

*Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства
и механизации лесного хозяйства (ФГУ ВНИИЛМ)*

А. Д. Маслов

*Посвящается памяти Учителя —
Андрея Улановича Уланского*

КОРОЕД-ТИПОГРАФ И УСЫХАНИЕ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

Пушкино
2010

УДК 630*453:595.768.24+630*416.16
ББК 44.9

Автор:

Маслов Алексей Дмитриевич, ФГУ ВНИИЛМ, ведущий научный сотрудник, канд. биол. наук, ст. научный сотрудник

Рецензенты:

Кобельков Михаил Егорович, канд. с.-х. наук, заслуженный лесовод РФ
Мозолева Екатерина Григорьевна, Московский государственный университет леса, профессор, д-р биол. наук

Короед-типограф и усыхание еловых лесов / А. Д. Маслов. — М. : ВНИИЛМ, 2010. 138 с.

ISBN 978-5-94219-170-2

*В монографии приведены результаты многолетних исследований автора по биологии и динамике численности короеда-типографа *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) – наиболее опасного вредителя еловых насаждений, изложены основные закономерности его размножения, характеризуются его резервации и миграции, дана хроника пандемических размножений короеда и связанного с этим массового усыхания ельников в Восточной Европе за последние 130...150 лет. Анализируется роль факторов динамики численности короеда и состояния еловых древостоев. Даны рекомендации по ведению мониторинга санитарного состояния еловых насаждений и колебаний численности короеда-типографа, предложена система интегрированных мероприятий по защите еловых лесов от усыхания и борьбе с короедом-типографом.*

Книга предназначена для научных работников, преподавателей и студентов вузов, техникумов, других учебных заведений биологического профиля, специалистов лесного хозяйства и лесозащиты, экологов.

Табл. 7, рис. 21, библиография 156 назв.

Рекомендовано к изданию Ученым советом ФГУ ВНИИЛМ
Протокол № 10 от 3.11.2009

ISBN 978-5-94219-170-2

© ВНИИЛМ, 2010
© А.Д. Маслов

ПРЕДИСЛОВИЕ

Короед-типограф *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae), широко распространённый в хвойных, преимущественно еловых лесах Евразии, относится к числу особо опасных вредителей леса. Это объясняется тем, что на юге лесной зоны Восточной Европы периодически наблюдаются вспышки его массового размножения, в результате которых происходит усыхание еловых лесов, часто на огромных территориях. Такое усыхание ельников приводит к радикальным нарушениям в структуре лесов целых регионов, неблагоприятным экологическим и экономическим последствиям: гибель наиболее ценных и продуктивных ельников в возрасте от 50...60 лет и старше может достигать 70% и более, а древесина, которую в таких случаях своевременно в полном объёме не удаётся освоить, в значительной мере портится от различных биологических поражений (насекомые, грибы и пр.). Подобные катастрофы в ельниках периодически происходят и в Западной Европе, но благодаря более оперативной ликвидации последствий таких стихийных бедствий потери менее значимы.

О короеде-типографе и усыхании еловых лесов опубликовано большое количество научной литературы, особенно по биологии короеда, зависимости его размножения от факторов внешней среды и внутрипопуляционных, от закономерностей формирования и развития очагов. Эта литература нуждается в обобщении. Необходимо также было обобщить и дать анализ результатов многолетних исследований автора, проведённых в различных регионах Восточной Европы, по динамике численности короеда-типографа и сопутствующих ему других стволовых вредителей ели, а также по динамике состояния еловых насаждений. Именно таковы были задачи автора при работе над данной монографией.

Полевые, часто кропотливые и длительные работы по широкому кругу вопросов биологии и выживаемости короеда-типографа непосредственно в природных условиях, по оценке изменчивости его численности с учётом состояния еловых насаждений, а также последующая камеральная обработка материалов были проведены при активном и творческом участии аспиранта, а позднее научного сотрудника Л.С. Матусевич. Её диссертационная работа по изменчивости показателей размножения короеда-типографа в большой мере использована в данной монографии, за что автор выражает глубокую благодарность. Автор признателен всем другим сотрудникам отдела защиты леса ВНИИЛМ, членам творческих групп по выполнению научных исследований, а также многим специалистам лесозащиты и лесного хозяйства, своим личным участием содействовавшим решению проблемы защиты еловых лесов от короеда-типографа.

1. БИОЛОГИЯ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА

1.1. Систематическое положение, распространение, кормовые породы

КОРОЕД-ТИПОГРАФ, типограф, или большой еловый короед *Ips typographus* L. относится к семейству короедов *Scolytidae*, подсемейству *Ipinae* (*Scolytinae*) отряда жуков *Coleoptera* (Старк, 1952; Ижевский и др., 2005).

ЖУК длиной 3.5...5.5 мм, шириной около 2 мм, тёмно-коричневый, коричневый или почти чёрный, с более светлыми ногами, блестящий, короткоцилиндрический, волосистый (рис. 1а, б). Лоб грубозернистый с крупным бугорком в нижней части. Передняя половина переднеспинки в грубых загнутых назад зубцах. Надкрылья с глубокими точечными бороздками, промежутки между ними почти без точек. В задней половине надкрылий глубокая впадина («тачка»), по краям которой с каждой стороны имеется по 4 конусовидных зубца; 3-й зубец сверху самый большой, на конце он утолщён в виде пуговки (рис. 1в). Все зубцы сидят отдельно. Впадина «тачки» матовая.

Б. Н. Огибин (1973) приводит уточнённые размеры жуков короеда-типографа: средние – 4.2...5.5 мм; самец – 4.81 ± 0.005 мм, самка – 4.83 ± 0.005 мм.

L. Nef (1990) обнаружил положительную корреляцию между длиной тела короеда-типографа и высотой над уровнем моря ($r=0.627$), скоростью роста дерева ($r=0.765$), содержанием в почве фосфора и меди ($r=0.907$), некоторых терпенов в коре ($r=0.848$). Установлена отрицательная связь между длиной тела короеда и плотностью его поселения на дереве, содержанием в почве цинка и азота.

ЛИЧИНКА безногая, желтовато-белая или белая, серпообразно согнутая в брюшную сторону. Её голова сильно склеротизирована, желтовато-бурая (рис. 1г).

КУКОЛКА открытая, короткая, плотная; крылья покрывают большую часть брюшка, нижние крылья выдаются из-под верхних, покрывая почти полностью последнюю пару ног (рис. 1д).

Определение вида по личинке и куколке ненадёжно, так как указанные признаки характерны для всего семейства короедов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: вся Европа за исключением степной зоны, Сибирь, Дальний Восток (включая Камчатку, Сахалин, Южные Курилы), Закавказье, Казахстан, Северная Африка, Турция, Монголия, Северный Китай, Корея; завезен в Северную Америку.

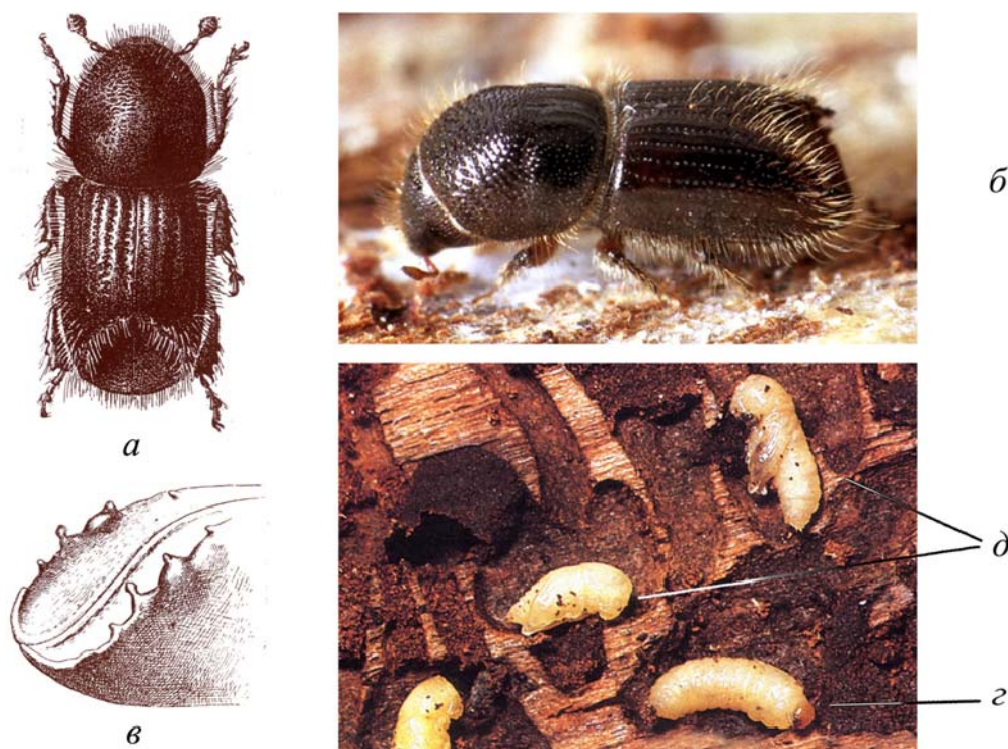


Рис. 1. Короед-типограф: жук – вид сверху и сбоку – а, б ,
вершина надкрылий – в ; личинка – г , куколка – д

КОРМОВЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ. Основным кормовым растением является ель – европейская, или обыкновенная (*Picea abietis*), сибирская (*P. obovata*), аянская (*P. jezoensis*), восточная (*P. orientalis*); иногда повреждает сосну обыкновенную (*Pinus silvestris*), которая на Кавказе и в Сибири повреждается чаще. В Сибири вредит также кедру сибирскому (*Pinus sibirica*), корейскому (*P. koraensis*), лиственнице сибирской (*Larix sibirica*) и даурской (*L. daurica*). Может развиваться на пихте сибирской (*Abies sibirica*), сахалинской (*A. sachalinensis*), других видах хвойных пород. Отмечалось вбурывание жуков в осину (*Populus tremula*).

1.2. Стации обитания

В пределах своего обширного ареала короед-типограф обитает в самых разнообразных условиях и стациях, где произрастают деревья его кормовых пород. Он распространён в равнинных и горных лесах, в приречных и нагорных насаждениях. В лесной зоне России он обитает практически повсеместно в ареале своей основной кормовой породы – ели, в меньшей степени кедра, лиственницы, реже иных хвойных.

Короед-типограф относительно свето- и теплолюбив, поэтому, в частности, в европейской части России он предпочитает селиться и

размножаться в среднеполнотных (полнота 0.4...0.8) еловых насаждениях, произрастающих на свежих суглинистых и супесчаных лесных почвах и относящихся к сложной группе типов ельников (зеленомошники, кисличные, разнотравные и т.п.), на дренированных почвах приручьевых ельников. Широко распространён короед-типограф также в более влажных типах ельников, особенно черничниках, но его можно обнаружить и в ельниках сфагнового типа, произрастающих в избыточно увлажнённых условиях. В Архангельской обл. короед-типограф наиболее распространён в зеленомошной группе типов ельников (Огибин, 1973).

Во всех этих типах ельников короед-типограф заселяет свежий ветровал, бурелом, снеголом, брёвна и хлысты на складах лесоматериалов, порубочные остатки на лесосеках, деревья в недорубах и узких кулисах не вырубленного леса, брошенные хлысты и брёвна, ослабленные ветром и солнцем деревья вдоль стен леса на вырубках (часто в глубину до 100 м и более), а также больные и ослабленные иными причинами отдельные деревья, их группы и куртины в глубине леса. В этих же условиях формируются и развиваются очаги массового размножения короеда-типографа и часто значительного, вплоть до сплошного, усыхания ели.

Таким образом, короед-типограф обладает достаточно широкой экологической валентностью к комплексу факторов и потому может считаться эврибионтом, обладающим широкой индивидуальной приспособленностью, что даёт ему возможность заселять разнообразные места обитания, или станции, пригодные для его популяции.

Об экологической пластичности короеда-типографа свидетельствует его способность выживать в широком диапазоне температуры и влажности среды, избегая в то же время экстремальных их проявлений, о чём сообщается ниже.

В определённых условиях короед-типограф помимо ели может развиваться на сосне, что не характерно для него в Восточной Европе. Первым на это обратил внимание Н. А. Холодковский в конце XIX в., отметивший благополучное развитие типографа на сосне при наличии елового кормового материала. Затем Д. В. Померанцев обнаружил короеда-типографа на сосне в окрестностях г. Вельска Вологодской губернии, также он был найден на сосне в Финляндии севернее границы распространения ели (Nuorteva, 1955). А. Д. Маслов обнаружил заселение соснового ветровала типографом в окружении елового леса в Тверской обл., но, что более важно, им выявлено значительное усыхание сосны от типографа, размножившегося на ели в очаге её массовой гибели в Краснознаменском лесхозе Калининградской обл.; впро-

чем факт поселения типографа на сосне в данном случае имел место лишь в течение одного сезона, после чего этого не наблюдалось. Б. Н. Огибин (1973) в Архангельской обл. также отмечал типографа на сосне и его втачивание без откладки яиц на осине.

1.3. Биология короедной семьи

Начало весеннего лёта жуков короеда-типографа, по нашим многолетним наблюдениям, в Калининградской обл. приходится на третью декаду апреля, в Московской и Тверской – на первую декаду мая, на юге Пермского края – на вторую декаду мая, что определяется климатическими особенностями регионов. Сходные сроки начала лёта жуков типографа в соседних регионах находим у других авторов: Польша – середина или конец апреля (Тулов, 1892), Литва – конец апреля (Валента, 1972, 1978), Латвия – последние числа апреля или первая декада мая (Бичевскис и др., 1986), Карпаты – в зависимости от высоты над уровнем моря, местами с конца марта или начала апреля до начала июня (Загайкевич, 1959; Погориляк, 1965; Васечко, 1967, 1971; Гириц, 1975), Архангельская обл. – первые числа июня (Огибин, 1975).

Конкретные сроки начала лёта жуков типографа зависят от погодных условий, но повсеместно началу лёта предшествует отсутствие осадков, температура воздуха в день начала лёта должна подняться до $+18^{\circ}\text{C}$ и более, а подстилки, где зимуют жуки, – до $+8^{\circ}\text{C}$ и выше. К дню начала лёта жуков сумма положительных среднесуточных температур достигает $140\ldots 150^{\circ}\text{C}$. Этот показатель может быть использован как прогностический.

Сравнить наши данные о температурных условиях начала лёта жуков короеда-типографа с литературными оказалось не всегда возможно, так как иные авторы оперируют другими показателями температуры воздуха (их сумм) и мест зимовки жуков, но в ряде случаев мы видим те же или сходные температурные градиенты (табл. 1).

О начале весеннего лёта жуков короеда-типографа можно судить также по фенологическим сигналам, которые для разных географических районов оказываются схожими: распускание почек берёзы, ели, рябины, малины, жимолости, красной бузины, цветение кислицы и козьей ивы (Васечко, 1971; Валента, 1972; Огибин, 1973).

