

УДК 581.55:595.768.24

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.67

**ИЗМЕНЕНИЕ НИЖНИХ ЯРУСОВ ФИТОЦЕНОЗОВ
ПИХТОВЫХ ЛЕСОВ В ОЧАГАХ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ
УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА (*POLYGRAPHUS PROXIMUS*
BLANDF.) НА ТЕРРИТОРИИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ***

*О.М. Шабалина*¹, канд. биол. наук, доц.

*И.Н. Безкоровайная*¹, д-р биол. наук, проф.

*Ю.Н. Баранчиков*², канд. биол. наук, ст. науч. сотр.

¹Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 79, г. Красноярск, Россия, 660041; e-mail: shabalina11@bk.ru

²Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Академгородок, 50/28, г. Красноярск, Россия, 660036; e-mail: baranchikov-yuri@yandex.ru

В настоящее время пристальное внимание лесопатологов привлек новый агрессивный вредитель пихты сибирской – уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae)). До недавнего времени вид был известен в Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине, Курильских островах, в Корее, Японии и Северо-Восточном Китае, где обычно заселял ослабленные виды дальневосточных пихт, в основном *Abies nephrolepis* и *A. holophylla*. Первые деревья, погибшие под влиянием полиграфа в Красноярском крае, датировались 1976 г. Сейчас жук распространен на территории семи субъектов Сибирского федерального округа и встречен уже на 4,9 млн га пихтарников (или почти на трети ареала пихты сибирской, которая крайне неустойчива к воздействию *P. proximus*). Цель исследований – дать оценку состояния подроста, подлеска и травяного яруса в пихтовых древостоях, поврежденных полиграфом уссурийским на территории Красноярского края. Исследования проводились в южно-таежных травяных пихтарниках на территории Красноярского края. Изучены изменения нижних ярусов в пихтовых фитоценозах с различной степенью повреждения древостоя уссурийским полиграфом. Естественное возобновление пихты на всех пробных площадях удовлетворительное (количество стандартного крупного подроста превышает 1,0 тыс. шт./га). Однако отмечается снижение среднего балла жизнеспособности крупного подроста, что, по-видимому, связано с атаками полиграфа. В условиях полного отмирания пихтового древостоя жизнеспособный крупный подрост отсутствует.

*Исследование выполнено при частичной поддержке РФФИ (гранты 14-05-00831 и 14-04-01235).

Авторы благодарят за помощь в работе научных сотрудников Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН В.М. Петько, Д.А. Демидко, магистранта кафедры экологии и природопользования СФУ О.П. Глазкову.

Для цитирования: Шабалина О.М., Безкоровайная И.Н., Баранчиков Ю.Н. Изменение нижних ярусов фитоценозов пихтовых лесов в очагах массового размножения уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandf.) на территории Красноярского края // Лесн. журн. 2017. № 2. С. 67–84. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.67

При повышенной освещенности отмечена тенденция к увеличению средней высоты и среднего диаметра подроста пихты. На всех пробных площадях хорошо развит характерный для южно-таежных пихтарников подлесок. Его общая густота составляет 13,0...14,0 тыс. шт./га и не зависит от степени повреждения древостоя. В пределах одного очага, на участках с различной степенью дефолиации пихтового древостоя, обнаруживаются различия в плотности и некоторых морфометрических параметрах ценопопуляций кустарников. Так, на пробной площади со 100 %-м усыханием пихты отмечено разрастание малины, увеличение средней высоты куста у всех видов подлеска, за исключением спиреи. Кроме того, у спиреи и черемухи в этих условиях возрастает число стволиков в кусте. Зафиксировано меньшее видовое богатство травяного яруса в сообществе со 100 %-м усыханием пихты. В эколого-ценотической структуре этого фитоценоза понижена доля мелко- и разнотравья, растет доля крупнотравья и крупных папоротников. Повышено и проективное покрытие этих видов, особенно *Aconitum septentrionale* и *Dryopteris expansa*. Обнаружено также несколько большее покрытие злаков (*Calamagrostis obtusata*, *C. langsdorfii*), однако они не занимают доминирующих позиций, как это часто происходит в пихтарниках, поврежденных сибирским шелкопрядом. Пихтовый подрост в частично поврежденных пихтарниках приурочен преимущественно к мелко- и зеленомошным и разнотравно-мелкотравным микрогруппировкам, сохранившимся вблизи крупных живых пихт, а также весьма обилен на полуразложившемся валеже. На осветленных участках, занятых разросшимися видами кустарников и крупнотравьем, подрост и проростки пихты практически не встречаются.

Ключевые слова: уссурийский полиграф, пихта сибирская, подрост, подлесок, живой напочвенный покров, эколого-ценотическая структура.

Введение

Появление в локальных фаунах новых инвазийных видов растительно-ядных насекомых с каждым годом увеличивается [3]. Оказавшись в новом местообитании на часто неустойчивом к ним растении-хозяине, обычно полностью свободные от своих естественных врагов виды-пришельцы имеют возможность резко повысить плотность популяций. Ущерб от вспышек массового размножения этих видов часто превышает потери от местных видов вредителей.

Уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae)) – новый для Южной Сибири и чрезвычайно агрессивный стволовой вредитель пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) [4]. В пределах своего естественного ареала на Дальнем Востоке этот короед не является значимым вредителем и повреждает в основном ослабленные фитофагами и болезнями дальневосточные виды пихт – белокорую (*Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.)) и цельнолистную (*A. holophylla* Maxim.) [4]. Однако в южно-таежных и горных лесах Средней и Южной Сибири, где одной из основных лесообразующих пород является пихта сибирская, полиграф распространен уже на 4,9 млн га пихтарников, что составляет почти треть ареала пихты сибирской [15]. Очаги размножения нового инвайдера обнаружены

на территории Красноярского и Алтайского краев, Кемеровской, Томской, Новосибирской областей, республик Алтай и Хакасия [3, 18]. Официальные данные о площадях пихтарников, поврежденных полиграфом, крайне противоречивы. Более-менее полные данные имеются лишь по Красноярскому краю, где на 2014 г. методами дистанционного лесопатологического мониторинга отмечены повреждения пихтарников в 9 лесничествах на площади 49,9 тыс. га [1]. Наземная верификация, проведенная на около 12 % этих площадей, свидетельствует, что на 81 % обследованной территории леса повреждены именно уссурийским полиграфом [1], который в настоящее время достоверно продвинулся на запад до Московской области и однажды даже был найден под Санкт-Петербургом [19, 32]. Хозяйственная значимость и быстрое продвижение уссурийского полиграфа на запад обуславливают необходимость придания ему статуса карантинного вида для европейских стран [34].

Крайняя неустойчивость пихты сибирской к комплексу патогенных офиостомовых грибов, ассоциированных с полиграфом, приводит к чрезвычайно быстрому, в течение 2-3 лет, усыханию пораженных короедом деревьев [3]. Имеющиеся на сегодняшний день данные свидетельствуют, что нападение уссурийского полиграфа не только носит катастрофический характер, но и приводит к полному разрушению древесного яруса. Отпад деревьев в очагах размножения инвайдера может достигать 99,8 % [11, 12].

