. ш., 85°50'32" в. д.	Разнотравный островной кедровый бор с возрастом деревьев 120–140 лет.
33		Кемеровский р- н (зона лесостепи)	д. Старая Балахонка	55°32'16" с. ш., 85°53'03" в. д.	Разнотравный островной кедровый бор, с возрастом деревьев 120–140 лет.
34	Новосибир- ская	Болотнинский р-н (граница подтайги и лесостепи)	д. Старобибеево	55°42'34" с. ш., 83°42'11" в. д.	Припоселковый разнотравный кедровник с возрастом деревьев 150 лет.

№ п/ п	Область	Район (Подзона)	Населенный пункт	Координаты	Описание участка леса и возраст деревьев
35		Колыванский р-н (граница подтайги и лесостепи)	с. Кандаурово	55°42'05" с. ш., 83°17'33" в. д.	Разнотравные и долгомошно-хвощевые кедровники с возрастом деревьев 120–170 лет, с примесью ели и единичным участием березы.

Использованные сокращения: Д. – деревня; С. – село; Пос. – поселок.

Приложение Д

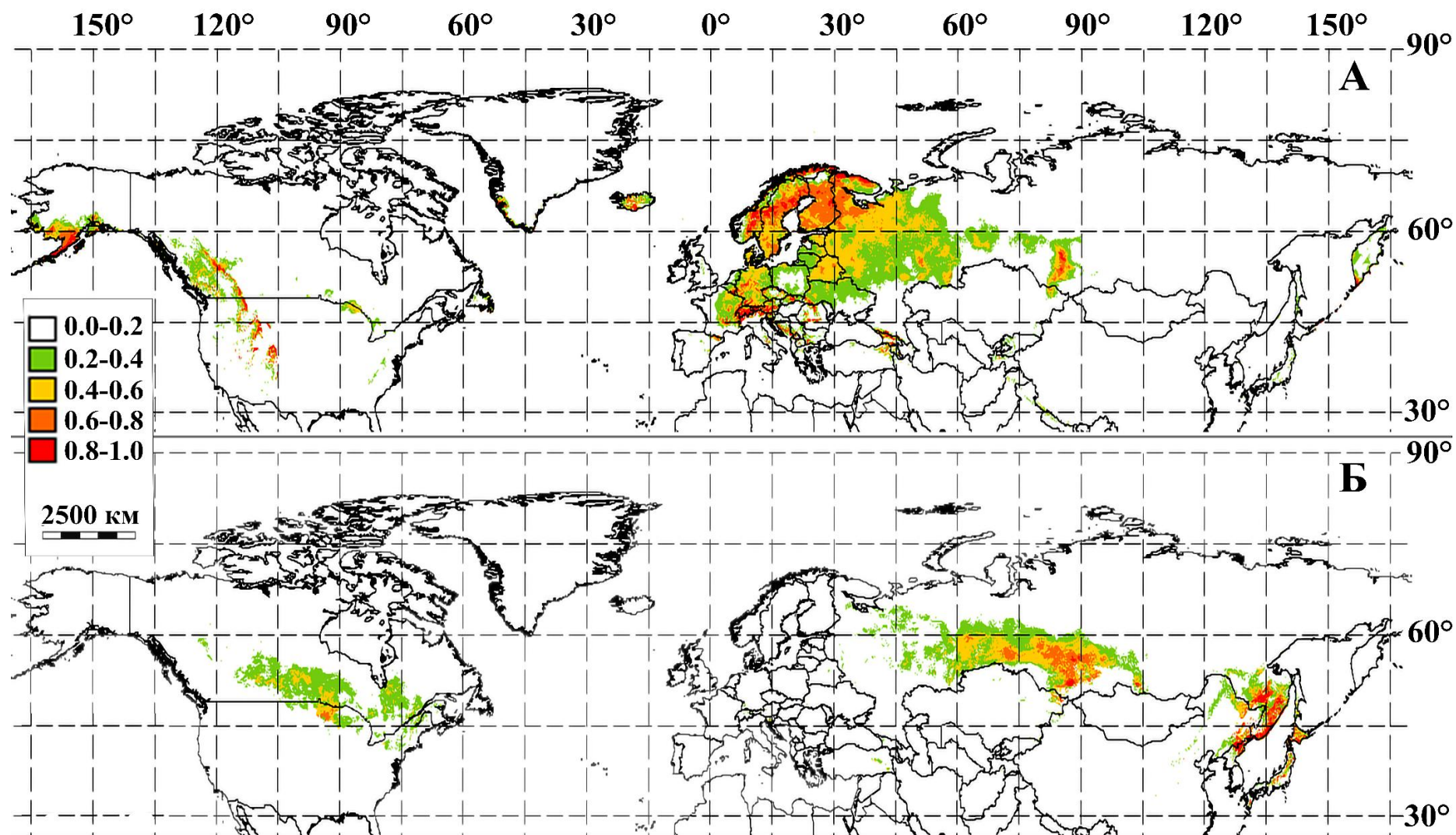


Рисунок Д1. Потенциальный ареал *Ips amitinus* (А) и *Polygraphus proximus* (Б) в Голарктике, построенной в среде Махент (в легенде представлен относительный коэффициент пригодности условий)