Жуки короеда-типографа способны двигаться уже при нулевой температуре, но даже при $+5^{\circ}\text{C}$ они ещё медлительны. Интенсивность движения жуков заметно возрастает только при $+10^{\circ}\text{C}$ и выше (Annala, 1969). Это объясняет особенности весенней активности короеда.

Таблица 1. Температурные условия начала весеннего лёта жуков короеда-типографа (по литературным данным)

Температура в местах зимовки, °С	Показатели температуры воздуха и почвы, °С		Литературный источник
	в день начала лёта	сумма температур ко дню начала лёта	
10 – верхние слои почвы	15–20 – на высоте 1 м	Среднесуточные – 181.6...212.1	Мельникова, 1959, 1960
-	20	-	Васечко, 1971
11	Не менее 18	-	Панина, 1976
-	Среднедневная – более 10	Среднедневные – 170...200	Огибин, 1973
-	Максимальная – 20	Градусочасы – 45 (?)	Harding, Ravn, 1985
-	Среднесуточная – 11.8	Среднесуточные положительные: 152 – на прогалине; 381 – под пологом леса	Валента, 1972
-	-	Среднесуточные положительные – 139.0; 173.4	Валента, 1978
-	-	Среднесуточные положительные: 256 $\pm$ 7 – на открытом месте; 307 $\pm$ 10 – под пологом леса	Гавялис, Якайтис, 1974
-	Более 18–20 – основной лёт	-	Bakke, Austara, Pettersen, 1977
Не ниже 12 – выход из-под коры	20	-	Ohnesorge, 1955
7–12 – подстилка; 30 – камбий	20	-	Wild, 1953
-	18	Эффективные – 147.9; 152.1; в среднем – 145; массовый лёт – 185...195	Švihra, 1970
15.5 – максимальная почвы	-	Эффективные почвы – 117.5	Zumr, 1982
-	20	-	Annala, 1969
-	-	Эффективные – 412	Катаев, 1982, 1983

Активность жуков зависит не только от температуры воздуха, но и от их зрелости. Незрелые жуки фотонегативны при температуре ниже +15 °С, зрелые – только при +5 °С, но при +10 °С и выше они становятся фотопозитивными; способность жуков к полёту проявляется с +20 °С, при температуре +25 °С жуки постоянно взлетают (Annala, 1969).

В зависимости от степени зрелости А. А. Гириц (1975) делил жуков короеда-типографа на два типа: I – жуки, не закончившие питание в предыдущем году; они нуждаются в 7...14-дневном дополни-

тельном питании для созревания половых продуктов и только по окончании его приступают к заселению деревьев; II – жуки, закончившие своё развитие предшествующей осенью и полностью подготовленные к дальнейшему размножению после зимовки. Именно такое значительное раздвоение популяции короеда-типографа мы наблюдали весной 1976 г. на юге Пермского края. Часть популяции жуков втачивалась под кору в свежие торцы брёвен, пней и т.п., где в бессистемных ходах в течение 2...3 нед. проходила дополнительное питание и только после его окончания приступила к размножению в обычных местах. Другая часть популяции сразу после вылета из мест зимовки начала прокладывать ходы размножения. За многие годы наблюдений такое заметное раздвоение популяции короеда весной приходилось видеть лишь однажды, хотя возможно, что это в меньшей мере и менее заметно происходит ежегодно.

По данным феромонного надзора и других наблюдений, лёт жуков короеда-типографа может продолжаться с весны до середины или конца августа, что объясняется разновременностью его развития и появлением позднее его сестринских и второго поколений. При дождливой погоде и температуре воздуха ниже +14...12 °C лёт прерывается. Нами в Подмосковье зарегистрирован случай перерыва весеннего лёта жуков типографа на месяц, с 29 апреля по 30 мая.

Пики активности лёта жуков типографа основного, сестринских и второго поколений (до 2–3 пиков активности у каждого из них) приходятся на дни с дневной температурой воздуха +23...25 °C и выше, причём кульминация лёта жуков зависит от погодных условий (по данным Бичевских и др., 1986, это наблюдалось на 3...44-й день после начала лёта). Жуки смежных поколений часто смешиваются при лёте и заселении деревьев, и разделить их бывает затруднительно, что также отмечалось в литературе (Гириц, 1975 и др.).

Поведение жуков типографа при лёте регулируется не только температурой: весной и летом они летают при температуре +20 °C и выше, предпочитая +27...33 °C, но осенью, даже в тёплые дни, жуки ищут места с пониженной температурой для зимнего убежища, что дало основание сделать вывод о том, что короед дважды меняет свой температурный преферендум – перед зимовкой и во время зимней диапаузы. Температурной точкой торможения для короеда-типографа принята температура +7 °C; механизм торможения не известен, но ясен его биологический смысл: осенью это позволяет своевременно найти места зимовки, весной – места размножения (Merker, Adlung, 1957, 1958).

Лёт жуков короеда-типографа начинается прежде всего на наиболее прогреваемых солнцем местах – южных опушках леса, границах вырубок и т.п. Ежедневный лёт жуков можно наблюдать с 8...9 ч утра и позднее, когда температура воздуха поднимется до указанного выше порога. Максимум лёта жуков приходится на самое тёплое время дня – 13...16 ч, а заканчивается лёт в 18...19 ч, даже если ещё достаточно тепло. Сходные данные о динамике суточного лёта жуков типографа приведены Е. Annila (1969). Имеется мнение (Rudinsky, Švihra, 1970), что интенсивность роения жуков короеда-типографа зависит от интенсивности света: начало – около 9.30 ч, максимум – примерно в 13 ч, окончание – около 16 ч. В пасмурную погоду интенсивность лёта жуков снижается или он прекращается.

Особенности разлёта жуков короеда-типографа после зимовки или отрождения на дереве описаны в разделе о миграциях (раздел 2.3). Независимо от дальности разлёта жуки ведут поиск кормовых деревьев. Дисперсия имаго короедов в этот период необходима именно для обнаружения корма. Ориентация жуков при поиске корма определяется зрительными и обонятельными рецепторами, при этом для идентификации корма достаточна очень малая доза летучих веществ в воздухе (Eidmann, 1977). Имеется ряд свидетельств о роли визуальных стимулов, света, температуры, возможно и других, хотя действуют они, особенно зрительные стимулы, очевидно, лишь на коротком расстоянии, а непосредственная посадка жуков на деревья осуществляется лишь в сочетании с обонятельным стимулом (Васечко, 1975; Kangas, 1975; Schönherr, 1977).

Процесс поиска кормовых деревьев жуками короедов разделяют на три этапа:

I – распространение молодых жуков, от их вылета до втачивания под кору. Жуки при этом реагируют на специфические аттрактанты, т.е. привлекающие вещества, выделяемые деревом в воздух (терпены и продукты ферментации); пользуются они, как выше сказано, и визуальными стимулами (цветовыми контрастами), реагируют также на электро- и магнитные волны от УФ-участка до красного;

II – концентрация жуков с помощью выделяемых феромонов и массовое заселение дерева. На этом этапе жукам противостоит выделение живицы, её химический состав и кристаллизация;

III – закрепление, включающий прокладку ходов под корой вплоть до вылета молодых жуков. На этом этапе также важен фактор смолы выделения, негативное воздействие которого короедам помогают преодолевать симбионтные грибы – синева и т.п.; имеют значение состав монотерпенов, влажность луба и заболони (Cobb et al., 1968).

На этом этапе надо указать на влияние температуры дерева, перенаселения в подкоровом пространстве и биотических факторов – хищников, паразитов.

По А. С. Исаеву (1967, 1971), выбор короедом объекта поселения складывается в результате «проб и ошибок», заключающихся в получении положительной информации от дерева с пониженной жизнеспособностью. Дерево выделяет в воздух терпеновые соединения в эфирных маслах – летучей части смолистых веществ, которые привлекают или отпугивают насекомое в зависимости от их концентрации. Короед-типограф ориентируется с помощью обоняния: его привлекают такие терпеновые углеводороды, как α -пинен, лимонен, β -пинен, частично камфен (Rudinsky, Novak, Švihra, 1970).

Семья короеда-типографа состоит из одного самца и нескольких самок (от 1 до 5...7, в среднем 2, об этом подробнее говорится в разделе 2.6). Как у всех короедов-полигамов, выбор кормового дерева осуществляет самец – «первопоселенец» (по образному выражению А. С. Исаева, 1967) при поисковом полёте. Он же является основателем семьи.

После посадки на подходящее дерево самец короеда выбирает место для втачивания под кору, для чего он некоторое время бегает по стволу. Выбрав место, как правило, в трещинах коры (на гладкокорой части ствола оно может быть расположено и открыто), самец прогрызает входной канал (рис. 2а). На растущем дереве входной канал прогрызается в той или иной мере снизу вверх, на лежащем также под уклоном вверх, чтобы через него с помощью имеющейся у короеда «тачки» можно было легко выбрасывать из прогрызаемых ходов наружу «буровую муку» – частицы коры и её лубяного слоя. Буровая мука является первым явным признаком заселения дерева короедом. На лежащем дереве она расположена кучками у входных каналов, на растущем она рассыпается по стволу, покрывает его основание, повисает на паутинках, опадает на листья растущих под деревом лещины, майника и других растений. Из входного канала самец выгрызает на внутренней поверхности коры, т.е. в её лубяном слое, «брачную камеру» площадью около 1 см² (рис. 2б). Всё это длится 2...3 дня.

Привлекаемый к ослабленной ели самец типографа уже содержит в прямой кишке один из компонентов феромона – метилбутенол, а при втачивании в дерево начинает вырабатываться второй компонент (цис-вербенол), которые совместно составляют популяционный аттрактант (агрегационный феромон). Они смешиваются с буровой мукой, выбрасываемой из входного канала, и привлекают особей

обоего пола к дереву-хозяину. Наступает этап массового заселения дерева жуками этого вида. Массовое нападение короеда-типографа на ослабленную ель (нападение «роями» – по А. И. Ильинскому, 1958) необходимо для преодоления защитной реакции дерева (Ильинский, 1958 и др.; Исаев, 1967, 1971; Rudinsky, Novak, Švihra, 1970; Лебедева и др., 2001). Эти же аттрактивные вещества привлекают к дереву-хозяину насекомых – хищников короеда-типографа из родов *Thanasimus*, *Medetera*, *Epurea* и др.



Рис. 2. Ходы короеда-типографа под корой: входной канал – а, брачная камера – б, маточный ход – в, яйцевая камера – г, личиночный ход – д

Привлечённые агрегационным феромоном самки проникают через входной канал в брачную камеру, и после спаривания с самцом каждая из них прогрызает свой маточный ход вверх или вниз по стволу (рис. 2в), по бокам которого уже начиная с 3...4-го дня выгрызают яйцевые камеры (рис. 2г), откладывая в них по одному яичку – мягкому, беловатого цвета; затем эти яйцевые камеры с яичками прикрываются пробочкой из огрызков луба. По мере прокладки маточных ходов в брачной камере периодически происходит спаривание самца с самками. Жизнь короедной семьи очень живо описана в известной книге И. Я. Шевырёва «Загадка короедов» (1910) и затем не менее интересно показана в одном из учебных фильмов О. А. Катаева.

Уже при заселении дерева короедом включается механизм регуляции плотности его поселения. Выбрасываемая из ходов буровая мука обеспечивает наибольшее привлечение (60%) других особей короеда в первые 12...48 ч после втачивания жука под кору, на 5-й день привлечение снижается до 40%, на 7-й – до 30% (Валента, 1974). По другим данным (Панина, 1976), буровая мука типографа наиболее привлекательна в течение 2...5 дней после втачивания жуков. По данным А. С. Исаева (1967, 1971), действие феромонов короедов наиболее эффективно в первые 18 ч, ослабевает спустя 5...6 дней и заканчивается через 2 нед.

Снижение привлечения жуков типографа к дереву объясняется изменением химического состава вырабатываемых в задней кишке самцов феромонов: в период подавления сопротивления дерева при втачивании жуков под кору вырабатываются цис- и транс-вербенолы, при выгрызании брачных камер – ипсдиенол (привлекающий самок), в начале откладки яиц – ипсенол, отпугивающий других особей. Изомеры вербенола отнесены к контактными феромонам, ипсдиенол – к половым аттрактантам, ипсенол – к репеллентам, ограничивающим плотность поселения (Bakke, 1976).

Сходные данные находим и у других авторов: регулирование плотности поселения короеда-типографа осуществляется в результате изменения состава летучих соединений, вырабатываемых короедом, и связанных с ними микроорганизмов; сначала имеет место высокая концентрация 2-метил-3-бутен-2-ола и цис-вербенона, затем повышается выделение ипсенона, ипсдиенола и вербенона, которые и уменьшают аттрактивность смеси для других особей короеда (Schlyter, Anderbrandt, 1988).

К. В. Лебедева и др. (2001) также пишут о том, что по мере заселения дерева короедом количество феромонов сокращается и начина-

ется выделение ингибиторов привлечения (ипсенола и вербенона), регулирующих плотность поселения типографа. Детально процессы выработки аттрактивных веществ и механизмы привлечения различных видов короедов описаны в монографии «Феромоны насекомых» (Лебедева и др., 1984).

Поведение жуков типографа определяется также стридуляцией самцов и самок. Издаваемые акустические сигналы не только регулируют взаимодействие жуков разного пола при их встрече в брачной камере, но и имеют значение при регуляции плотности поселения вида на дереве (Rudinsky, 1979).

По нашим данным, каждая самка откладывает, в зависимости от длины маточного хода, в среднем 20...25 яиц, минимально – 15, максимально – 56 (подробнее об изменчивости фактической плодовитости короеда-типографа и определяющих её факторах см. раздел 2.6). В Архангельской обл. при минимальной плотности поселения самка типографа откладывала до 152...158 яиц (Огибин, 1974). Закончив кладку яиц, самка первого, или основного, поколения продолжает прогрызать маточный ход, в чём, видимо, заключается её регенеративное (восстановительное) питание. Средняя длина полного маточного хода равна 60...65 мм, минимальная – 45, максимальная – 83, включая часть хода без яиц – 10...25 мм. На 1 см маточного хода приходится 6...8 яйцевых камер, а на маточный ход в целом – от 25 до 35 шт. (min – 19, max – 56). Без яиц по неизвестным причинам оказывается от 7 до 20% яйцевых камер.

На 10...20-й день после втачивания жуков под кору самки первого, или основного, поколения в массе покидают маточные ходы для основания «сестринского» поколения. Они присоединяются к самцам, покинувшим ходы ранее самок (а именно на 8...15-й день после основания первоначальных брачных камер) и к началу выхода самок уже успевшим приготовить другие брачные камеры на новых местах либо на том же дереве, свободном от поселений, либо на новом ослабленном дереве. Механизм поиска мест поселения и самцов и самок тот же, что и вышеописанный. Небольшая часть жуков-родителей не покидает ходы, продолжает питание под корой, позднее смешиваясь с молодыми жуками.

В зависимости от погоды сестринское поколение развивается на 2...3 нед. позже основного. Отличить жуков-родителей первого и сестринского поколений внешне затруднительно (первые обычно имеют более слабый волосяной покров), тем более, что при лёте и поселении на деревьях они часто смешиваются. Достоверно отличить самок, уже

откладывавших яйца, можно путём их вскрытия и обнаружения в их половых органах у основания яйцевых трубок так называемых «жёлтых тел» (*corpora lutea*).