Снижение сомкнутости крон и увеличение площади окон в древесном пологе, связанное с повышением прозрачности кроны пихт и постепенным переходом их в сухостой и валеж в очагах массового размножения *P. proximus*, приводит к изменению состава и структуры подлеска, травяного и мохового ярусов в растительных сообществах пихтовых лесов [31]. Как показали исследования сотрудников Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН в пихтарниках Томской области, вызываемые трансформации в качественной и количественной структуре древостоев как прямо, так и косвенно, через изменение микроклиматических условий, сказываются и на других компонентах биоценоза: подросте, живом напочвенном покрове, составе и структуре энтомофауны [13, 14].

Нами сделана попытка оценить состояние подроста, подлеска и травяного яруса в пихтовых древостоях, поврежденных полиграфом уссурийским на территории Красноярского края.

Объекты и методика исследования

По данным С.А. Кривец [12], местообитаниями полиграфа во вторичном ареале являются чистые пихтарники, полидоминантные пихтово-кедровые леса с примесью осины и березы, с разным участием и возрастом пихты в составе древостоев, низкогорные черневые леса, припоселковые кедровники с пихтовым подростом. Очаги полиграфа наиболее часто встречаются в монодоминантных пихтовых древостоях, однако он способен наращивать численность, достаточную для атак внешне здоровых деревьев, даже в насаждениях с единичным присутствием пихты.

В качестве мониторинговых участков для наших исследований были подобраны пихтовые древостои в очагах массового размножения уссурийского полиграфа с различной степенью повреждения древостоя на территории Кемчугского (пробные площади ПП 1, ПП 2) и Козульского (ПП 3) лесничеств Красноярского края в пределах Кеть-Чулымского лесорастительного округа южно-таежных и подтаежных лесов [26]. По комплексу признаков состава и структуры изученные сообщества можно отнести к сложной группе типов пихтовых лесов, произрастающих в условиях достаточно теплого и влажного климата на плодородных почвах с хорошей аэрацией [28, 17]. Все изученные сообщества представляют собой монодоминантные пихтарники (табл. 1) с хорошо развитым многовидовым подлеском из *Sorbus sibirica* Hedl., *Padus avium* Mill., видов *Spiraea* и др. Травяной ярус сложного строения, разновысотный. В его верхнем подъярусе доминируют представители высокотравья (*Aconitum septentrionale* Koelle, *Cacalia hastata* L. и др.), крупные папоротники (*Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.), крупные злаки (преимущественно *Calamagrostis obtusata* Trin.), во втором-третьем подъярусах – представители лесного разнотравья (*Rubus saxatilis* L., *Stellaria bungeana* Fenzl, *Galium boreale* L., *Carex macroura* Meinsh и др.) и низкотравья (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Paris quadrifolia* L., *Viola uniflora* L. и др.). Моховой покров развит слабо, его проективное покрытие не превышает 20 %.

ПП 1 и ПП 2 расположены в непосредственной близости друг от друга, в пределах одного очага. Согласно данным Д.А. Демидко с соавторами [8], начало отмирания деревьев в очаге датировано 1998 г. ПП 3 располагается в 70 км западнее. По данным Ю.Н. Баранчикова с соавт. [2], отмирание пихты в сообществе началось еще в 1976–1988 гг. На ПП 1 отмечено 100 % усыхание пихты (табл. 1), на ПП 2 и ПП 3 сохранилось значительное число живых деревьев 1-2 категорий состояния. Характеристика пробных площадей приведена в табл. 1.

Таблица 1

Общая характеристика пробных площадей и начало энтомогенного отпада пихт

Но- мер ПП	Географи- ческие коор- динаты	Состав древостоя	Сумма площа- дей попереч- ных сечений, м ² /400 м ²	Средняя категория жизненного состояния древостоя	Количе- ство усохших деревьев, %	Начало отпада пихт
1	N56°11'32" E092°12'37"	10П+К,Ос,Л	24,4	5,9	100	1998
2	N56°10'54" E092°12'91"	10П+Ос	12,0	3,8	49	1998
3	N56°12'24,1" E091°12'53"	10П	14,4	3,7	43	1976– 1988

На каждой из пробных площадей (размером 400 м²), ориентированных по сторонам света, проводили сплошной пересчет деревьев (диаметром на высоте груди $D_{1,3} > 6$ см) с измерением их высоты и диаметра. Для оценки жизненного состояния древостоя использовали следующие категории (в баллах): 1 – здоровые, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие деревья, 5 – свежий, 6 – старый сухостой [23].

Подлесок и подрост обследовали на учетных профилях 2×20 м, заложенных по три в пределах каждой пробной площади. Профиль разбивали на 10 площадок размером 2×2 м, на которых проводили сплошной пересчет растений подроста с определением возраста, высоты, диаметра у корневой шейки, категории жизненного состояния. К подросту относили растения с $D_{1,3} < 6$ см [20]. По жизненному состоянию выделяли три категории подроста (в баллах): 1 – жизнеспособный, 2 – ослабленный, 3 – усохший. По высоте выделяли мелкий (< 0,5 м), средний (0,5...1,5 м) и крупный подрост (> 1,5 м). Возраст подроста определяли по мутовкам, затем уточняли по спилам у корневой шейки модельных экземпляров. Пересчет на «стандартный» крупный подрост проводили по методике М.А. Софронова с соавторами [25].

Плотность ценопопуляций подлеска оценивали по фитоценотическим счетным единицам. Для каждой счетной единицы указывали высоту, для многоствольных кустарников – число стволиков. Достоверность различий между средними значениями устанавливали с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

Определены видовой состав живого напочвенного покрова и проективное покрытие каждого вида. Латинские названия сосудистых растений приведены по [29]. Выделение эколого-ценотических групп (ЭЦГ) выполнено с использованием классификаций Т.Н. Буториной [5] и Д.И. Назимовой [22].

Результаты исследования и их обсуждение

В составе подроста на всех пробных площадях абсолютно преобладает пихта, подрост кедра, ели и сосны единичен. Подрост лиственных пород отсутствует. Густота жизнеспособного подроста пихты на ПП 1 составляет 6,625 тыс. шт./га, на ПП 2 – 9,750 тыс. шт./га, что является достаточным для нормального возобновления [17], однако не достигает значений, характерных для южно-таежных пихтарников. Наибольшее количество здорового пихтового подроста (15,625 тыс. шт./га) отмечено на ПП 3.

Пересчет подроста различных категорий высоты на стандартный крупный подрост предложено использовать в качестве своеобразного универсального стандарта успешности возобновления [25]. Проведенный пересчет показывает, что в количественном отношении лесовозобновление на всех пробных площадях следует считать успешным, поскольку количество стандартного крупного подроста превышает 1,0 тыс. шт./га, на ПП 3 оно приближается к 4,0 тыс. шт./га.