Результатам изучения сестринских поколений короеда-типографа посвящён ряд публикаций В. Мартинека (Martinek, 1956, 1957, 1961 и др.). По мнению автора, сестринские поколения имеют большое хозяйственное значение и их следует обязательно учитывать при оценке последствий размножения короеда. В Чехии к повторному размножению после восстановительного питания приступает более 90% самок, ко второму сестринскому – 38%; третье сестринское поколение способно основать до 6% самок. Самка проходит восстановительное питание, продлевая маточный ход без откладки яиц, что согласуется с вышеописанными нашими наблюдениями.

В. Мартинек пишет, что ходы сестринского поколения не всегда можно отличить от основного: их длина у основного равна 20...24 мм, у первого сестринского – 19...61, у второго – 20...48 мм. Соответственно этому число яиц, отложенных самкой основного поколения, равно в среднем 13...22, максимально – 55, первого сестринского – 10...37 и 77, второго – 14...28 и 45. В районе Крушных гор граница между зонами, где наблюдаются 1 или 2 сестринских поколения, находится на высоте 700 м над ур. м.; в зависимости от погоды она сдвигается вверх или вниз.

По наблюдениям Г. И. Васечко (1971), в сходных условиях горных лесов Карпат на высоте 750 м над ур. м. наблюдается по одному основному и сестринскому поколению, хотя в отдельные годы в конце лета возможно появление комбинированного поколения – второго сестринского и молодых жуков основного. Второе поколение в этих условиях в отдельные годы возможно лишь частично, но оно не завершает развития и вымерзает.

По-видимому, Г. И. Васечко недостаточно учёл влияние высоты расположения участка леса и погоды отдельных лет: А. А. Гириц (1956) подробно описал фенологию двух основных и двух сестринских генераций короеда-типографа в карпатских ельниках в 1953 г.

В зоне хвойно-широколиственных лесов и подзоне южной тайги, по нашим наблюдениям, лёт жуков сестринского поколения, как и основного, или первого, часто имеет явно выраженные один или 2–3 пика активности, что зависит от погоды в этот период. Обычно они приурочены к концу мая – началу июня. Второго и тем более третьего сестринских поколений мы не наблюдали. Если они и имеют место, то их значение в связи с малочисленностью должно быть невелико. В

пользу этого говорит тот факт, что в маточных ходах сестринского поколения минирная часть без яиц слабо выражена, значит, этим жукам восстановительное питание не было необходимо или оно было незначительным. Следует признать, что этот вопрос в данных условиях остаётся не изученным. В таёжной зоне, по свидетельству Б. Н. Огибина (1974), вообще нет чётко выраженного сестринского поколения, но в период «летнего» лёта типографа встречаются жуки, уже откладывавшие яйца и впервые их кладущие.

Развитие яиц, по нашим наблюдениям и данным разных авторов, продолжается в зависимости от условий от 10 до 18 сут. Отродившиеся личинки питаются сочным, ещё живым лубом, прогрызая в нём несколько извилистые и непересекающиеся, постепенно расширяющиеся ходы преимущественно поперечного направления (рис. 2д). Каждый из этих ходов, если личинка преждевременно не погибает, заканчивается куколочной колыбелькой, где личинка окукливается, а затем превращается в молодого жука. Массовое отрождение личинок на юге лесной зоны обычно происходит в середине мая. Личиночные ходы, как и маточные, слабо отпечатываются на поверхности заболони. При высокой плотности поселения короеда рисунок ходов каждой отдельной семьи не всегда чётко различим, так как и маточные и личиночные ходы могут изменять естественное направление и перепутываться. Кроме того, и те и другие в таком случае становятся короче: маточные – из-за раннего ухода самок для закладки сестринского поколения (явление интерференции при наличии взаимных помех), а личиночные – вследствие недостатка корма в замкнутом подкоровом пространстве.

По мере развития личинки линяют 4–5 раз (Гириц, 1975), но более достоверны данные Е. Annala (1969), согласно которым личинка типографа имеет 3 возраста, различающихся по ширине головной капсулы: 1-й возраст – 0.50 ± 0.0016 мм; 2-й – 0.69 ± 0.0019 ; 3-й – 0.92 ± 0.020 мм. Распределение ширины головной капсулы личинок близко к нормальному.

Б. Н. Огибин (1974) также различал у личинок типографа 3 возраста: в 1-м возрасте они прогрызают ходы длиной 0.65...1.1 см, во 2-м – 1.05...1.4, в 3-м – 1.1...1.82 см. Общая длина личиночного хода получалась равной в среднем 4.5 см, хотя некоторые достигают 6.7 см.

Развитие личинок в различных условиях продолжается от 18 до 27 дней, куколок – 6...14 дней. Молодые жуки появляются на 40...60-й день после поселения жуков-родителей. Молодые жуки проходят

дополнительное питание, выгрызая бессистемные ходы в местах отрождения под корой заселённой ели. Это питание продолжается от 1 до 2 нед., в результате чего жуки становятся половозрелыми и готовыми для дальнейшего размножения. Их дальнейшая судьба зависит от климатических особенностей района и погодных условий года.

По данным многолетних наблюдений, на юге лесной зоны России молодые жуки первого (основного) поколения начинают отрождаться в середине июня. В среднем от втачивания жуков-родителей до появления куколок проходит 45 дней, молодых жуков – 55, их вылета – 70 дней, и при благоприятных условиях к началу июля возможна закладка второго поколения. Но вылет молодых жуков задерживается, если в июле – начале августа идут дожди, а дневная температура воздуха составляет +16...17 °С и ниже, хотя сумма среднесуточных температур со дня начала поселения жуков на дереве к этому сроку может достичь необходимого уровня (около 980 °С) и даже превысить его на 150...300 °С. Молодые жуки при такой погоде остаются под корой, продолжают питание, но вплоть до осеннего вылета подвергаются интенсивному уничтожению энтомофагами, особенно дятлами и личинками хищных жуков из сем. *Cleridae*. Численность потомства короеда неуклонно снижается и к осени может достичь начального уровня. В этом проявляется огромное, вплоть до решающего, опосредствованное значение погоды в динамике численности короеда-типографа (Маслов, 2008). При выходе из-под коры молодые жуки прогрызают круглые лётные отверстия диаметром около 2 мм; в результате поверхность коры ели выглядит как бы простреленной мелкой дробью.

Приведенные данные о сумме среднесуточных температур, необходимой для полного развития поколения короеда-типографа, в основном, соответствуют литературным: В. Валента (1964) – 866...1221 °С для основного поколения, 934...1120 °С для сестринского; В. Гавялис, Б. Якайтис (1974) – 990...1074 °С (первая генерация) и 670...830 °С (вторая).

Уход жуков короеда-типографа на зимовку в России подробно не изучен. По нашим наблюдениям, он сильно растянут во времени и может продолжаться с конца августа по октябрь. Это согласуется с наблюдениями Н. Pettersen и О. Austara (1975): в Норвегии вылет молодых жуков на зимовку занимает 1.5...2 мес. и продолжается с конца июля – начала сентября по середину октября – начало ноября. Выход жуков из-под коры приходится на 31 августа – 6 октября, при этом 80% жуков выходит в период с 15 августа по 30 сентября. Но

Г. И. Васечко (1971) утверждает, что жуки типографа уходят на зимовку с первыми заморозками, т.е. в начале октября. По другим данным (Ohnesorge, 1955), при температуре ниже +12 °С жуки из-под коры не выходят.

Жуки короеда-типографа могут зимовать как под корой в местах своего развития, так и в лесной подстилке под отработанными ими деревьями, в кусках опавшей коры. Соотношение между жуками, зимующими в разных условиях, может быть различным, но причины этого не ясны. По мнению G. Biermann (1977), это зависит от температуры в период созревания жуков: так, на высоте 400 м над ур. м. в подстилке зимовало менее 10% молодых жуков, в то время как на меньшей высоте 90% особей короеда зимовало в подстилке в радиусе 1 м от основания дерева, а остальные жуки – в радиусе 2 м от него. Из этого мы заключаем, что в подстилке, предположительно, зимуют более зрелые особи.

Н. И. Мельникова (1960) установила, что большая часть жуков короеда-типографа, зимующая в подстилке, сосредоточена на расстоянии 0.5...1.0 м от усохшего дерева, далее число их резко сокращается, и на расстоянии 3 м они единичны. Основная масса жуков зимует на глубине 6...8 см, на границе подстилки с минеральным слоем почвы. На глубине 10 см жуков нет. Под деревом может зимовать более 5 тыс. жуков, что позволяет осуществлять борьбу с ними путём опрыскивания подстилки инсектицидами весной перед их вылетом (Мельникова, 1958). O. Schneider-Orelli и W.Kuhn (1948) сообщали о том, что между корневыми лапами усохшей ели число жуков типографа может составить 197 шт./дм².

Такие сведения о зимовке жуков короеда-типографа подтверждаются другими источниками (Sierpinski, 1956; Васечко, 1971 и др.). Под лежащим отработанным деревом жуки короеда зимуют в подстилке на расстоянии 2 м от него (Biermann, 1977).

О гибели жуков во время зимовки в подстилке сведения противоречивы: от незначительной (Schneider-Orelli, Kuhn, 1948) до 50%-ной (Biermann, 1977). Возможно, она зависит от возраста зимующих жуков: в первую зимовку в опыте погибло 56.2-59.5% особей; во вторую зимовку погибли почти все выжившие жуки (Austara, Madtgaard, 1986). Из этого опыта авторы сделали вывод о том, что жуки короеда-типографа живут 2 вегетационных периода.

На развитие короеда-типографа большое влияние оказывают условия среды обитания. Популяция короеда-типографа на всех стадиях развития обитает в крайне разнообразных и нередко экстремальных

условиях среды, что свидетельствует о высокой экологической пластичности и жизнестойкости вида (Маслов, 2008). Экстремальные условия температуры и влажности обычно воздействуют на короеда на локальных участках в лесу и на дереве, поэтому чаще всего не оказывают решающего негативного влияния на динамику его популяции. Кроме того, это насекомое, как и другие виды стволовых вредителей, обладает рядом специфических биологических, физиологических и поведенческих особенностей, позволяющих избежать или снизить отрицательное воздействие неблагоприятных абиотических факторов.

При заселении ели, растущей в лесу, короед-типограф попадает в условия, близкие по температурному режиму воздуха. По мере развития потомства короеда и отмирания луба значительных изменений в температурном режиме этих деревьев не обнаружено. Так, в средней части ствола ели, наиболее предпочитаемой типографом, температура луба колебалась в соответствии с температурой воздуха от +9 до +22...26 °С. Во время вылета молодых жуков температура луба была равна +19...25 °С, причём южный сектор ствола был теплее северного на 0.5...2.5 °С, а общая амплитуда колебаний температур не превышала 17 °С. В этих же пределах колебалась температура воздуха.

Температурный режим лежащих деревьев (срубленных и ветровальных) подвержен значительным колебаниям. Во время заселения жуками дерева, лежащего на опушке леса, температура луба верхнего сектора ствола поднималась до +35.8 °С (по литературным данным, нагрев ствола в этих условиях возможен до +56.4 °С), при температуре воздуха в это время +21.4 °С, но нижний сектор этого же ствола был немногим теплее воздуха (+23.0 °С). По мере отмирания луба температура верхнего сектора ствола поднималась до +41.5...44.4 °С и даже превышала +50 °С. Это не только отпугивало жуков от поселения в верхнем секторе, но и приводило к гибели личинок в ходах, прогрызенных ими с боковых секторов ствола. Однако этот фактор не мог, по нашей оценке, иметь решающее значение в общем балансе численности короеда.

Эти данные согласуются с литературными (Thalenhorst, 1958; Annala, 1969), свидетельствующими об отпугивающем или даже летальном для жуков действии высоких температур (от +40 °С и выше).

Наилучшие условия по температурному режиму складываются для короеда-типографа в боковых секторах ствола лежащих деревьев и в меньшей степени в нижнем секторе ствола деревьев, приподнятых над землёй.

Под пологом леса температурный режим луба лежащих деревьев более умеренный, но нижний сектор стволов часто холоднее воздуха и поэтому заселяется типографом слабо или совсем не заселяется.

Очень важен вопрос о нижнем температурном пороге развития короеда-типографа или его отдельных стадий. Приведенные в обзоре А. Д. Маслова (2008) литературные сведения очень разнятся: от +5 до +12 °C, но там же показано, что при разной влажности влияние одной и той же температуры неодинаковое. На наш взгляд, за нижний температурный порог развития короеда-типографа целесообразно принять +7 °C. Высказано также мнение о том, что показатель суммы положительных (равно и эффективных) температур можно использовать как прогностический, не абсолютизируя его, а принимая как сугубо ориентировочный.

Влажность луба, в отличие от температуры, подвержена значительно большим колебаниям как на растущих, так и на лежащих деревьях (Маслов, 2008).

С началом поселения короеда-типографа на растущих елях влажность луба понижается до 89% при влажности луба на контрольном дереве 140...160%. С появлением в ходах короеда яиц этот показатель поднимается до уровня незаселённого дерева. В период развития личинок по мере увядания луба его влажность понижается и достигает минимума (40...90%) к моменту отрождения жуков.

На срубленных деревьях влажность луба также несколько понижается, но с появлением яиц повышается до 200...300%. При появлении личинок и куколок влажность снижается до 70...170%, при отрождении молодых жуков она равна 160...170%.

В глубине леса у срубленных деревьев влажность луба почти всегда высокая: сначала она равна 150...220%, затем – 210...240%, но при отрождении жуков достигает максимума – 220...290%.

На открытом месте у срубленных деревьев луб высыхает очень сильно – до 15...25%, но это не влияет заметно на развитие молодых жуков. При изменчивой погоде луб в верхнем секторе ствола на открытом месте то сильно иссушается, то переувлажняется от дождей. Длительные дожди постоянно поддерживают высокую влажность в подкоровом пространстве (200% и выше), особенно в период продолжительного дополнительного питания молодых жуков. Это иногда побуждает жуков прогрызать в коре отверстия, похожие на лётные, что помогает им снижать влажность под корой и выживать в этих экстремальных условиях. О подобном поведении жуков типографа писали также W. Thalenhorst (1958) и А. И. Воронцов (1960).

Для личинок и куколок губительна влажность луба свыше 200%, а для молодых жуков – 250% и более.

Выживаемость короеда-типографа в период зимовки зависит от его холодостойкости. Многолетние наблюдения показывают, что у короеда-типографа как поливольтинного вида при недостатке тепла в период вегетации на зимовку могут уйти особи всех стадий развития второго и сестринских поколений и даже недозрелые молодые жуки основного поколения. Первые же морозы (-5°C и ниже) приводят к гибели всех не завершивших развитие особей короеда, что является основной причиной резкого снижения численности его популяции. Повторное вымерзание незрелых особей короеда приводит к полному затуханию очагов его массового размножения. Об этом конкретнее говорится в разделе 3.