Подрост пихты считается благонадежным при достижении высоты 0,5 м (возраст 11...15 лет), однако наиболее ценным является крупный подрост высотой более 1,5 м. В составе подростка на пробных площадях доминируют особи высотой до 0,5 м (рис. 1), крайне малочисленна категория подростка высотой более 1,5 м, что в целом отражает особенности жизненной стратегии пихты, формирующей «банк проростков» [21]. Считается, что в молодом возрасте (до 7...9 лет) подрост пихты весьма теневынослив и даже под пологом высокополнотного древостоя не испытывает угнетения. Ухудшение его жизненного состояния после достижения возраста 17...20 лет связано с потребностью в более высоком световом довольствии [10].

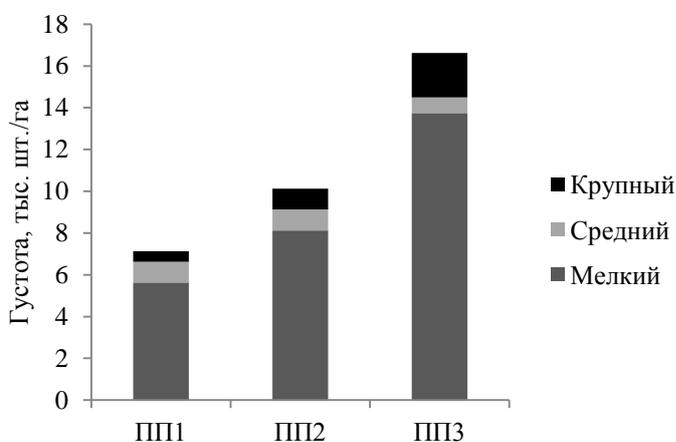


Рис. 1. Густота подростка пихты различных категорий высоты в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*

Сравнительный анализ жизненного состояния подростка на пробных площадях показал, что вплоть до достижения высоты 1,5 м подрост пихты на всех участках вполне жизнеспособен (средний балл не превышает 1,1), однако затем его состояние резко ухудшается (рис. 2). Так, на сильно поврежденном участке (ПП 1) не обнаружено живых экземпляров подростка высотой более 1,5 м. На коре усохших экземпляров отмечены характерные следы втачивания короеда, а также смоляные потеки. На слабо поврежденных участках (ПП 2, ПП 3) встречается лишь единичный жизнеспособный подрост высотой 2,5...4,0 м. Гибель крупного подростка, вероятно, связана с нападением *P. proximus*. Так, в пихтарниках Томской области отмечен высокий (до 64 %) процент атак короедов на пихтовый подрост [14].

Морфометрические параметры подростка пихты на участках с различной степенью повреждения полиграфом в большинстве случаев достоверно не различаются. Однако отмечается явная тенденция к увеличению средней высоты и среднего диаметра подростка на ПП 1 по сравнению с ПП 2 и ПП 3 (рис. 3).

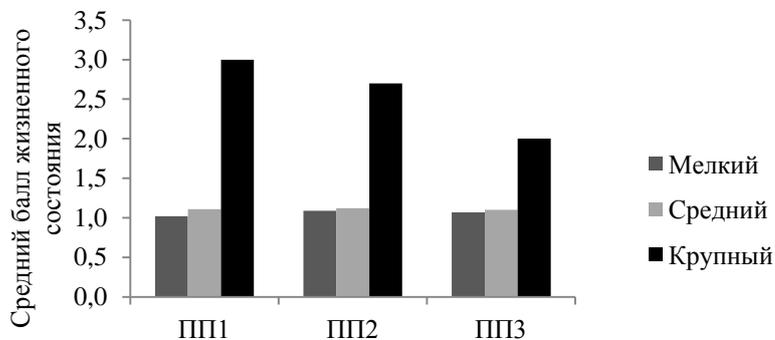
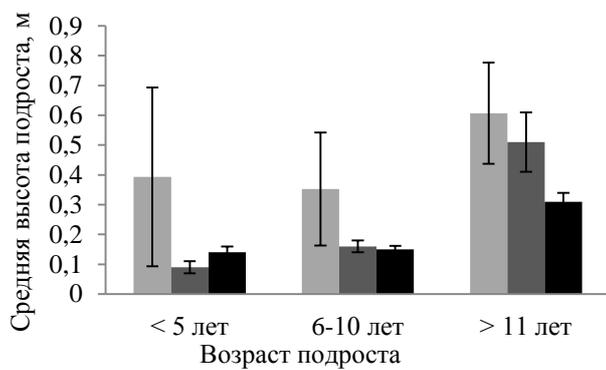
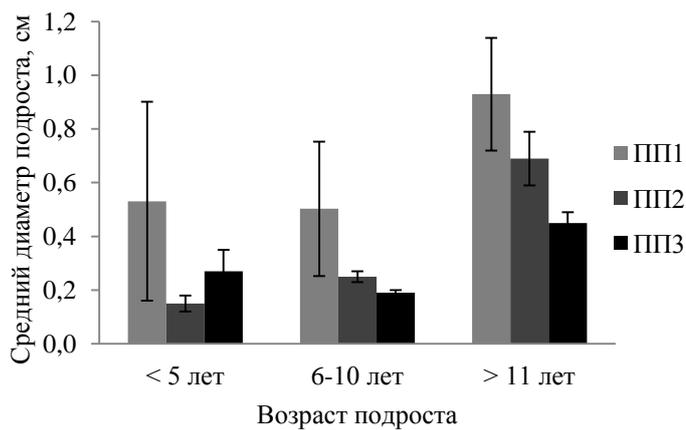


Рис. 2. Средний балл жизненного состояния подроста пихты различных категорий высоты в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*



а



б

Рис. 3. Средние высота (а) и диаметр (б) подроста пихты разного возраста в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*

По-видимому, это связано с повышенным световым довольствием в усохшем пихтарнике по сравнению с частично поврежденными: при полной деградации древостоя до нижних ярусов растительности проникает до 41 % солнечной радиации, в то время как при частичном повреждении – 24... 32 % [15]. Подобные эффекты наблюдались в пихтарниках, поврежденных сибирским шелкопрядом [33], что дополнительно было связано с улучшением трофических условий, вызванных активизацией минерализационных процессов в почве.

Пихтарники сложной группы типов леса, как правило, характеризуются наличием хорошо развитого подлеска [17], типичными представителями которого являются рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), спирея средняя (*Spiraea media* Schmidt), смородина колосистая (*Ribes spicatum* Robson) и др. Фитоценотическая роль подлеска неоднозначна. С одной стороны, подлесок сдерживает экспансию злаков, разрастание которых может привести к задернению почвы и практически подавить естественное возобновление хвойных пород [30], как это происходит, например, в таежных шелкопрядниках при полной дефолиации древостоя [33], с другой – в некоторых типах леса бурное развитие подлеска может привести к угнетению и даже гибели подроста хвойных пород вследствие конкуренции за свет и элементы питания [6]. Э.Н. Фалалеев [28] связывает негативное влияние подлеска на естественное возобновление пихты с образованием плотного слоя опавшей листвы, который не позволяет прорастающим семенам пробиться к почве.

На всех пробных площадях хорошо развит подлесок, образующий два подъяруса. Видовой состав подлеска типичен для южно-таежных пихтарников [17]. В первом подъярусе на всех трех пробных площадях встречаются рябина сибирская и черемуха обыкновенная, во втором подъярусе – смородина колосистая и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). Кроме того, на ПП 1 и ПП 2 отмечены спирея средняя и жимолость Палласа (*Lonicera Pallasii* Ledeb.), тогда как на ПП 3 произрастает другой вид спиреи – спирея дубровколистная (*S. chamaedrifolia* L.), а также – крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.), бузина сибирская (*Sambucus sibirica* Nakai), волчегодник обыкновенный (*Daphne mezereum* L.), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* L.). В целом видовой состав подлеска на ПП 3 богаче, чем на ПП 1 и ПП 2.

Общая густота подлеска на пробных площадях практически не различается и составляет 13,0...14,0 тыс. шт./га. В его составе преобладают рябина, виды спиреи, смородина, малина, черемуха (табл. 2).

При сравнении между собой всех трех пробных площадей каких-либо явных закономерностей изменения плотности и средней высоты ценопопуляций доминирующих видов подлеска в зависимости от степени повреждения древостоя не обнаружено (табл. 2). Однако, если учесть, что ПП 1 и ПП 2 находятся в непосредственной близости друг от друга, в одних лесорастительных условиях, и различаются лишь по степени повреждения древостоя, то можно найти явные отличия между ними по степени развития подлеска.

Таблица 2

Основные количественные параметры ценопопуляций подлеска на пробных площадях

Вид	Плотность, тыс. шт./га			Средняя высота куста, м			Среднее число стволиков в кусте, шт.		
	ПП 1	ПП 2	ПП 3	ПП 1	ПП 2	ПП 3	ПП 1	ПП 2	ПП 3
	Рябина	4,75	4,00	2,25	2,37±0,17	1,50±0,20	2,08±0,26	1,00±0,00	1,00±0,00
Черемуха	0,88	2,12	0,75	2,92±0,40	1,70±0,29	2,11±0,30	2,33±1,33	1,24±0,14	2,33±0,80
Спирей	2,75	3,50	2,12	1,25±0,05	1,19±0,04	1,39±0,09	5,09±1,74	3,11±0,31	6,29±1,14
Смородина	2,00	1,25	2,62	1,47±0,08	1,13±0,19	1,60±0,17	1,47±0,17	1,40±0,22	2,10±0,36
Малина	3,37	1,00	4,37	1,40±0,08	0,92±0,19	1,18±0,07	1,08±0,08	1,50±0,19	4,17±0,92

Примечание. Средние значения высоты куста и числа стволиков в кусте приведены со статистической ошибкой.

Так, на ПП 1, где пихта погибла полностью, по сравнению с ПП 2 существенно выше плотность ценопопуляции малины, а также достоверно выше ($F = 5,5-11,6$) средняя высота куста у всех видов кустарников, за исключением спиреи. Кроме того, на ПП 1 зафиксировано большее число стволиков в кусте у черемухи и спиреи (табл. 2).

Состав и степень развития живого напочвенного покрова могут оказать решающее влияние на естественное возобновление темнохвойных пород. Мелкотравно-зеленомошные ассоциации благоприятны для поселения и развития темнохвойных пород [7, 16, 27]. Однако изменение гидро-термического режима после осветления полога может привести к развитию дернового процесса почвообразования и развитию мощного травяного покрова из злаков, который, несомненно, препятствует формированию проростков пихты сибирской [33]. Негативное влияние на естественное возобновление темнохвойных пород может оказывать крупнотравье и крупные папоротники [9, 24].

Пробные площади различаются по видовому богатству травяного яруса. Минимальное флористическое богатство (23 вида сосудистых растений и 9 видов мхов) зафиксировано на ПП 1, максимальное (39 видов сосудистых растений и 11 видов мхов) – на ПП 3 (рис. 4). На ПП 2 общее число видов травяного яруса выше, чем на ПП 1, и составляет 27. Здесь, в условиях частичной дефолиации древостоя, в большей степени сохранились разнообразные микроместообитания, пригодные для существования видов теневого таежного мелкотравья, а также некоторых представителей разнотравья и крупнотравья.

Анализ эколого-ценотической структуры травяного яруса пихтарников с различной степенью дефолиации древостоя показывает, что на всех пробных площадях преобладают виды таежно-мелкотравной и разнотравной эколого-ценотических групп (ЭЦГ): *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Mitella nuda* L., *Rubus saxatilis* L., *Stellaria bungeana* Fenzl, *Galium boreale* L., *Viola uniflora* L. (рис. 4).

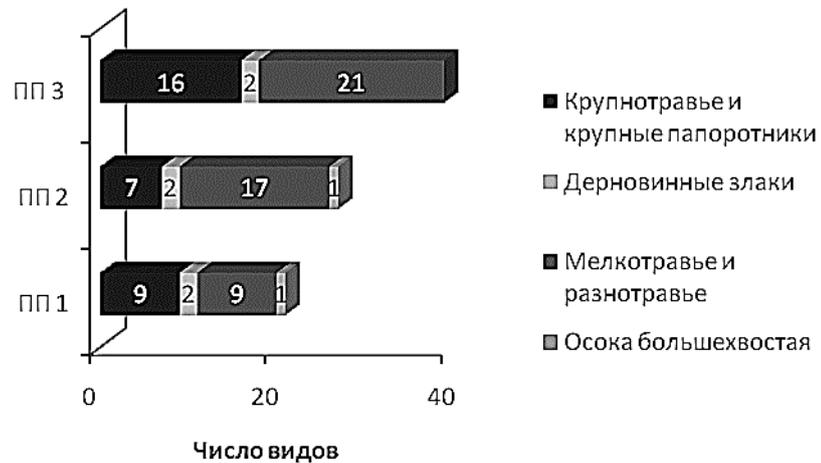


Рис. 4. Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*

Крупнотравяная и крупнопапоротниковая ЭЦГ включают *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix-femina*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Dryopteris expansa*, *Cacalia hastata* L. и др. На участке со 100 %-м усыханием древостоя (ПП 1) отмечено резкое увеличение проективного покрытия и жизненности *Aconitum septentrionale* (50 %) и *Dryopteris expansa* (15 %).

Группа дерновинных злаков представлена на всех пробных площадях преимущественно *Calamagrostis obtusata* Trin. При этом в полностью поврежденном пихтарнике (ПП 1) проективное покрытие злаков составляет 7...10 %, тогда как в частично поврежденных – 3...5 %. В целом не отмечено существенного разрастания дерновинных злаков, столь характерного для зеленомошных и мелкотравно-зеленомошных пихтарников, поврежденных сибирским шелкопрядом [33], что объясняется тем обстоятельством, что в данных местообитаниях складываются благоприятные условия для развития подлесочных пород и представителей крупнотравья, которые успешно конкурируют с дерновинными злаками.

Осока большехвостая (осочка) – *Carex macroura* Meinsh – выделяется Т.Н. Буториной [5] и Д.И. Назимовой [22] в отдельную ЭЦГ, поскольку она может быть абсолютным доминантом в травяном покрове. Несмотря на довольно агрессивную жизненную стратегию [9], осочка в исследуемых сообществах, по видимому, не оказывает существенного негативного воздействия на проростки хвойных пород и не препятствует их естественному возобновлению.