Зимовке жуков короеда-типографа предшествует закалка холодом, которая происходит в осенне-зимний период под влиянием терморитмов. Закалка увеличивается после длительного термопериодического воздействия. Повышение содержания глюкозы в теле жуков сопровождается понижением точки переохлаждения, которая к декабрю достигает -25°C . Весной холодостойкость исчезает. Если содержать жуков в тепле, холодостойкость не возникает (Луйк, 1977; Луйк и др., 1980).

Об исчезновении холодостойкости у перезимовавших жуков короеда-типографа свидетельствует отмеченный нами факт их массовой гибели в начале июня от сильного переохлаждения (до -10°C), наступившего в результате резкого похолодания с выпадением снега уже после начала их весеннего лёта и заселения деревьев.

Короед-типограф зимует в состоянии олигопаузы, индуцируемой термопериодами. Для формирования состояния зимнего покоя необходимо влияние отрицательных температур, когда возникает способность переносить переохлаждение (Хансен и др., 1980).

Для успешной зимовки короеда-типографа важен также фотопериод: содержание жуков в условиях короткого фотопериода (8 ч) подавляло их репродуктивную активность и повышало холодостойкость (Schopf, 1985).

Как и для других короедов, 20-сантиметровый слой снега является надежной защитой от морозов для жуков, но яйца, личинки и куколки погибают и под ним. Смертность жуков под снегом составила 2...7%, над снегом – 65...100% (Annala, 1969). Поэтому понятно, почему на стоящих деревьях морозы до -24°C могут вызвать 100%-ную смертность потомства короеда (Austara et al., 1977).

Выживаемость зимующих жуков зависит не только от их зрелости (о чем свидетельствует пигментация и содержание хитина), но и от наполненности кишечника пищей: при её наличии молодые жуки погибали при -10°C и -16°C ; голодающие – при -17°C и -25°C . Жуки, покинувшие деревья осенью, чаще всего имели пустую пищеварительную систему. Они выживали при -20°C и -25°C ; лишь при -28°C их гибель составила 32%, при -32°C все жуки погибали (Annala, 1969).

Средняя летальная температура для яиц короеда-типографа равна -4°C (Thalenhurst, 1958), личинок – от -12 до -14°C , куколок – -17°C , жуков – от -24°C до -25°C (Annala, 1969).

1.4. Распределение короеда-типографа на деревьях и в насаждении

Распределение короеда-типографа по высоте ствола растущей ели неравномерное. Корреляционный анализ экспериментального материала свидетельствует о наличии криволинейной зависимости между плотностью поселения короеда и относительной высотой ствола: корреляционное отношение равно 0.778 ± 0.036 при $P > 0.991$. Уравнение связи получено путём выравнивания эмпирических данных способом наименьших квадратов с использованием параболы второго порядка. Распределение плотности поселения короеда-типографа (число маточных ходов на 1 дм^2) по району поселения описывается параболой второго порядка (коэффициент сглаживания равен 0.881), представленной на рис. 3 и выраженной формулой:

$$y = 1.949 + 1.539x - 0.136x^2,$$

где: y – плотность поселения, число маточных ходов на 1 дм^2 ;
 x – относительная высота в пределах поселения на дереве.

Максимум плотности поселения короеда-типографа на растущем дереве находится на $0.5 \dots 0.6H$, а характер выровненной кривой почти симметричен, но максимумы средних значений плотностей поселения расположены выше по стволу – на $0.7H$.

Такой характер поселения короеда-типографа на растущей ели, очевидно, присущ отмиранию и заселению её вредителем по наиболее распространённому стволловому типу (см. раздел 1.5). При других типах отмирания ели (комлевому, вершинному) характер распределения короеда-типографа по её стволу, очевидно, будет иным.

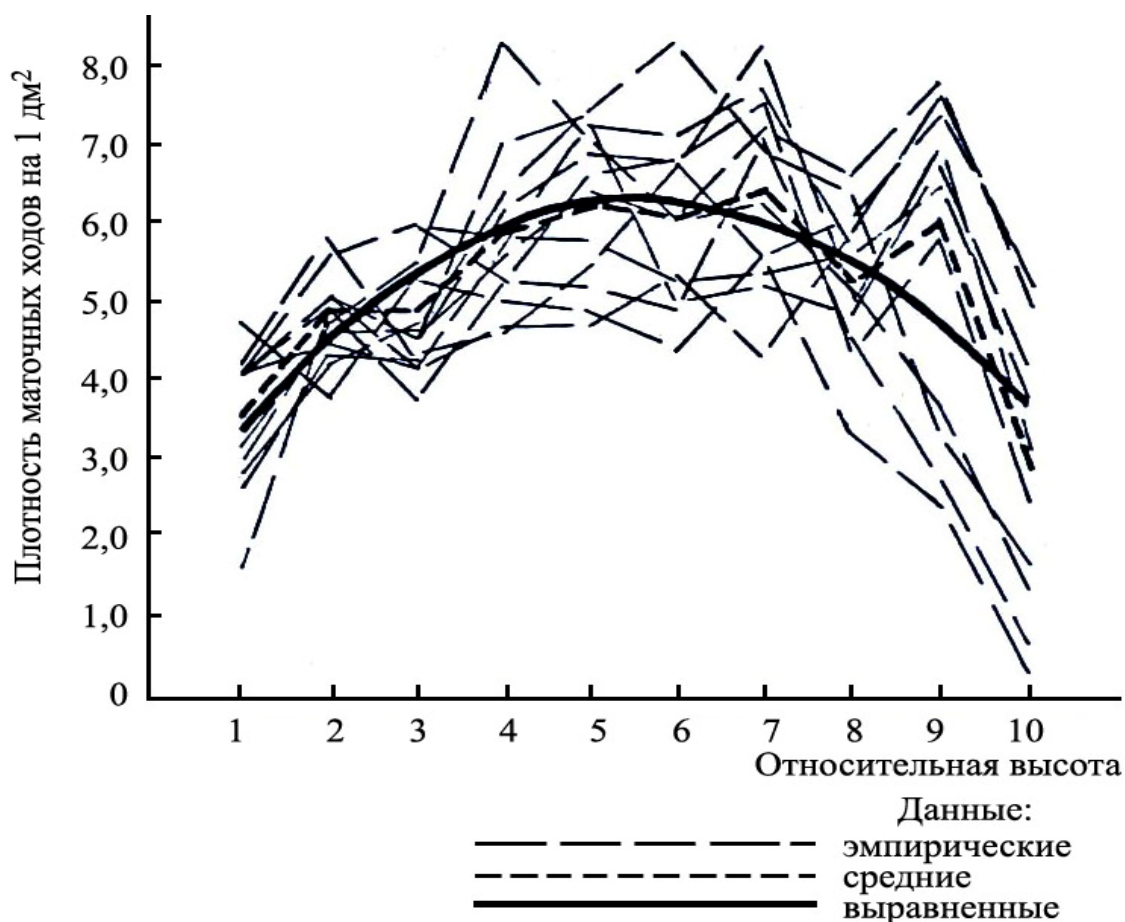


Рис. 3. Распределение плотности поселения короеда-типографа по стволу растущей ели

А. А. Гириц (1963) также обнаружил максимальную численность типографа в районе переходной коры и отмирающих ветвей: в районе толстой коры — 12.6% поселений; отмирающих ветвей — 37.8%; переходной коры — 31.2%; нижней части кроны — 13.2%; её верхней части — 5.2%.

Характерно, что варьирование распределения типографа по стволу дерева между разными деревьями минимально в их комлевой части и максимально — ближе к вершине, где кора тоньше.

На ветровальных елях распределение типографа по стволу носит менее выраженный криволинейный характер по сравнению с растущей елью. Кроме того, отмечена большая изменчивость плотности поселения короеда как внутри района поселения на одном дереве, так и между разными деревьями.

Р. Švihra (1968) выделяет 2 типа распределения короеда-типографа на ловчем (срубленном) дереве: на прикрытом ветвями максимум плотности приходится на 0.3...0.4Н (распределение ближе к пуассоновскому); на непокрытом ветвями — 0.4...0.6Н, т.е. близко к

нормальному. Непонятно, как на распределение типографа могло повлиять прикрытие деревьев ветвями. Возможно, причина заключается в предрасположенности каждого из этих деревьев соответственно к комлевому или стволовому типам отмирания.

Распределение короеда-типографа в насаждении детально не изучено. Очевидно, оно зависит от многих причин и при разных обстоятельствах может быть в той или иной степени агрегированным, приуроченным к групповому или куртинному ослаблению ельника, например, корневыми и комлевыми гнилями. В межвспышечный период распределение короеда скорее носит дисперсный характер, когда его популяция выживает, заселяя отдельные, разбросанные по древостоям ели, ослабленные, повреждённые ветром и по иным причинам деревья. В очаге массового размножения усыхание ели от типографа имеет сплошной характер, но является ли в данном случае распределение популяции по территории очага равномерным или каким-то иным?

Особенности распределения короеда-типографа на дереве и в насаждении определяют принятые методы учёта его численности, о чём говорится в главе 4.

1.5. Короед-типограф и типы отмирания ели

А. И. Ильинский (1958) разработал учение о типах ослабления и усыхания деревьев, формирования на них экологических группировок стволовых вредителей. Оно было убедительно представлено на примере сосны. По ели представленная схема нуждалась в дальнейшей проверке, что и было сделано нами в последующие годы.

А. И. Ильинский выделял на взрослом дереве сосны и ели 2 основных экологических района – толстой и тонкой коры. В кроне сосны поселяются виды стволовых вредителей, не имеющие хозяйственного значения либо заселяющие ствол в районе тонкой коры. На корневых лапах также селятся малозначимые виды или поселяющиеся в районе толстой коры. Аналогичный подход полностью приемлем и для ели с тем уточнением, что короед-типограф может заселять весь её ствол от комля до вершины.

В фенологическом отношении у сосны и ели чётко выделяются 2 подгруппы стволовых вредителей – весенняя и летняя. У ели к первой подгруппе относится первое, или основное, поколение типографа, а также первое сестринское, если оно появится по погодным условиям до конца мая. К летней фенологической подгруппе вредителей ели относятся второе и сестринские поколения короеда-типографа, кото-

рые могут реализоваться при соответствующих климатических и погодных условиях.

К весенней фенологической подгруппе вредителей ели относятся также короед-гравёр *Pityogenes chalcographus* L. и первое поколение короеда-двойника *Ips duplicatus* Sahlb., но оба они, в отличие от короеда-типографа, не относятся к особо опасным видам вредителей, так как у них не наблюдается столь катастрофических массовых размножений. К этой же подгруппе можно отнести широко распространённые в ельниках «третичные» виды (поселяющиеся на утративших устойчивость деревьях) – древесинника полосатого *Trypodendron lineatum* Oliv., усачей рода *Rhagium* и некоторых других.

К летней подгруппе стволовых вредителей, кроме короеда-типографа, относятся также менее значимые (по сравнению с ним) второе поколение короеда-двойника, полиграф пушистый *Polygraphus polygraphus* L., большой еловый лубоед *Dendroctonus micans* Kug., еловая смолёвка *Pissodes harcyniae* Hbst., усачи рода *Tetropium*, *Monochamus*, рогахвосты сем. *Siricidae* – гигант, синий и др.

В определённых условиях все перечисленные виды стволовых вредителей могут заселять ослабленные ели, о чём говорится ниже, причинить немалый ущерб, и поэтому их причисляют к видам, подлежащим надзору и учёту (Методические рекомендации, 2006).

А. И. Ильинский выделил 5 типов отмирания деревьев сосны – комлевой, вершинный, одновременный, стволовый и местный. Все они также наблюдаются и у ели, но со своей спецификой, обусловленной особенностями морфологии и физиологии ели и биологическими особенностями видов её стволовых вредителей.

В очагах массового размножения короеда-типографа и усыхания ели 70% деревьев заселяются им по СТВОЛОВОМУ типу, хотя 80% модельных деревьев имели явные признаки предварительного заражения корневой губкой и опёнком; кроме того, деревья в годы засух испытывали дефицит влаги и, следовательно, были ослаблены по комлевому, или корневому типу (Маслов, 1973). Эпицентр поселения короеда-типографа приходился примерно на границу между живыми и мёртвыми сучьями, а крона выглядела здоровой. Распознавать такие деревья в начальной стадии заселения короедом затруднительно – например, по буровой муке, рассыпающейся из ходов короедов по стволу, скапливающейся у комля, а также под деревом на листьях различных трав и кустарников (рис. 4). Вскоре после заселения дерева короедом начинает осыпаться ещё зелёная или слегка пожелтевшая хвоя, особенно, если ударить по стволу обухом топора. Часто первы-

ми распознают такие деревья дятлы, расклёвывающие кору в поисках куколок и молодых жуков короеда. При весеннем поселении короеда расклёвы коры дятлом и признаки усыхающей кроны обнаруживаются в конце июня – в июле, при летнем – осенью или зимой. Интересно, что подобный характер усыхания ели в очагах массового размножения короеда-типографа многократно описан в литературе с конца XIX в., но немногие специалисты знают об этом.



Рис. 4. Свежезаселённая короедом-типографом ель:
а – внешне здоровая крона, б – буровая мука из ходов короеда у основания ствола, в – буровая мука на листьях лещины

В чём причина такого характера заселения ели типографом при комлевом типе её ослабления корневыми и напёнными гнилями? Этот вопрос не изучен. Возможно, причина заключается в особенностях морфологии и физиологии ели. Но типограф, судя по характеру его распределения по стволу растущей ели (см. раздел 1.4), явно предпочитает кору его средней части. Начав заселение дерева с этого места, позднее он распространяется выше и ниже по стволу.

Часто комлевая часть дерева длиной 0.5...3.0 м с наиболее толстой корой длительное время остаётся незаселённой и лишь позднее в тот же год заселяется усачами рода *Tetropium* или даже весной будущего года полосатым древесинником. Вершина дерева при этом типе

отмирания бывает заселена короедом-гравёром. При слабом заселении дерева короедом-типографом позднее или одновременно с ним подселяются усачи – чёрные еловые, тетропиумы, с которыми у него возникают конкурентные взаимоотношения. На последнем этапе отмирания дерева на нём поселяются усачи рода *Rhagium* и другие малозначимые виды насекомых.

Отмечены многочисленные случаи заселения ели по стволловому типу еловой смолёвкой. Ранняя диагностика такого заселения также затруднена: при зелёной кроне на стволе видны капельки и потёки живицы. На опушках леса вдоль вырубок по такому же типу ослабленную ель обычно заселяет короед-двойник.

КОМЛЕВОЙ тип отмирания ели обнаружен в 20% случаев. Он более характерен при предварительном поражении ели опёнком. Как правило, короед-типограф в таких случаях заселяет деревья ели в возрасте до 60...70 лет, у которых в комлевой части ствола ещё не очень толстая кора. Заселение ели более старшего возраста с очень толстой корой начинали усачи-тетропиумы, а выше по стволу селился короед-типограф и другие насекомые. Крона у этих елей ещё длительное время оставалась зелёной.

ВЕРШИННЫЙ тип отмирания ели характерен для высоковозрастных деревьев при их хроническом ослаблении корневыми гнилями. Отмирание деревьев также часто имеет хронический характер, при этом наблюдается ажурность кроны, очень слабый прирост или его отсутствие, последующее усыхание вершины. Заселение таких деревьев начинается с короеда-гравёра, и позднее ниже вершины поселяются короед-типограф и другие виды вредителей.

ОДНОВРЕМЕННЫЙ тип отмирания чаще наблюдается у деревьев ели при её естественном отпаде. Короед-типограф такие ели заселяет слабо, здесь обычны пушистый полиграф, пальцеходный лубоед, еловая смолёвка. Деревья отличаются угнетённым состоянием, ажурной кроной, очень слабым приростом.

МЕСТНЫЙ тип отмирания возникает при различных механических повреждениях ствола, в том числе после погрызов коры лосем, в результате поражения некрозно-раковыми болезнями и т.п. Около повреждённых мест на стволе в течение ряда лет селится большой еловый лубоед, вокруг входных отверстий которого образуются смоляные воронки и наплывы, а в места повреждения ствола в древесину откладывают яйца различные рогахвосты. Сюда проникают возбудители гнилевых болезней, в стволе развивается гниль, от чего дерево может быть сломано ветром, снегом. Сломанное дерево становится

объектом поселения короеда-типографа и других стволовых вредителей. Подобные виды патологии чаще встречаются на отдельных деревьях, но иногда могут образоваться локальные очаги.

Знание типов отмирания и заселения ели короедом-типографом и другими стволовыми вредителями необходимо для квалифицированной диагностики состояния деревьев при лесопатологическом мониторинге и лесопатологических обследованиях.

1.6. Факторы смертности и выживаемость короеда-типографа

СМЕРТНОСТЬ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА ВО ВРЕМЯ ЗИМОВКИ. Зрелые, предварительно хорошо напитавшиеся молодые жуки короеда-типографа, как правило, благополучно переносят зимовку, даже если в этот период наблюдаются экстремальные погодные условия. В результате опытов установлено, что зимняя холодостойкость жуков типографа достигает $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Луйк, 1977). Жуки могут зимовать под корой в местах отрождения и дополнительного питания, в опавших на землю от расклёвов дятлами кусочках коры, а также в лесной подстилке. Соотношение особей, зимующих в этих местах, в разные годы различно, что пока ещё не нашло достаточного объяснения.

В обычные годы во время зимовки под корой погибает 18...47% жуков типографа 1-й генерации. Однако в отдельных случаях местами была отмечена 100%-ная гибель молодых жуков этой же генерации, находящихся под корой зависающих над землёй ветровальных деревьев, но это было приурочено к боковым секторам стволов, не прикрытым снегом. Во всех других местах зимовки, укрытых снегом, заметной гибели зрелых жуков не наблюдалось.

По литературным данным (Якайтис и др., 1982, и др.), на вырубке погибает 59% зимующих жуков, а под пологом леса – 67%. Жуки типографа, заражённые нематодами, погибают в большем количестве, чем незаражённые.

Незрелые молодые жуки, куколки и личинки совершенно не переносят переохлаждения (Austara et al., 1977), что подтверждается нашими наблюдениями: полное или даже значительное вымерзание незрелого потомства 2-й генерации не раз приводило к резкому затуханию очагов вредителя (см. раздел 3).

СМЕРТНОСТЬ ТИПОГРАФА ПРИ ЛЁТЕ, ПОИСКЕ КОРМОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И ВТАЧИВАНИИ ПОД КОРУ. Лёт жуков короеда-типографа практически всегда происходит в благоприятную для него погоду. Похолодание, тем более до отрицательной температуры, всегда

прерывает лёт, но это, как правило, не отражается на жизнеспособности жуков. Лишь однажды в Пермской обл. выпадение снега в период лёта жуков и заселения ими деревьев негативно сказалось на популяции этого короеда: число заселённых им деревьев резко сократилось, очаг затух. Аналогичный случай массовой гибели жуков типографа от заморозка (до -4.4°C) был отмечен в Белоруссии (Кирста, 1976). Возможно, летающих жуков типографа ловят и поедают птицы, но это зафиксировать затруднительно.

На жуков типографа, ползающих по стволам деревьев в поисках места для втачивания под кору, часто нападают вездесущие муравьи рода *Formica*, но это не заканчивается гибелью короедов: муравьи их бросают. Ели, растущие рядом с муравьиным гнездом, оказываются заселёнными короедом-типографом столь же интенсивно, что и вдали от него.

Часто наблюдалось нападение на жуков короеда-типографа на коре заселяемого ими дерева имаго муравьежуков *Cleridae*, но и это не было губительным для типографа. По данным Г. И. Васечко (1982), муравьежуки уничтожают 1...2% короедов на коре дерева.

Более всего можно было ожидать значительной гибели жуков короеда при их втачивании под кору заселяемых ими деревьев ели. Действительно, ель часто реагирует на втачивание типографа выделением живицы, в результате чего на коре образуются небольшие смоляные воронки, в которых можно обнаружить залитых живицей жуков. Обычно это наблюдается на тех местах ствола ели, с которых начинается её заселение типографом. Но вскоре в результате массового нападения жуков, очевидно, запасы живицы истощаются, выделение её прекращается, и жуки беспрепятственно прокладывают свои ходы. Из многих сотен вскрытых в течение сезона поселений типографа ежегодно было учтено от 1 до 17 шт. погибших от засмоления жуков, что составляло менее сотых долей процента и свидетельствовало о малой значимости данного фактора в динамике численности этого короеда.

Мало характерны для ельников и деревья с отбитыми попытками поселения короеда типографа. Такие ели были единичны даже в годы кризиса вспышек массового размножения или в межвспышечный период.

СМЕРТНОСТЬ ТИПОГРАФА В МАТОЧНЫХ ХОДАХ. Самцы короеда-типографа начинают покидать ходы под корой уже на 5-й день после появления на дереве первых его поселений. На 8...15-й день уход самцов из ходов становится массовым, а спустя 15...20 дней после начала заселения дерева самцы в ходах под корой дерева уже не встречаются. В ходах сестринского поколения это наблюдается через 30...45 дней.

Смертность жуков-самцов, основавших первую генерацию, не превышала 2.7% и варьировала по годам наблюдений в пределах 0...8 шт. суммарно за сезон. Среди самцов, основавших вторую генерацию, мёртвых особей не обнаружено.

Самки в связи с необходимостью откладывать яйца дольше задерживаются в своих ходах. Их уход зарегистрирован на 5...20-й день после появления первых поселений на дереве, массовый уход – на 10...20-й день; у сестринского поколения – на 30-й день. Последние самки покидают ходы на 24...40-й день, у сестринского поколения – на 35...47-й день.

Часть жуков родительского поколения не уходит из ходов, проникая позже в систему личиночных ходов, где они питаются совместно с молодыми жуками, т.е. со своим потомством.

Самки-родители 1-й генерации перед уходом из ходов, как правило, удлиняют их; очевидно, это разновидность их восстановительного питания. Для жуков-родителей 2-го поколения это менее характерно, поэтому минирная часть их ходов намного короче, чем у 1-го поколения.

Самки погибают в ходах намного чаще самцов – от 0.7 до 6.5% от общего числа учтенных самок; на растущих деревьях их гибель была в 3 раза выше, чем на лежащих. Гибель самок 2-й генерации в ходах составила 2.8%.

Большинство самок успевает отложить яйца до своей гибели: на растущих елях их фактическая плодовитость была равна 22.4 ± 3.4 шт., на лежащих – 14 ± 2.5 шт. Отмечены случаи большего числа отложенных яиц – до 42 шт. Около 13% самок погибает в ходах, не отложив ни одного яйца.

Причины гибели жуков в ходах под корой разнообразны – это болезни, энтомофаги (главным образом, паразит – жукоед *Tomicobia seitneri* Ruschk., поразивший, например, в 1977 г. 6.5% самок в маточных ходах), но большей частью они не установлены.

Проследить судьбу покидающих ходы жуков затруднительно. После повторной кладки яиц они вновь покидают ходы. Какова их судьба? Ведь известно, что жуки короедов живут не один год.

СМЕРТНОСТЬ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ПОТОМСТВА ТИПОГРАФА ПОД КОРОЙ. Этот вопрос был детально исследован на разных фазах размножения короеда-типографа в Пермской и Тверской областях (Маслов, Матусевич, 1990; Матусевич, 1994). Основные результаты этих исследований представлены в табл. 2.

**Таблица 2. Выживаемость короеда-типографа по стадиям
жизненного цикла в разные фазы его размножения**

Год	Фаза раз- множения	Стадия	Число живых особей к на- чалу стадии, экз./дм ²	Число погибших, %		Продукция	
				от числа жи- вых к началу стадии	от числа яиц	шт./дм ²	% от числа яиц
Пермская популяция; 1-я генерация							
1976	Собственно вспышка	Яйцо	151.1	13.4	-	7.8	5.2
		Личинка	130.6	74.7	64.7		
		Куколка	33.1	19.9	4.4		
		Молодой жук	26.5	70.6	12.4		
1977	Кризис	Яйцо	150.8	15.4	-	6.7	4.4
		Личинка	127.6	68.9	58.3		
		Куколка	39.7	29.2	7.7		
		Молодой жук	28.1	76.3	14.2		
1978	Депрессия	Яйцо	175.5	9.7	-	7.5	4.3
		Личинка	158.5	82.7	74.9		
		Куколка	27.5	38.6	6.0		
		Молодой жук	16.9	55.4	5.3		
Тверская популяция; 1-я генерация							
1979	Начальная фаза	Яйцо	122.5	5.7	-	16.6	13.6
		Личинка	115.5	49.2	46.4		
		Куколка	58.6	14.4	6.9		
		Молодой жук	50.6	66.9	27.4		
1980	Собственно вспышка	Яйцо	121.5	6.7	-	16.2	13.3
		Личинка	113.4	66.8	62.3		
		Куколка	37.6	21.7	6.7		
		Молодой жук	29.5	45.1	10.9		
1981	То же	Яйцо	169.8	9.1	-	14.3	8.4
		Личинка	154.4	69.6	63.3		
		Куколка	46.9	20.2	5.6		
		Молодой жук	37.4	61.8	13.6		
1982	Кризис	Яйцо	106.1	24.3	-	6.5	6.1
		Личинка	80.1	80.4	60.6		
		Куколка	15.7	27.6	4.1		
		Молодой жук	13.4	43.3	4.6		
1983	Депрессия	Яйцо	128.1	9.0	-	13.9	10.8
		Личинка	116.6	66.0	60.0		
		Куколка	39.7	15.3	4.7		
		Молодой жук	33.6	58.8	15.4		
1984	То же	Яйцо	133.5	12.5	-	15.4	11.5
		Личинка	116.8	60.8	53.2		
		Куколка	45.8	14.0	4.8		
		Молодой жук	39.4	60.9	11.5		
1985	Начальная фаза	Яйцо	128.8	12.5	-	13.3	10.3
		Личинка	112.7	56.0	49.0		
		Куколка	49.6	9.8	3.8		
		Молодой жук	44.7	70.3	24.4		
Пермская популяция; 2-я генерация							
1977	-	Яйцо	113.3	11.2	-	1.5	1.3
		Личинка	100.6	60.3	57.1		
		Куколка	35.9	14.2	4.5		
		Молодой жук	30.8	95.2	25.9		

Так, в Тверской обл. смертность яиц была минимальной в начальной фазе развития очага (1979 г.); затем она из года в год увеличивалась и достигла максимума в фазе кризиса (24.3% – 1982 г.). Снизившись в год депрессии, она затем снова стала повышаться и в 1984 и 1985 гг. составила 12.5%. В Пермской обл. этот показатель изменялся сходным образом.

Ведущим фактором смертности типографа в стадии яйца были клещи, на долю которых пришлось 2.1...9.7% погибших яиц. От хищных насекомых, преимущественно стафилинид *Placusa sp.*, погибло 0.2...2.1% яиц, короеда-крошки – 0.1...1.5%, засмоления – 0.04% яиц.

Смертность личинок (см. табл. 2) ежегодно была наиболее высокой. В Тверской обл. этот показатель по мере развития очага размножения короеда-типографа увеличился, достигнув максимума в фазе кризиса – 80.4%, и снова понизился до 66.0...60.8% в фазе депрессии. В пермской популяции короеда этого не наблюдалось: смертность была максимальной в год депрессии и минимальной – в фазе кризиса очагов. Возможная причина заключается в том, что исходная численность пермской популяции была выше и, соответственно этому, сильнее оказалось воздействие внутривидовых механизмов.

В результате внутривидовой конкуренции гибнет 39...63% личинок, при этом максимум приходится на фазу собственно вспышки, когда популяция короеда наиболее многочисленна.

Влияние других факторов смертности было относительно невелико и равномерно по годам, хотя в отдельных случаях была заметна смертность личинок от болезней (12.4%), межвидовой конкуренции (7.6%), неблагоприятных условий (10.9%).

Полного вымирания личинок типографа никогда не было замечено, и к началу стадии куколок выживало от 15.7 до 58.6 особей на 1 дм², что составляло от 11.9 до 47.8% исходной численности популяции, или от 19.6 до 50.7% числа отродившихся личинок. Этот факт отмечал также Р. Švihra (1973), по данным которого даже в наиболее плотных популяциях короеда окукливается около 15% личинок.

Смертность куколок (см. табл. 2) также нарастает по мере развития очага: обычно она минимальна в начальной фазе вспышки и максимальна в фазе кризиса. Но рассчитанный от числа отложенных яиц этот показатель изменяется в сравнительно узких пределах и имеет самое низкое значение (3.8...7.7%) в сравнении с показателями смертности на других стадиях, что свидетельствует о малой значимости факторов смертности куколок в динамике численности короеда-типографа.

Большое количество куколок типографа погибает от хищных жуков (2.2...12.5%) и хищных мух (1.1...14.4%), незначительная часть – от болезней (2.5%).

Несмотря на высокую смертность типографа на предшествующих стадиях, до стадии молодого жука доживает достаточно много особей. Максимальная смертность типографа на преимагинальном этапе развития наблюдается в фазах кризиса и депрессии. Следовательно, факторы смертности яиц, личинок и куколок снижают плотность популяции типографа до уровня, обеспечивающего её высокий репродуктивный потенциал. Дальнейшая судьба поколения решается на имагинальной стадии развития короеда.

Смертность молодых жуков ежегодно была высокой (см. табл. 2). Этот показатель сильно зависит от погоды: если она неблагоприятна, молодые жуки не вылетают, продолжают питание под корой, увеличивается их контакт с хищными насекомыми и птицами, в результате чего их смертность возрастает.

Наиболее стабильно на популяцию короеда в стадии молодого жука воздействуют личинки хищных жуков, от которых погибало 8.4...15.0% особей короеда. От хищных мух погибало от 1.6 до 19.4% молодых жуков. Почти ежегодно наиболее существенным фактором смертности короеда-типографа были дятлы, уничтожавшие до 28.4% его потомства именно в стадии молодого жука. От болезней обычно погибало не более 5% молодых жуков, и лишь иногда – до 14.5%.