Основу мохового яруса на ПП 1 и ПП 2 составляют типичные для темнохвойной тайги виды: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) DeNot, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. При этом на ПП 1 моховой покров в сильной степени

деградирован, его общее проективное покрытие не превышает 2...3 %. В условиях частичной дефолиации древостоя на ПП 2 моховой покров хорошо сохранился, проективное покрытие достигает 15...20 %. На ПП 3 видовой состав мхов отличается от ПП 1 и ПП 2. Здесь доминируют *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiochila porelloides* (Torr. ex Nees) Lindenb., *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. Сомкнутый моховой покров отсутствует, что сближает данное сообщество с черневыми лесами.

Пробные площади резко различаются по степени выраженности горизонтальной структуры живого напочвенного покрова. Это отражается на пространственном распределении пихтового подроста. Так, на ПП 1 мозаичность выражена довольно слабо, что несомненно связано с отсутствием затенения вследствие гибели древесного яруса. Здесь хорошо развит мощный покров из представителей крупнотравья и злаков, достигающий высоты 1,5 м, т. е. фактически сливающийся со вторым кустарниковым подъярусом. Подрост пихты на ПП 1 относительно малочислен и распределен достаточно равномерно. На ПП 2, где древостой пострадал частично, сохранилось достаточно много затененных участков с мелкотравно-зеленомошным покровом, а также полуразложившегося валежа, представляющего собой идеальную среду для поселения пихтового подроста. Наиболее четко мозаичность проявляется на ПП 3. Здесь подрост пихты сконцентрирован вокруг крупных неповрежденных деревьев, где преобладают мелкотравно-разнотравные группировки, тогда как на осветленных участках, занятых разросшимися видами кустарников и крупнотравьем, молодые пихты практически не встречаются.

Заключение

Повреждение пихтовых лесов уссурийским полиграфом приводит к целому комплексу изменений в нижних ярусах фитоценозов.

Густота жизнеспособного подроста пихты сибирской в исследованных очагах массового размножения уссурийского полиграфа варьирует от 6,625 до 15,625 тыс. шт./га (более 1,0 тыс. шт./га в пересчете на крупный подрост), что считается достаточным для успешного естественного возобновления. Однако отмечаются нарушения, выражающиеся преимущественно в снижении среднего балла жизнеспособности крупного подроста, что, по-видимому, связано с атаками полиграфа. В условиях полного отмирания пихтового древостоя жизнеспособный крупный подрост отсутствует. При повышенной освещенности на пробной площади с полной дефолиацией пихтового древостоя отмечена тенденция к увеличению средних значений высоты и диаметра подроста пихты.

На всех пробных площадях хорошо развит характерный для южно-таежных пихтарников подлесок, включающий от 5 до 9 видов кустарников. Его общая густота составляет 13,0...14,0 тыс. шт./га и не зависит от степени повреждения древостоя. В пределах одного очага на участках с различной степенью дефолиации пихтового древостоя обнаруживаются различия в плотности и некоторых морфометрических параметрах ценопопуляций кустарников. Так, на пробной площади со 100 %-м усыханием пихты отмечено разрас-

тание малины, увеличение средней высоты куста у всех видов подлеска, кроме спиреи. При этом у спиреи и черемухи в таких условиях увеличивается число стволиков в кусте.

Зафиксировано меньшее видовое богатство травяного яруса в сообществе со 100 %-м усыханием пихты. В эколого-ценотической структуре этого фитоценоза понижена доля мелкотравья и разнотравья и, напротив, увеличена доля крупнотравья и крупных папоротников. Повышено и проективное покрытие данных видов, особенно *Aconitum septentrionale* и *Dryopteris expansa*. Обнаружено также несколько большее покрытие злаков (*Calamagrostis obtusata*, *C. langsdorfii*), однако они не занимают доминирующих позиций, как это часто происходит в пихтарниках, поврежденных сибирским шелкопрядом.

Пихтовый подрост в частично поврежденных пихтарниках приурочен преимущественно к мелкотравно-зеленомошным и разнотравно-мелкотравным микрогруппировкам, сохранившимся вблизи крупных живых пихт, а также весьма обилён на полуразложившемся валеже. На осветленных участках, занятых разросшимися видами кустарников и крупнотравьем, подрост и проростки пихты практически не встречаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астапенко С.А., Ягунов М.Н., Голубев Д.В., Сашко Е.В. Оценка воздействия и распространения насекомых-вредителей в лесах Красноярского края на примере полиграфа уссурийского // Мониторинг, моделирование и прогнозирование опасных природных явлений и чрезвычайных ситуаций: материалы IV Всерос. науч.-практ. конф., г. Железногорск, 2014 г. Железногорск: СПСА, 2014. С. 46–51.
2. Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Вестн. МГУЛ–Лесн. вестн. 2014. Т. 18, № 6. С. 132–138.
3. Баранчиков Ю.Н., Пашенова Н.В., Петько В.М. Факторы динамики численности популяций уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) на фронтах его инвазийного наступления // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2012. Т. 4. С. 100–104.
4. Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Вестн. МГУЛ–Лесн. вестн. 2011. № 4(80). С. 78–81.
5. Буторина Т.Н. Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: АН СССР, 1963. С. 30–52.
6. Грязькин А.В. Структурная организация фитоценозов южной тайги (на примере ельников зеленомошной группы типов леса). СПб.: СПб ГЛТА, 1999. 136 с.
7. Дебков Н.М. Количественные и качественные параметры возобновления под пологом древостоев, сформировавшихся из предварительных генераций // Лесн. журн. 2015. № 1. С. 35–44. (Изв. высш. учеб. заведений).
8. Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М., Бабичев Н.С., Баранчиков Ю.Н. Радиальный прирост ствола как предиктор гибели деревьев пихты сибирской в очаге размножения уссурийского полиграфа // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: материалы Всерос. науч. конф. с междунар.

участием, посвященной 70-летию создания Ин-та леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Красноярск, 16–19 сент. 2014 г. Новосибирск: СО РАН, 2014. С. 677–679.

9. *Исмаилова Д.М., Назимова Д.И.* Долговременная динамика фитоценотической структуры черневых пихтово-осиновых лесов в предгорьях Западного Саяна // Лесоведение. 2007. № 3. С. 3–10.

10. *Калачев А.А., Архангельская Т.А., Парамонов Е.Г.* Влияние полноты и состава древостоя на жизнеспособность пихтового подроста в условиях Рудного Алтая // Мир науки, культуры, образования. 2013. № 1(38). С. 328–331.

11. *Керчев И.А.* Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Scolytidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. № 2. С. 80–94.

12. *Кривец С.А.* Заметки по экологии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири // Изв. СПбЛТА. 2012. Вып. 200. С. 94–105.

13. *Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д. А., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А.* Биогеоэкологические аспекты инвазии уссурийского полиграфа в темнохвойные леса Западной Сибири // Биогеоэкология и ландшафтная экология: итоги и перспективы: материалы IV Междунар. конф., посвященной памяти Ю.А. Львова (Томск, 28–30 нояб. 2012 г.). Томск: Том. гос. ун-т, 2012. С. 212–217.

14. *Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А.* Трансформация таежных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Рос. журн. биол. инвазий. 2015. № 1. С. 41–63.

15. *Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пац Е.Н., Чернова Н.А., Демидко Д.А., Мухортова Л.В., Пашенова Н.В., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н.* Механизмы экспансии и роль уссурийского полиграфа в современных сукцессионных процессах сибирской тайги: итоги 3-летних исследований: презентация на VIII чтении памяти О.А. Катаева. Режим доступа: <http://spbftu.ru/UserFiles/Image/kataev/2015/Krivets.pdf>. Дата обращения: 09.12.2014.

16. *Коновалова М.Е.* Восстановительная динамика леса на сплошных вырубках горных кедровников Южной Сибири // Лесоведение. 2015. № 4. С. 267–274.

17. *Крылов Г.В., Марадудин И.И., Михеев Н.И., Козакова Н.Ф.* Пихта. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.

18. *Леонов Д.С., Тараскин Е.Г.* Уссурийский полиграф в Кемеровской области – современное состояние. Режим доступа: http://www.rcfh.ru/04_10_2012_8be8d.html.

19. *Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г.* Аннотированный список видов короedов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтомолог. обозрение. 2000. Т. 79, № 3. С. 599–618.

20. Методы изучения лесных сообществ / отв. ред. В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова. СПб.: НИИХимии СПб ГУ, 2002. 240 с.

21. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.

22. *Назимова Д.И.* Типы леса северной части Западного Саяна // Типы лесов Сибири. М.: АН СССР, 1963. С. 108–132.

23. Правила санитарной безопасности в лесах: утв. приказом Мин-ва природных ресурсов и экологии РФ от 24 дек. 2013 г. № 613. Режим доступа: http://umocpartner.ru/assets/files/PDF/1/2014_08_281.pdf.

24. *Смирнов Н.С.* Типологическое и видовое разнообразие темнохвойных лесов нижнего течения реки Б. Порожня (приток р. Печоры, Печоро-Илычский заповедник) // Экология. 2013. № 1. С. 30–38.

25. Софронов М.А., Волокитина А.В., Мартынов К.Н. Оценка успешности лесовозобновления с учетом разновозрастности подроста и неравномерности его размещения по площади // Лесн. хоз-во. 2003. № 5. С. 16–17.
26. Стаканов В.Д. Характеристика лесного покрова // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: СО РАН, 2002. С. 19–27.
27. Сташкевич Н.Ю., Исмаилова Д.М., Назимова Д.И. Роль синузальной структуры в возобновлении кедрового и пихтового подроста под пологом горных черневых кедровников // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI, № 1-2. С. 116–122.
28. Фалалеев Э.Н. Пихта. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 85 с.
29. Флора Сибири. Т. 1–13. Новосибирск: Наука, 1988–1997.
30. Цветков В.Ф. Вопросы лесовозобновления в связи с рубками на Европейском Севере России // Некоторые вопросы лесоведения и лесоводства на Европейском Севере России. Архангельск: АГТУ, 2005. С. 29–76.
31. Чернова Н.А. Трансформация растительного покрова пихтовых лесов Томской области под влиянием уссурийского полиграфа // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2014. Т. 3, № 2. С. 271–277.
32. Чилахсаева Е.А. Первая находка *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 2008. Т. 113, вып. 6. С. 39–41.
33. Шабалина О.М., Разнобарский В.Г., Гродницкий Д.Л. Живой напочвенный покров и подрост в таежных шелкопрядниках // Прил. к Сиб. эколог. журн. 2002. Т. IX, № 1. С. 23–32.
34. *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Scolytidae). Sakhalin-Fir Bark Beetle. *European and Mediterranean Plant Protection Organization. Panel Review Date 2015-03*. Available at: www.eppo.int/QUARANTINE/Alert_List/insects/polygraphus_proximus.htm

Поступила 20.04.16

UDC 581.55:595.768.24

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.67

Changes of Phytocenosis Understories of Fir Forests in the Breeding Grounds of Four-Eyed Fir Bark Beetle (*Polygraphus Proximus* Blandf.) in the Krasnoyarsk Territory

*O.M. Shabalina*¹, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor

*I.N. Bezkorovaynaya*¹, Doctor of Biological Sciences, Professor

*Yu.N. Baranchikov*², Candidate of Biological Sciences, Senior Research Officer

¹Siberian Federal University, Svobodnyy pr., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation; e-mail: shabalina11@bk.ru

²V.N. Sukachev Institute of Forest of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation; e-mail: baranchikov-yuri@yandex.ru

Currently, the attention of forest pathologists is directed to the problem of a new aggressive pest of Siberian fir – four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera,

For citation: O.M. Shabalina, I.N. Bezkorovaynaya, Yu.N. Baranchikov. Changes of Phytocenosis Understories of Fir Forests in the Breeding Grounds of Four-Eyed Fir Bark Beetle (*Polygraphus Proximus* Blandf.) in the Krasnoyarsk Territory. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2017, no. 2, pp. 67–84. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.67

Scolytidae)). Until recently, the species was known in the Khabarovsk and Primorsky Territories, Sakhalin, the Kuril Islands, Korea, Japan, and northeast China, where usually colonized the weakened forms of Far Eastern firs, mainly *Abies nephrolepis* and *A. holophylla*. The first trees died of four-eyed fir bark beetle in the Krasnoyarsk Territory were dated by 1976. Now *Polygraphus proximus* is met in seven territorial entities of the Siberian Federal Districts, at 4.9 mln ha of fir forests (or nearly at one-third of the range of Siberian fir, which is extremely unstable to the action of *P. proximus*). The goal of research is to assess the condition of the undergrowth, understory and herb layer in fir stands, damaged by four-eyed fir bark beetle in the Krasnoyarsk Territory. The studies are conducted in the southern taiga grass fir forests in the Krasnoyarsk Territory. The changes in the understories of fir plant communities with varying degrees of stand damage by *P. proximus* are examined. The natural regeneration of fir in all test areas is satisfactory (the number of standard large undergrowth is more than 1.0 ths. pcs./ha). However, there is a decline in the average viability score of large undergrowth, that seems to be associated with the attacks of four-eyed fir bark beetle. In the context of complete dieback of fir stands large viable undergrowth is absent. In maximum light intensity the tendency to increase the average height and the average diameter of fir undergrowth is observed. The undergrowth typical for the southern taiga fir forests is well developed in all plots. Its total thickness is 13.0...14.0 ths pcs./ha, and it does not depend on the degree of stand damage. Within an outbreak area in the plots with varying defoliation degrees of fir stand we reveal the differences in the density and some morphometric parameters of shrubs coenopopulations. So, on the plot with 100 % fir defoliation we mark the raspberry accretive motion, increase of the average bush height for all types of understory, except spiraea. In addition, spiraea and bird cherry in these conditions increase the number of stalks in a bush. The lower species richness of the herb layer in a community with 100 % fir defoliation is established. The share of short and wild grasses is reduced in the ecological and cenotic structure of this phytocenosis; the share of high grasses and large ferns is increased. A projective cover of these species is also increased, especially *Aconitum septentrionale* and *Dryopteris expansa*. A few more crops cover is found (*Calamagrostis obtusata*, *C. langsdorfii*), but they do not occupy a dominant position, as it often happens in the fir forests damaged by Siberian silkworm moth. Fir undergrowth in the partially damaged fir stands is confined mainly to small grass-pleurocarpous moss and forb-small grass microgroups near large living firs, as well as on a semidecomposed windfall. Undergrowth and fir seedlings almost never occur in the illuminated areas occupied by overgrown species of shrubs and high grasses.