Несмотря на одновременное или последовательное воздействие на популяцию короеда-типографа многих факторов смертности, никогда не было отмечено его полное вымирание в очаге размножения. К началу зимовки плотность молодых жуков равнялась 6.5...16.6 шт. на 1 дм², а выживаемость – 5.2...13.6%. Показатель продукции короеда минимален в фазе кризиса, максимален или близок к максимуму – в фазах начальной и собственно вспышки. В фазе депрессии показатель продукции имеет промежуточное или высокое значение. Выживаемость популяции минимальна в фазе кризиса (4.4 и 6.1%) и максимальна в начальной фазе (13.6%) и в 1-й год собственно вспышки (13.3%). Даже в годы депрессии очагов выживаемость короеда может быть достаточно высокой – до 11.5%.

На выживаемость типографа оказывает влияние положение заселённого им дерева и характер коры (Маслов, Матусевич, 1990). Так, смертность яиц была выше на ветровальных и ловчих деревьях, причём особенно в районе толстой коры; значительно меньше она оказалась под тонкой корой этих же елей; самая низкая смертность яиц от-

мечена под тонкой корой растущих деревьев. Это объясняется тем, что под толстой корой лежащих деревьев численность клещей, уничтожающих яйца короеда, намного выше, чем в других указанных условиях. Под толстой корой отмечается большая гибель яиц короеда и от болезней. Паразитические насекомые почти всегда были более значимы на деревьях в районе тонкой коры.

Разница в суммарной смертности личинок типографа в различных условиях была не существенна.

Смертность куколок больше на стоящих деревьях, где активность хищных насекомых намного выше.

Больше всего молодых жуков выживает под толстой корой стоящих деревьев, где они менее уязвимы для различных хищников. На лежащих елях под такой же корой роль хищных насекомых весомее, чем под тонкой корой. Но независимо от положения дерева особенно много молодых жуков короеда-типографа уничтожается под тонкой корой на границе живых и мёртвых сучьев; главная причина такой высокой смертности типографа на стволах под живой кроной елей – дятлы.

Выживаемость потомства 2-й генерации короеда-типографа имеет свои особенности, хотя детально проследить их удалось лишь в течение одного года (см. табл. 2). Наибольшая смертность также отмечена в стадии личинки, несколько ниже она в стадии яйца, но молодых жуков 2-го поколения гибнет больше, чем 1-го.

Ведущим фактором смертности в стадии яйца также являются клещи. Личинки погибают в основном под влиянием внутривидовой конкуренции, куколки – от личинок хищных мух и вымерзания.

Гибель молодых жуков была особенно высокой (92.5%), что и определило в данном случае очень низкую конечную выживаемость потомства 2-й генерации. Преобладает роль межвидовой конкуренции (с личинками усачей), комплекса хищных жуков и вымерзания. Последний фактор, как в данном случае, так и в ряде других явился непосредственной причиной затухания этой вспышки размножения короеда-типографа (см. раздел 3).

В результате многолетних исследований установлены и неоднократно подтверждены основные закономерности выживания короеда-типографа. Важнейшим фактором, определяющим динамику численности короеда и состояние еловых лесов, является погода, оказывающая модифицирующее воздействие на типографа через состояние деревьев, а также через темпы его развития и эффективность важнейших энтомофагов, уничтожающих короеда в стадии молодого жука.

Выживаемость 1-й генерации короеда-типографа до стадии имаго почти ежегодно высока, и это создает постоянную потенциальную угрозу его массового размножения при наличии корма и благоприятной погоды для полной реализации 2-го поколения, но это происходит лишь в годы засух. В обычные годы гибель незрелого потомства 2-й генерации, спровоцированного тёплой погодой, является основным фактором, снижающим численность вредителя. В холодные годы с одной генерацией выживаемость потомства короеда минимальна вследствие усиления воздействия на популяцию короеда комплекса хищных жуков, особенно муравьежуков *Cleridae*.

Факторы смертности, действующие на преимагинальных стадиях развития короеда (энтомофаги, внутри- и межвидовая конкуренция и др.), суммарно имеют достаточно большой «удельный вес», особенно при высоких плотностях поселения в фазах собственно вспышки, кризиса и депрессии, но в то же время играют нередко противоречивую роль и не оказывают решающего воздействия на уровень численности типографа. Изреживая популяцию, первоначально нередко избыточно плотную, что необходимо для успешного преодоления сопротивляемости дерева при его заселении короедом, эти факторы улучшают условия питания сохранившейся части популяции, снижают внутривидовую конкуренцию, в связи с чем в конечном итоге чаще всего играют положительную для популяции короеда роль. Защитная реакция деревьев ели обычно не проявляется как заметный фактор смертности втачивающихся жуков типографа и его потомства.

Полная гибель зрелых жуков от неблагоприятной погоды во время зимовки и в период их весеннего лёта имеет случайный характер, но в отдельные годы может оказаться решающей.

Таким образом, механизм смертности – выживаемости короеда-типографа сложен, противоречив и в каждом конкретном случае требует анализа и оценки. На практике достаточно учесть деревья, заселённые 1-й генерацией короеда, а также степень отрождения и зрелость к началу зимовки молодых жуков 2-й генерации. На основе этих данных можно достаточно надёжно прогнозировать перспективы развития очагов вредителя в ельниках, ослабленных засухой, гнилями или иными причинами.

2. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА

2.1. Резервации короеда-типографа

Ранее (Маслов и др., 1973; Наставление, 1975; Методические рекомендации, 2006) были изложены основные закономерности массовых размножений стволовых вредителей леса, даны понятия о резервациях и очагах, типах, фазах и продолжительности развития последних. Показано, что формирование и динамика очагов размножения стволовых вредителей имеют свою специфику, обусловленную биологическими особенностями насекомых этой эколого-хозяйственной группы, характером их взаимоотношений с кормовыми деревьями, реакцией на окружающую среду.

Определено, что резервациями для стволовых вредителей леса служат деревья, угнетённые и отстающие в росте в процессе их дифференциации в древостое (IV – V классов Крафта), а также единичные буреломные, ветровальные и больные, всегда имеющиеся даже в здоровом лесу. Эту же роль выполняют отдельные ветви, вершины и участки стволов при местных типах отмирания деревьев. В отношении короеда-типографа это справедливо лишь частично.

По нашим наблюдениям в Тверской и других областях, ежегодный естественный отпад деревьев в ельниках сложной и черничной групп типов (наиболее благоприятных для короеда-типографа) составляет в насаждениях разного возраста от 0.1 до 5.9%. С возрастом отпада становится меньше. Часть этого отпада представлена ветровальными и буреломными деревьями, которые характерны для ельников в возрасте от 40...50 лет и старше; в отдельные годы таких деревьев было до 2.6%.

Естественный отпад представлен деревьями всех ступеней толщины, но из числа усохших на корню преобладают деревья диаметром 8...16 см, а из числа ветровальных и буреломных – 24 см и толще. Естественный отпад ели определяется комплексом причин, из которых наибольшее значение имеют общее физиологическое угнетение – 47.2% деревьев (в основном тонкомер), а также корневые и напённые гнили – 20.4% деревьев (преимущественно ветровал и бурелом).

Гнилевые болезни практически повсеместны в еловых насаждениях. При единичном поражении деревьев они являются причиной скорее естественного, чем патологического отпада. На всех деревьях отпада можно найти признаки какой-либо патологии, приведшей их к гибели, поэтому такое деление в значительной мере условно: ведь и физиологическое угнетение можно расценивать как разновидность патологии.

Почти весь естественный отпад заселяется стволовыми вредителями: короедом-типографом – его встречаемость равна 23.2%, короедом-гравёром – 11.0%, пушистым полиграфом – 26.8%, фиолетовым лубоедом – 25.6%, полосатым древесинником – 20.7%, еловой смолёвкой – 15.9%, чёрными еловыми усачами (преимущественно малым) – 18.3%, пальцеходным лубоедом – около 10.0% и другими, менее распространёнными видами насекомых.

Короед-типограф предпочитает из отпада в здоровом, нормально развивающемся ельнике свежие ветровальные и буреломные деревья, которые заселяются им на 84.4%. Растущие деревья естественного отпада заселяются короедом-типографом намного реже (до 10%); их предпочитают пушистый полиграф и еловая смолёвка – соответственно 87.9 и 78.9%. Примерно в равной степени такие ели заселяют короед-гравёр, древесинник полосатый и чёрные еловые усачи. Из сказанного становится очевидным, что для короеда-типографа в здоровом еловом лесу РЕЗЕРВАЦИЯМИ являются ветровальные, буреломные, а также единичные больные растущие деревья.

М. А. Лурье (1968) исследовал заселение елового валежника (ветровала и бурелома) стволовыми вредителями в Центральном лесном заповеднике, расположенном в Тверской обл. Из всего комплекса насекомых (более 30 видов) короед-типограф является ведущим в их исходных группировках в мае на валежнике, образовавшемся осенью предшествующего года, в зимний или ранневесенний период. При появлении ветровала и бурелома летом исходные группировки слагают другие виды насекомых, летающих позже – чёрные еловые усачи, смолёвки и др. Короед-типограф предпочитает валежник в менее влажных типах леса – ельниках кисличниках, сложных и приручьевых. По нашим наблюдениям, в сухое и жаркое лето короед-типограф (его сестринские и второе поколения) успешно заселяет на юге лесной зоны Восточной Европы и поздневесенний, и летний валежный еловый лес.

Несколько крупных елей достаточно, чтобы численность типографа достигла значительной величины – более 118 тыс. жуков на 1 га. Это ещё раз подчёркивает необходимость своевременной уборки из леса как единичных свежезаселённых на корню елей, так и свежего елового валежника (ветровала, бурелома и др.).

Территориальное распределение резерваций короеда-типографа не изучено. Но достоверно можно утверждать, что они встречаются в каждом еловом насаждении (таксационном выделе) не ежегодно и часто сильно разобщены друг от друга. Однако благодаря своим высоким миграционным способностям и «умению» отыскивать кормо-

вой материал короед-типограф практически всегда заселяет нужные ему деревья и тем самым сохраняет свою популяцию даже при низком уровне численности. В каждом еловом массиве всегда находится пусть даже немногочисленная популяция короеда, которая при определённых условиях (появление подходящего корма, благоприятная погода) быстро – за 1...2 года наращивает свою численность до уровня очага массового размножения.

2.2. Очаги массового размножения, их классификация

С учётом постоянного обитания короеда-типографа в еловых насаждениях, где он выживает в условиях резерваций, важно правильно определить понятие об очаге размножения этого вредителя, установить особенности его развития во времени и распространения в пространстве.

Ранее (Маслов и др., 1973; Наставление, 1975; Методические рекомендации, 2006) были даны нижеследующие определения.

Действующим очагом стволовых вредителей леса следует считать ослабленное насаждение или его часть (лесопатологический выдел), в котором количество заселённых или свежеработанных этими насекомыми деревьев превышает норму естественного отпада, причём эти деревья относятся преимущественно к основному ярусу древостоя и расположены группами, куртинами или сплошь. Позднее было уточнено, что эти деревья являются так называемым ПАТОЛОГИЧЕСКИМ ОТПАДОМ, который отличается от естественного тем, что эти деревья относятся к I–III классам Крафта и имеют диаметр, равный или превышающий средний диаметр данного древостоя.

Насаждение в возрасте молодняка относится к очагу стволовых вредителей леса, если в нём заселено этими насекомыми не менее 5...7% деревьев, в средневозрастном насаждении – не менее 3...5%, в приспевающем, спелом и перестойном – не менее 2...3% деревьев. Эти градации установлены с учётом норм естественного отпада, изложенных в таксационных таблицах хода роста лесных насаждений для важнейших лесообразующих древесных пород. Учтено также возможное варьирование насаждений по полнотам. Эти градации многократно проверены на практике в различных условиях. Поэтому рекомендуемая в последнее время нижняя граница нормы для отнесения насаждения к очагу, равная 10%, является неприемлемой.

Наиболее типичны для стволовых вредителей локальные очаги: они формируются и действуют на небольших площадях и развиваются

независимо друг от друга. В отличие от них пандемические очаги охватывают огромные территории; они возникают и развиваются под влиянием причин глобального характера (засуха, эпифитотии болезней и т.п.) и по определённой закономерности, даже если разобщены территориально. Подробнее об очагах этой категории говорится в разделе 3.

Миграционные очаги возникают в результате массовой миграции стволовых вредителей из затухающих очагов в смежные участки леса или на вырубki.

В зависимости от сроков развития очагов размножения стволовых вредителей их делят на эпизодические и хронические. Эпизодические очаги действуют от одного до 4...6 лет, хронические – иногда десятки лет.

В процессе развития и эпизодические, и хронические очаги могут проходить 3 фазы:

- начальную, или роста численности, когда суммарный отпад, включающий заселённые и свежеотработанные деревья, начинает превышать естественную норму и становится патологическим;
- собственно массового размножения, или максимальной численности, характеризующуюся максимальным отпадом, заселённым насекомыми этой группы;
- кризиса, когда резко снижаются численность насекомых и заселённый ими отпад.

Эпизодические очаги развиваются обычно по типу вспышек массового размножения, при этом их продолжительность может составить от 1 до 5 лет с различной продолжительностью каждой фазы; иногда наблюдаются затяжные вспышки, длящиеся до 10...12 лет. В хронических очагах продолжительность отдельных фаз развития сопряжена с возрастным изменением устойчивости древостоя к воздействию первопричины его ослабления.

Когда вспышка затухла, в развитии очагов наступает депрессия, характеризующаяся минимальной численностью вредителя и минимальным отпадом деревьев, близким по уровню к естественному, т.е. к резервациям. Это можно считать следующей, четвёртой фазой очага размножения насекомого.

В чём специфика развития очагов размножения короеда-типографа применительно к изложенной классификации?

20-летние (1964–1984 гг.) наблюдения в Московской обл. за состоянием еловых насаждений в возрасте 70...120 лет, в различной степени поражённых корневыми и напёнными гнилями, показали, что, несмотря на отсутствие в тот период в данном регионе значительных

очагов массового размножения короеда-типографа отпад деревьев этой породы происходил, но не ежегодно на одних и тех же участках ельников, а спорадически. По результатам учётов на постоянных пробных площадях, проведенных в течение 10...19 лет, число лет с отпадом деревьев составило от 5 до 15, а средняя величина отпада на каждой пробе за период наблюдений равнялась 1.0...4.0%. Систематически, всего от 2 до 6 лет за период наблюдений на пробе, этот отпад был представлен ветровалом и буреломом, максимальный годовой объём которого по пробам составил 1.6...4.1%. Большая часть отпада, и поваленного ветром и растущего, была заселена короедом-типографом. Такие объекты размножения этого короеда можно отнести к хроническим резервациям, о которых речь шла выше.

В отдельные годы на некоторых пробных площадях в ельниках появлялись группы и куртины деревьев в количестве от 5...7 до 22 шт., что составляло до 20.5% от общего числа деревьев на пробе, в том числе до 18.8% елей было заселено короедом-типографом. Это были явные микроочаги размножения короеда, которые в год их появления представляли определённую угрозу еловым насаждениям в случае их разрастания.