Keywords: four-eyed fir bark beetle, Siberian fir, undergrowth, understory, forest live cover, ecological and cenotic structure.

REFERENCES

1. Astapenko S.A., Yagunov M.N., Golubev D.V., Sashko E.V. Otsenka vozdeystviya i rasprostraneniya nasekomykh-vrediteley v lesakh Krasnoyarskogo kraya na primere poligrafa ussuriyskogo [Assessing the Impact and Spread of Pests in the Forests of the Krasnoyarsk Region on an Example of Four-Eyed Fir Bark Beetle]. *Monitoring, modelirovanie i prognozirovaniye opasnykh prirodnykh yavleniy i chrezvychaynykh situatsiy: materialy IV Vseros. nauch.-prakt. konf.* [Monitoring, Modeling and Prediction of Natural Hazards and Extremal Situations: Proc. 4th All-Russ. Sci. and Prac. Conf.], Zheleznogorsk, 2014, pp. 46–51.
2. Baranchikov Yu.N., Demidko D.A., Laptev A.V., Pet'ko V.M. Dinamika otmiraniya derev'ev pikhty sibirskoy v ochage ussuriyskogo poligrafa [Dynamics of Siberian Fir Dieback in the Outbreak Area of the Bark Beetle]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik* [Moscow State Forest University Bulletin – Lesnoy Vestnik], 2014, vol. 18, no. 6, pp. 132–138.

3. Baranchikov Yu.N., Pashenova N.V., Pet'ko V.M. Faktory dinamiki chislennosti populyatsiy ussuriyskogo poligrafa *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) na frontakh ego invazyynogo nastupleniya [Factors of Populational Dynamics in Bark Beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) on Frontiers of Its Invasion]. *Interexpo Geo-Sibir'* [Interexpo Geo Siberia], 2012, vol. 4, pp. 100–104.
4. Baranchikov Yu.N., Pet'ko V.M., Astapenko S.A., Akulov E.N., Krivets S.A. Us-suriyskiy poligraf – novyy agressivnyy vreditel' pikhty v Sibiri [*Polygraphus proximus* – a New Aggressive Invasive Pest of Firs in Siberia]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik* [Moscow State Forest University Bulletin – Lesnoy Vestnik], 2011, no. 4(80), pp. 78–81.
5. Butorina T.N. Ekologo-tsenoticheskiy analiz kustarnichkovo-travyanogo yarusa lesnykh assotsiatsiy [Ecological and Coenotic Analysis of the Shrub-Grass Layer of Forest Phytocenoses]. *Tipy lesov Sibiri* [Types of Forests of Siberia]. Moscow, 1963, pp. 30–52.
6. Gryaz'kin A.V. *Strukturnaya organizatsiya fitotsenozov yuzhnoy taygi (na primere el'nikov zelenomoshnoy gruppy tipov lesa)* [Structural Phytocenoses Organization of the Southern Taiga (by the Example of Spruce Forests of Hylacomium Group of Forest Types)]. Saint Petersburg, 1999. 136 p.
7. Debkov N.M. Kolichestvennye i kachestvennye parametry vozobnovleniya pod pologom drevostoev, sformirovavshikhsya iz predvaritel'nykh generatsiy [Quantitative and Qualitative Parameters of Renewal Under the Canopy of Forest Stand, Formed from Preliminary Generations]. *Lesnoy zhurnal*, 2015, no. 1, pp. 35–44.
8. Demidko D.A., Laptev A.V., Pet'ko V.M., Babichev N.S., Baranchikov Yu.N. Radial'nyy prirost stvola kak prediktor gibeli derev'ev pikhty sibirskoy v ochage razmnozheniya ussuriyskogo poligrafa [The Radial Growth of a Trunk as a Predictor of Death of Siberian Fir Trees in the Outbreak Breeding of Four-Eyed Fir Bark Beetle]. *Lesnye biogeotsenozy boreal'noy zony: geografiya, struktura, funktsii, dinamika: materialy Vseros. nauch. konf. s mezhd. uchast. posv. 70-letiyu sozd. Inst-ta lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, Krasnoyarsk, 16–19 sentyabrya 2014 g.* [Forest Ecosystems of the Boreal Zone: Geography, Structure, Functions, Dynamics: Proc. All-Russ. Sci. Conf. With Int. Part., Dedicated to the 70th Anniversary of the V.N. Sukachev Institute of Forest of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, September 16–19, 2014]. Novosibirsk, 2014, pp. 677–679.
9. Ismailova D.M., Nazimova D.I. Dolgovremennaya dinamika fitotsenoticheskoy struktury chernyevykh pikhtovo-osinovykh lesov v predgor'yakh Zapadnogo Sayana [Long-Term Dynamics of the Phytocenotic Structure of Taiga Fir-Aspen Forests in the Western Sayan Foothills]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2007, no. 3, pp. 3–10.
10. Kalachev A.A., Arkhangel'skaya T.A., Paramonov E.G. Vliyanie polnoty i sostava drevostoya na zhiznesposobnost' pikhtovogo podrosta v usloviyakh Rudnogo Altaya [Influence of Normality and Composition of Stand on Viability of Fir Undergrowth in Rudny Altai]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya* [The World of Science, Culture and Education], 2013, no. 1(38), pp. 328–331.
11. Kerchev I.A. Ekologiya poligrafa ussuriyskogo *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) v Zapadno-Sibirskom regione invazii [Ecology of Four Eyed Fir Bark Beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) in the West-Siberian Region of Invasion]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy* [Russian Journal of Biological Invasions], 2014, no. 2, pp. 80–94.
12. Krivets S.A. Zametki po ekologii ussuriyskogo poligrafa *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) v Zapadnoy Sibiri [Notes on the Ecology of the Fir Bark Beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Scolytidae) in West Siberia]. *Izvestia Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii (Izvestia SPbLTA)*, 2012, no. 200, pp. 94–105.

13. Krivets S.A., Bisirova E.M., Demidko D. A., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Biogeotsenologicheskie aspekty invazii ussuriyskogo poligrafa v temnokhvoynye lesa Zapadnoy Sibiri [Biogeocenological Aspects of Four-Eyed Fir Bark Beetle Invasion in the Dark Coniferous Forests of Western Siberia]. *Biogeotsenologiya i landshaftnaya ekologiya: itogi i perspektivy: materialy IV Mezhdunar. konf., posvyashchennoy pamyati Yu.A. L'vova (Tomsk, 28–30 noyab. 2012 g.)* [Biogeocenology and Landscape Ecology: Results and Prospects: Proc. 4th Int. Conf., Dedicated to the Memory of Yu.A. Lvov (Tomsk, 28–30 November, 2012)]. Tomsk, 2012, pp. 212–217.

14. Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Transformatsiya taezhnykh ekosistem v ochage invazii poligrafa ussuriyskogo *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) v Zapadnoy Sibiri [Transformation of Taiga Ecosystems in Western Siberia in Invasion Focus of Four-Eyed Fir Bark Beetle *Polygraphus Proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae)]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy* [Russian Journal of Biological Invasions], 2015, no. 1, pp. 41–63.

15. Krivets S.A., Kerchev I.A., Bisirova E.M., Pats E.N., Chernova N.A., Demidko D.A., Mukhortova L.V., Pashenova N.V., Pet'ko V.M., Baranchikov Yu.N. *Mekhanizmy ekspansii i rol' ussuriyskogo poligrafa v sovremennykh sutsessionnykh protsessakh sibirskoy taygi: itogi 3-letnykh issledov.: prezentatsiya na VIII chteniyakh pamyati O.A. Kataeva* [Mechanisms of Expansion and the Role of Four-Eyed Fir Bark Beetle in the Current Successional Processes of the Siberian Taiga: the Results of 3 Years of Research: Presentation at the 8th Readings to the Memory of O.A. Kataev]. Available at: <http://spbftu.ru/UserFiles/Image/kataev/2015/Krivets.pdf> (accessed 09.12.2014).

16. Konovalova M.E. Vosstanovitel'naya dinamika lesa na sploshnykh vyrubkakh gornyykh kedrovnikov Yuzhnoy Sibiri [Successive Dynamics of Forests on Clearcuts of the Montane Siberian Pine Forests in South Siberia]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2015, no. 4, pp. 267–274.

17. Krylov G.V., Maradudin I.I., Mikheev N.I., Kozakova N.F. *Pikhta* [Fir Tree]. Moscow, 1986. 239 p.

18. Leonov D.S., Taraskin E.G. *Ussuriyskiy poligraf v Kemerovskoy oblasti – sovremennoe sostoyanie* [Four-Eyed Fir Bark Beetle in the Kemerovo Region: the Current State]. Available at: http://www.rcfh.ru/04_10_2012_8be8d.html.

19. Mandel'shtam M.Yu., Popovichev B.G. Annotirovanny spisok vidov koroedov (Coleoptera, Scolytidae) Leningradskoy oblasti [Annotated List of Bark Beetles (Coleoptera, Scolytidae) of the Leningrad Region]. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review], 2000, vol. 79, no. 3, pp. 599–618.

20. Yarmishko V.T., Lyanguzova I.V., eds. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods of Studying of Forest Communities]. Saint Petersburg, 2002. 240 p.

21. Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti* [The Current State of the Basic Concepts of the Science of Vegetation]. Ufa, 2012. 488 p.

22. Nazimova D.I. Tipy lesa severnoy chasti Zapadnogo Sayana [Forest Types of the Northern West Sayan]. *Tipy lesov Sibiri* [Forest Types of Siberia]. Moscow, 1963, pp. 108–132.

23. *Pravila sanitarnoy bezopasnosti v lesakh: utv. prikazom Min-va prirodnykh resursov i ekologii RF ot 24 dek. 2013 g. № 613* [Rules of Sanitary Safety in the Forests: Appr. by the Order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation of 24 December, 2013. No. 613]. Available at: http://umocpartner.ru/assets/files/PDF/1/2014_08_281.pdf.

24. Smirnov N.S. Tipologicheskoe i vidovoe raznoobrazie temnokhvoynnykh lesov nizhnego techeniya reki B. Porozhnyaya (pritok r. Pechory, Pechoro-Ilychskiy zapovednik) [Typological and Species Diversity of Dark Conifer Forests in the Lower Reaches of the Bol'shaya Porozhnyaya River (a Tributary of the Pechora River, Pechora-Ilych State Nature Reserve)]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2013, no. 1, pp. 30–38.
25. Sofronov M.A., Volokitina A.V., Martynov K.N. Otsenka uspekhov lesovozobnovleniya s uchetom raznovozrastnosti podrosta i neravnomernosti ego razmeshcheniya po ploshchadi [Evaluation of the Success Reforestation Based on the Undergrowth Age Difference and the Unevenness of Its Location in the Area]. *Lesnoe khozyaystvo*, 2003, no. 5, pp. 16–17.
26. Stakanov V.D. Kharakteristika lesnogo pokrova [Characteristics of the Forest Cover]. *Lesnye ekosistemy Eniseyskogo meridiana* [Forest Ecosystems of the Yenisei Meridian]. Novosibirsk, 2002, pp. 19–24.
27. Stashkevich N.Yu., Ismailova D.M., Nazimova D.I. Rol' sinuzial'noy struktury v vozobnovlenii kedrovogo i pikhtovogo podrosta pod pologom gornyykh chernevykh kedrovnikov [The Role of the Synusial Structure in the Reforestation of Cedar and Fir Undergrowth Under the Canopy of the Mountain Taiga Cedar Forests]. *Khvoynnye boreal'noy zony* [Conifers of the Boreal Area], 2013, vol. XXXI, no. 1-2, pp. 116–122.
28. Falaleev E.N. *Pikhta* [Fir Tree]. Moscow, 1982. 85 p.
29. *Flora Sibiri. T. 1–13* [Flora of Siberia. Vol. 1–13]. Novosibirsk, 1988–1997.
30. Tsvetkov V.F. Voprosy lesovozobnovleniya v svyazi s rubkami na Evropeyskom Severe Rossii [The Issues of Reforestation in Connection with Felling in the European North of Russia]. *Nekotorye voprosy lesovedeniya i lesovodstva na Evropeyskom Severe Rossii* [Some Problems of Forest Science and Forestry in the European North of Russia]. Arkhangel'sk, 2005, pp. 29–76.
31. Chernova N.A. Transformatsiya rastitel'nogo pokrova pikhtovykh lesov Tomskoy oblasti pod vliyaniem ussuriyskogo poligrafa [Transformation of Vegetation in Tomsk Region Siberian Fir Forests Under the Influence of *Polygraphus proximus* Blandf]. *Interexpo Geo-Sibir'* [Interexpo Geo Siberia], 2014, vol. 3, no. 2, pp. 271–277.
32. Chilakhsaeva E.A. Pervaya nakhodka *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) v Moskovskoy oblasti [The First Finding of *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) in the Moscow Region]. *Byullyuten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series], 2008, vol. 113, no. 6, pp. 39–41.
33. Shabalina O.M., Raznobarskiy V.G., Grodnitskiy D.L. Zhivoy napochvennyy pokrov i podrost v taezhnykh shelkopryadnikakh [Forest Live Cover and Undergrowth in the Taiga Silkmoth Forests]. *Prilozhenie k Sibirskomu ekologicheskomu zhurnalu* [Contemporary Problems of Ecology. Appendix], 2002, vol. IX, no. 1, pp. 23–32.
34. *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae). Sakhalin-Fir Bark Beetle. *European and Mediterranean Plant Protection Organization. Panel Review Date 2015-03*. Available at: www.eppo.int/QUARANTINE/Alert_List/insects/polygraphus_proximus.htm.

Received on April 20, 2016