Появление таких микроочагов на разных пробных площадях в одно время часто совпадало и приходилось на годы с благоприятной погодой в период весеннего лёта жуков короеда и развития его потомства. Это свидетельствовало о высокой потенциальной готовности короеда-типографа к массовому размножению; особую роль при этом всегда играли сестринские поколения короеда, завершавшие заселение деревьев, начатое весенним основным поколением.

Численность жуков всех родительских поколений в перерасчёте на 1 га, т. е. короедный запас, в таких микроочагах иногда превышала 400 тыс. шт., в то время как в годы с отпадом ели, близким по уровню к естественному, едва превышала 60 тыс. шт., а чаще была равна 22...28 тыс. шт. С учётом всех экспериментальных данных для еловых насаждений IV–VI классов возраста можно установить следующую критическую численность короеда-типографа – 90...110 тыс. шт. жуков на 1 га.

За весь вышеуказанный период наблюдений в Московской обл. описанные микроочаги размножения короеда-типографа не разрослись до угрожающих размеров: обычно они затухали к весне следующего года, что объяснялось наступлением неблагоприятной для короеда погоды. Только в год сильной засухи – 1972-й – могли реализоваться 2 генерации короеда, что привело бы к массовому усыханию ельников Центрального региона, но этого не произошло по причине

отсутствия сильных ветровых повреждений и менее засушливых последующих лет, о чём подробнее говорится в разделе 3.

На рис. 5 представлена схема развития хронического очага размножения короеда-типографа в еловом насаждении, поражённом корневыми гнилями, которые и определяют хронический характер комплексной патологии. В обычные годы отпада ели нет или он представлен единичными деревьями. На схеме последние показаны (как пример) в 1-й и 3-й годы наблюдений – это резервации типографа. При благоприятных условиях (появление ветровальных деревьев в более значительном количестве или наступление засушливой погоды, или оба фактора вместе взятых) активизируется деятельность короеда, в результате чего могут возникнуть микроочаги типографа – на схеме они показаны на 7-й и 11-й годы наблюдений. Именно эти микроочаги, как показано ниже, могут развиваться во вспышку массового размножения.

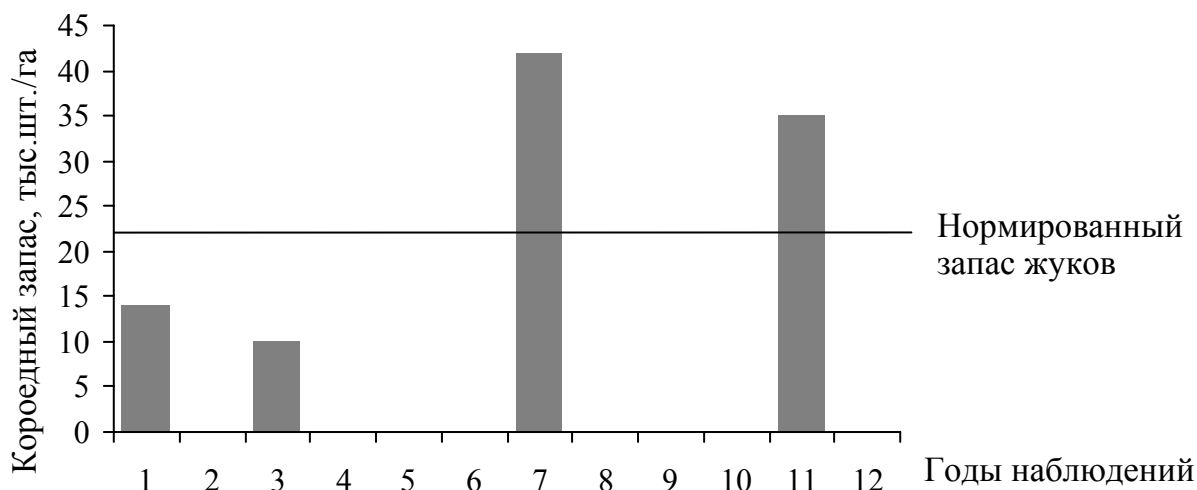


Рис. 5. Схема развития хронического очага размножения короеда-типографа

Сходным образом формируются и развиваются хронические очаги размножения короеда-типографа и в других регионах Восточной Европы в пределах зоны хвойно-широколиственных лесов и подзоны южной тайги. В подзонах средней и северной тайги развитие очагов подобного типа изучено слабо.

Развитие очага короеда-типографа по типу вспышки массового размножения показано на рис. 6. Материалы по динамике очагов подобного типа получены в Тверской обл., где решающую роль в размножении короеда-типографа в данном случае сыграл массовый ветровал 1979 г. (см. раздел 3.1.3). По отдельным пробным площадям ветром было повреждено от 1.3 до 13.3% деревьев ели, в среднем 9.3%. До ветровала численность типографа была на уровне резерваций, т.е.

около 20 тыс. особей на 1 га. В тот же год все ветровальные деревья были заселены этим короедом и его численность (при энергии размножения, равной 3.2) возросла до 200 тыс. жуков на 1 га. Это была начальная фаза развития очага – фаза роста численности.

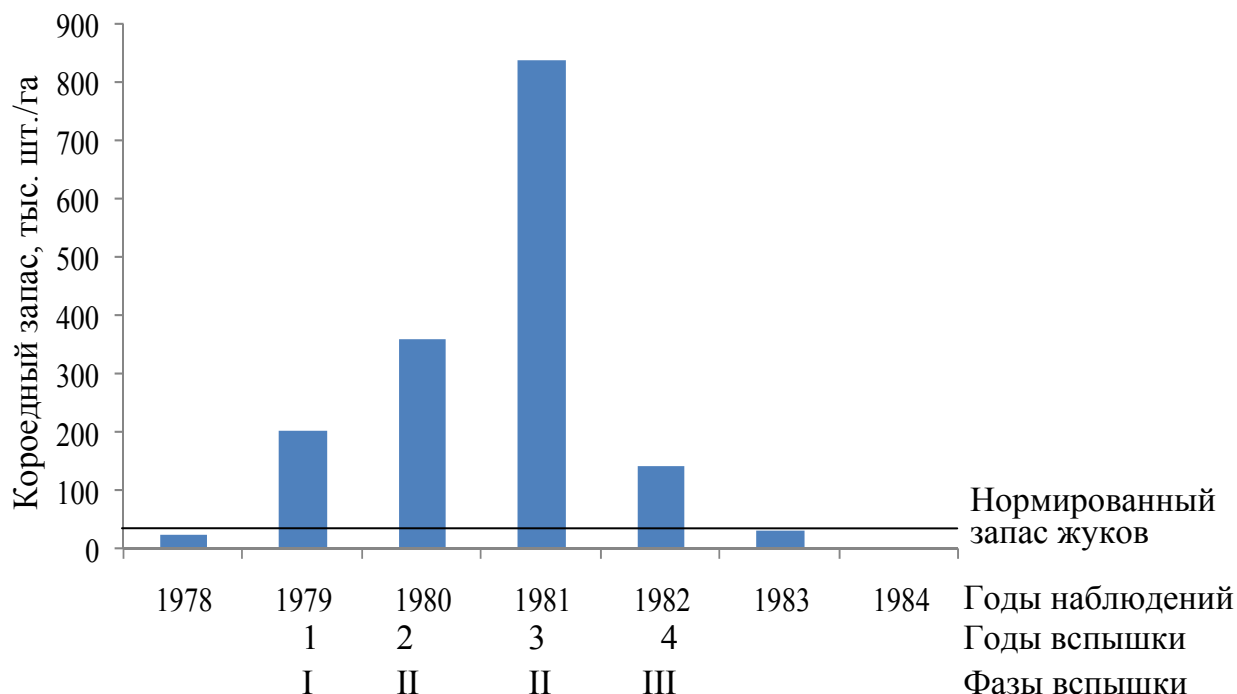


Рис. 6. Динамика численности короеда-типографа при вспышке массового размножения, Тверская обл., Селигерский лесхоз.

В 1980 г. размножившийся на ветровале короед заселил уже растущие деревья, их отпад составил 8.7%, а численность короеда-типографа (при энергии размножения – 1.8) достигла 360 тыс. шт. на 1 га. Очаги размножения короеда вступили во вторую фазу развития – фазу собственно вспышки, её 1-й год.

При сухой и жаркой погоде в 1981 г. заселённость ельников короедом возросла до максимума: среднее число деревьев отпада равнялось 17.6%, максимальное – 31.4%. При энергии размножения 2.5 численность жуков также достигла максимума – 840 тыс. шт./га. Численность жуков молодого поколения была ещё больше – 2101.87 тыс. шт./га. Это был 2-й год фазы собственно вспышки.

Кормовая база короеда оказалась истощена, погодные условия ухудшились, в его размножении наступила фаза кризиса: в 1982 г. отпад ели снизился до 3.1%, запас жуков – до 140 тыс. шт./га; энергия размножения не превысила 0.4.

В 1983–1984 гг. наступила фаза депрессии в размножении короеда, когда отпад деревьев варьировал в пределах 0...1.6%, запас

жуков не превышал 30 тыс. шт./га, энергия размножения составляла не более 1.9.

Таким образом, общая длительность вспышки массового размножения в данном случае составила 4 года, что наиболее типично для подобных очагов короеда-типографа.

При иных обстоятельствах (иное соотношение между запасом корма и численностью популяции, другие погодные условия) естественное развитие очагов короеда-типографа по типу вспышки может сократиться до 1 года или продлиться до 10...12 лет за счёт сокращения или наоборот увеличения сроков развития отдельных фаз. При крайне неблагоприятных или экстремальных погодных условиях вспышка может прерваться или в очень короткие сроки полностью затухнуть. Прервать естественное развитие вспышки могут также правильно проведенные санитарные рубки.

Затяжная вспышка массового размножения короеда-типографа прослежена в Калининградской обл. в 60–70-е годы XX в. (см. раздел 3.1.1). Начало этой вспышке положила засуха 1964 г., которая продолжалась почти без перерыва до 1971 г. Вследствие повторных засух у короеда-типографа почти ежегодно, кроме 1968 г., наблюдалась двойная генерация, что привело к резкому росту его численности и массовому усыханию еловых насаждений, преимущественно культур в возрасте от 50...60 до 100...120 лет. Заметных повреждений ели ветром в те годы в зоне её усыхания не было. Очевидно поэтому вспышка нарастала медленнее (рис. 7). Только в 1966 г. численность жуков короеда обеих генераций превысила естественный уровень, достигнув 100 тыс. особей на 1 га (1-я фаза вспышки). Затем численность жуков продолжала расти, достигнув максимума (850 тыс. шт./га) в 1970 г. Однако и в 1971 г. запас короеда был очень велик (2-я фаза вспышки в общей сложности продолжалась 5 лет), и только в 1972 г. очаги пошли на убыль – наступила фаза кризиса. К 1973 г., когда в размножении короеда-типографа наступила депрессия, почти все средневозрастные, припевающие и спелые еловые насаждения в этом регионе погибли.

Эта вспышка массового размножения короеда-типографа отличалась очень высокой ежегодной численностью каждого поколения. Наиболее многочисленным было молодое поколение 2-й генерации короеда в 1971 г., т.е. в конце 2-й фазы вспышки – 1819.22 тыс. особей на 1 га.

Как хронические, так и эпизодические очаги размножения короеда-типографа относятся обычно к локальному типу, т. е. форми-

рующиеся и развивающиеся на ограниченной территории независимо друг от друга – в пределах участка ослабленного леса, на вырубке и т. п. В годы засух и катастрофических ветровалов эти вначале локальные очаги могут перерасти в пандемические, охватывающие огромные территории нескольких регионов, лесорастительных зон, где еловые леса подверглись этим или иным стихийным неблагоприятным для ели воздействиям. Они описаны в разделе 3.

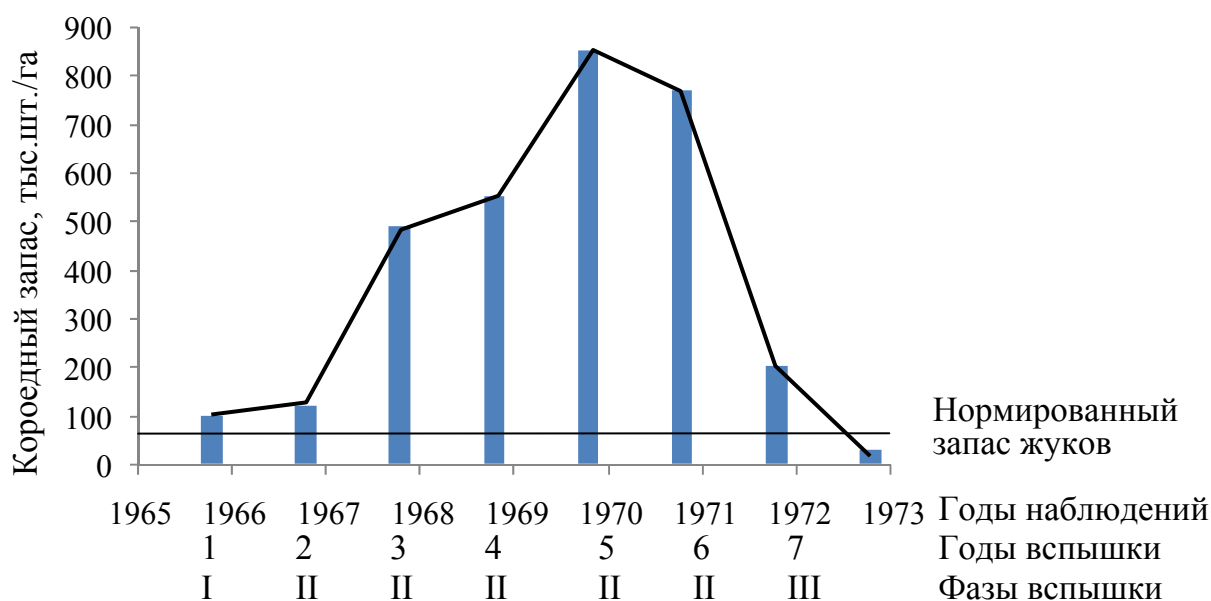


Рис. 7. Динамика численности короеда-типографа при затяжной вспышке массового размножения. Калининградская обл., Светлогорское лесничество

2.3. Миграции короеда-типографа

Миграциями животных, в том числе насекомых, считаются их передвижения на более или менее длительные расстояния, вызванные изменением условий существования или мест обитания или связанные с прохождением ими цикла развития.

В динамике численности популяций насекомых миграционные процессы занимают доминирующее положение, хотя ранее ведущими считались факторы рождаемости и смертности (Raine, 1985).

Миграции короеда-типографа, как и других стволовых вредителей, являются сложным и ещё мало изученным процессом.

По мнению Е. Г. Мозолевской (1983), миграции жуков-короедов определяют внутри- и межпопуляционный обмен и захват местообитаний. Роль миграции меняется в зависимости от сопротивления среды, определяемого как отношение фактической плотности популяции

к оптимальной. Наибольшее сопротивление среды наблюдается в очаге размножения вида на последней фазе его развития, а также в очагах расселения и в здоровых насаждениях.

Миграции жуков снижают напряжённость внутривидовых взаимоотношений у местных популяций короеда-типографа. В то же время они играют важную роль в использовании разбросанных по территории кормовых ресурсов (Forsse, 1989).

Миграции жуков короеда-типографа можно разделить на *иммиграцию*, когда они концентрируются на кормовых объектах (отдельных деревьях, в ослабленных насаждениях) из окружающих участков леса, и *эмиграцию*, когда жуки покидают очаги размножения по мере истощения кормовых ресурсов, а также, по Б. Н. Огибину (1974), когда они покидают ходы под корой в результате увеличения помех, связанных с повышением плотности поселения (явление интерференции), или по окончании прокладки ходов и откладки яиц.

Очаги массового размножения короеда-типографа, как и многих других стволовых вредителей, формируются двумя путями: во-первых, за счёт местной популяции короеда, обитавшей в данном насаждении до его ослабления в условиях резерваций, во-вторых, за счёт иммиграции жуков извне. Вторым путём является основным: 80% особей короеда иммигрируют в ослабленное насаждение из других источников (Weslien, Lindelow – по Forsse, 1989).

G. Gries (1985) разделяет разлёт жуков короеда-типографа на две фазы – расселения и поиска кормовых деревьев. При этом в 1-й фазе поиском кормовых деревьев заняты только самые истощённые особи (26% популяции), остальные стремятся к расселению. Дальность разлёта жуков зависит от их жирового запаса. Рассчитанное на основе этого показателя расстояние разлёта – 19 км, хотя среднее расстояние намного меньше – 7 км. На поиск кормовых деревьев жуки тратят 20% жирового запаса.

О влиянии жирового запаса на дальность разлёта жуков короеда-типографа сообщает также W. Sanders (1987): обладая большим запасом жира, они летят по ветру до 50 км, при малом запасе – только до 100 м, но по ветру – до 19 км.

После прокладки ходов жуки теряют способность к лёту, так как у них редуцируются лётные мускулы, но после восстановительного питания эта способность восстанавливается. ¼ часть жуков летает около 1 ч, 10% – более 2.5 ч. По сообщению Е. Forsse (1989), рекорд непрерывного лёта жуков короеда-типографа – 6.5 ч. Большинство жуков летает низко – на высоте не более 2 м, часть жуков – на высоте

до 9 м и только 14% особей – на высоте более 20 м (Forsse, Solbreck, 1985). При полёте в течение 1...3 ч жуки типографа преодолевают десятки километров: их находили в 19...55 км от елового леса. Небольшая часть жуков летит над пологом леса, но именно они преодолевают наибольшие расстояния.

Другие сведения о дальности разлёта жуков короеда-типографа также разноречивы: от 3 до 5 км (Stenseth, 1984); 8 км (Botterweg, 1982); 43 км (Nilssen, 1984).

В более ранней публикации (1984) W. Sanders сообщал, что при выпуске жуков на открытом месте они разлетаются во все стороны относительно равномерно, а выпущенные на опушке букового леса жуки летят от леса. Перед зимовкой жуки разлетаются не только в еловом, но и в буковом лесу, в глубине последнего их число резко сокращается.

W. G. Wellington (1983) считает, что вызываемые атмосферными процессами перемещения на большие расстояния значительных масс насекомых следует рассматривать не как случайное и тем более губительное явление, а как результат тонкого приспособления к меняющимся условиям внешней среды. Наряду с этим колонизация новых насаждений короедами рассматривается и как результат их случайного разлёта под влиянием воздушных масс: короедов находили в кишечнике рыб, обитающих в горных озёрах вдали от лесных насаждений; они заселяли ловчие деревья ели, выложенные вдоль дороги также за пределами еловых лесов; их находили в изолированных еловых плантациях; всё это позволяет считать разлёт жуков короедов с воздушными массами на 100...300 км нередким событием (Nilssen, 1988).

О роли ветра в расселении короеда-типографа писал также Р. F. Botterweg (1982): при скорости ветра более 1 м/с жуки летят преимущественно по ветру, при меньшей скорости ветра или наличии источника феромона – даже против ветра.

Компьютерное моделирование, выполненное J. A. Byers (2000), показало, что короед-типограф по ветру может расселяться на значительные расстояния. При выбранном угле поворота вправо или влево на 10° в каждую секунду полёта 90% жуков может разлететься на площади более 31.9 км². Наличие встречного ветра снижает площадь распространения короеда на 18% за 1 ч полёта.

Шведские опыты отлова феромонными ловушками меченых жуков короеда-типографа свидетельствуют, что часть популяции типографа улетает недалеко от мест выпуска, другая, иногда небольшая, наоборот, стремится к дальнему разлёту: на расстоянии 30...50 м от

мест выпуска отловлено 37% их общего числа, но меченых жуков отлавливали и на расстоянии 1800 м от места выпуска (Eidmann, 1983; Lindelow, Weslien, 1986; Маслов, Озолс, 1987). В другом опыте на расстоянии 100 м отловлено всего 8% выпущенных жуков, на расстоянии 1200...1600 м – 2% (Weslien, Lindelow, 1990).

Всё вышесказанное объясняет, почему жуки короеда-типографа большей частью успешно отыскивают и заселяют единичные деревья и брёвна, рассеянные по лесу даже среди деревьев некормовых пород, и в массе концентрируются на участках ветровала и бурелома, других участках ослабленного леса. Кроме того, короед-типограф успешно проникает в островные леса и там находит места для поселения и размножения.

Одновременно становится ясно, что заложенное в природе короеда-типографа стремление к разлёту снижает действенность их отлова феромонными ловушками, вывешенными в целях снижения их численности и защиты еловых насаждений.

Общеизвестно, что многие виды стволовых вредителей, равно и короеда-типографа, могут завозить с заселёнными лесоматериалами в другие районы, страны и континенты. Примеров этому в мировой практике множество, что и является предметом лесного карантина. Несмотря на свой огромный естественный ареал, короед-типограф запрещён законодательством ряда стран к ввозу с лесоматериалами. Показателен пример Великобритании. В этой стране ель культивируется с XIX ст., но короеда-типографа в ельниках нет, хотя зарегистрированы многие случаи его обнаружения в районе портов. В целях предотвращения завоза этого короеда на Британские острова приняты строгие постановления о полном запрете ввоза в страну неокорённой древесины ели (Winter, 1991).

2.4. Факторы динамики численности короеда-типографа

Динамику численности короеда-типографа определяют многочисленные факторы окружающей среды, а также взаимоотношения между особями самого короеда, воздействующие на его развитие и размножение последовательно или в совокупности одновременно. Подробно эти факторы рассматриваются в соответствующих разделах настоящей работы, здесь они кратко характеризуются, систематизированные, в значительной мере условно, по отдельным группам.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ЕЛОВОГО ДЕРЕВА И ДРЕВОСТОЯ оказывает решающее воздействие на привлечение и размножение короеда-типографа, относящегося к группе стволовых, или «вторичных» вредителей. Некоторые аспекты взаимоотношений насекомого и его кормового растения описаны в разделах по биологии короеда, условий его развития и выживаемости в разделе 1. Однако следует отметить, что физиология ослабленной ели в полной мере ещё далеко не изучена, тем более с учётом её зависимости от других факторов – обеспеченности влагой, поражённости грибными болезнями и т.д.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ – это главным образом плотность популяции короеда, определяющая поведение его особей под корой и в насаждении, т.е. его миграции в поиске кормовых объектов при их недостатке (см. раздел 2.3, 2.6 и др.).

МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ. К ним можно отнести конкурентные взаимоотношения с другими видами стволовых вредителей или с грибом-опёнком при их одновременном поселении на дереве. Наиболее часто конкуренция из-за корма у короеда-типографа проявляется при поселении, чаще на вершинах стволов, короеда-гравёра *Pityogenes chalcographus* L. либо в других частях ствола дерева – усачей из родов *Monochamus*, *Tetropium* и др. В жизни потомства короеда-типографа важную роль в конкуренции за пищу играет часто короед-крошка *Crypturgus pussillus* Gyll., который использует ходы хозяина для проникновения под кору и своей густой сетью ограничивает его размножение.

Своеобразны взаимоотношения с грибом-опёнком (группа *Armillaria*): заражая дерево, грибок его ослабляет, и оно становится доступным для короеда, но когда мицелий гриба в виде плёнки проникает под кору ствола на высоту до 2...3 м и более, эта часть ствола становится непригодной для поселения короеда.

Очень важно, что межвидовые конкурентные взаимоотношения не играют решающей роли в ограничении численности короеда-типографа.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ определяют географическое распространение короеда-типографа и его кормовой породы – ели. Кроме того, они влияют на частоту, периодичность и интенсивность (глубину) засух в той или иной природно-климатической зоне и тем самым определяют появление вспышек массового размножения короеда и масштабы усыханий еловых насаждений, о чём говорится в главе 3.

ПОГОДНЫЕ ФАКТОРЫ (температурные условия, количество осадков и т.д.) в конкретные годы и периоды прямо или косвенно (через состояние ели) являются решающими для успешности поселения, развития и выживаемости короеда-типографа на разных этапах его жизни, появления сестринских и второго поколений, успешность зимовки и т.д., что непосредственно влияет на динамику численности короеда.

СТИХИЙНЫЕ ФАКТОРЫ, особенно повреждения лесов ветром и, в меньшей степени, лесные пожары (они для ельников менее характерны) не только создают условия в виде кормообеспечения для появления очагов массового размножения короеда, но и обеспечивают сохранность его популяции в период депрессии в условиях резерваций.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ – это прежде всего комплекс энтомофагов и болезней короеда-типографа. У этого короеда насчитывается большое число видов хищных и паразитических насекомых, уничтожающих его особей на всех стадиях развития. Короеда поедают также птицы, на нём паразитируют клещи, нематоды, различные болезни вызывают некоторые грибы, бактерии, простейшие.

Этой проблеме в мире посвящено большое число публикаций. Они нуждаются в обобщении, что частично уже сделано: в монографиях Н. З. Харитоновой (1972), А. А. Гирица (1975), Н. Г. Коломийца и Д. А. Богдановой (1980), Н. Б. Никитского (1980) описаны многие виды насекомых, хищничающих или паразитирующих на короедах хвойных пород, в том числе и на короеде-типографе, даны определительные таблицы, характеризуется их роль в жизни стволовых вредителей, предлагаются меры по их использованию в биологической борьбе.

С учётом литературных данных и материалов собственных многолетних исследований можно назвать следующие виды или группы видов организмов, наиболее существенно ограничивающих численность короеда-типографа: стафилиниды, особенно из рода *Placusa*, уничтожающие преимущественно яйца; пестряки, прежде всего муравьежук *Thanasimus formicarius* и родственные ему, нападающие на короеда во всех стадиях его развития; двукрылые, а именно мухи-зеленушки из родов *Medetera* и *Lonchaea*, поедающие личинок, куколок, молодых жуков; бракониды и хальциды, паразитирующие в основном на личинках, и браконид-жукоед *Tomicobia seitneri*, заражающий жуков; нематоды – более всего паразиты жуков; клещи, уничто-

жающие яйца; птицы, особенно дятлы – при расклёве коры поедающие всё живое.

В разделах 1.7 и 2.6 приведены конкретные данные о смертности короеда-типографа на разных стадиях его развития и дана оценка значимости каждого из факторов смертности. Оценивая в целом роль биотических факторов в динамике численности короеда-типографа, следует отметить, что никогда за длительный период наблюдений не был установлен факт полного подавления вспышки его размножения.

Роль каждого из этих биотических факторов в динамике численности короеда неравнозначна и нередко противоречива.

В ряде случаев даже невозможно определить роль, например, муравьежука: когда он выступает в качестве хищника, а когда сапро- или некрофага, т.е. санитара. Разреживая плотность популяции короеда при прямом хищничестве или паразитировании, энтомофаги и болезни снижают напряжённость внутривидовых отношений и тем самым косвенно содействуют его размножению.

Хвоегрызущие насекомые (чаще шелкопряд-монашенка *Lymantria monacha* L., реже другие виды) могут вызвать ослабление еловых насаждений и их заселение короедом-типографом. О роли грибных болезней – корневой губки и опёнка в усыхании еловых насаждений подробно говорится в разделе 3.

АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ связаны в основном с хозяйственной деятельностью человека: практикуемая система рубок леса, лесопользования в целом часто неблагоприятно отражается на жизнеспособности еловых насаждений и определяет их санитарное состояние (см. раздел 3).

2.5. Влияние условий обитания на динамику численности короеда-типографа

Выше уже было сказано, что короед-типограф обитает в самых разнообразных условиях, но вспышки его массового размножения наблюдаются преимущественно в свежих типах елового леса, а именно в ельниках сложной группы типов – зеленомошных, кисличных, разнотравных, приручьевых и т.п. Здесь ель произрастает на свежих дренированных почвах – суглинистых, легкосуглинистых, супесчаных. Эти условия для ели настолько благоприятны, что она может считаться быстрорастущей древесной породой: годичный прирост в высоту достигает 0.5 м и более, а прирост по диаметру в год – до 2 см и даже более, класс бонитета таких ельников – не ниже II. Хороший рост ели

обусловлен тем, что она произрастает на хорошо аэрированных и одновременно сохраняющих достаточное количество влаги почвах.

Парадокс заключается в том, что именно в этих условиях ель наиболее уязвима по отношению к корневым гнилям и иссушению почвы в годы с недостатком осадков. Осушение почв в таких условиях, что наблюдалось в 50–60-е годы XX в. в ряде районов Калининградской обл. и Белоруссии, в обычные или избыточные по увлажнению годы имело положительный эффект (запас культур ели в возрасте 80...90 лет достигал 600 м³ на 1 га), но в засушливые годы или тем более длительные периоды засух это имело резко отрицательный результат – еловые насаждения ослабевали, подвергались массовому нападению короеда-типографа и за 2...3 года почти полностью погибали. Объясняется это тем, что в таких условиях ель не только остро реагирует на недостаток влаги, но и тем, что наблюдается активизация корневых гнилей (Маслов, 1973).

Чаще всего еловые насаждения подвергаются нападению короеда-типографа в возрасте 70...90 лет. В этот период у ели кора с наиболее предпочитаемой им структурой (её корка относительно тонкая, но лубяная часть достаточно толстая – около 3...5 мм) имеет на стволе наибольшую протяжённость, что обеспечивает короеду высокую продуктивность. Предпочтение короедом именно такой коры подтверждается характером его распределения по стволу ели (см. рис. 4).

В более старшем возрасте комлевая часть ствола ели имеет толстую, сильнотрещиноватую кору. Эта часть стволов ели чаще заселяется другими видами стволовых вредителей – обычно усачами и др. В старшем возрасте ель сильнее поражена корневыми и напёнными гнилями. Такая ель обычно более подвержена ветровалу и бурелому, что также содействует размножению короеда.

В возрасте до 50...60 лет деревья ели имеют гладкую и тонкую кору с толщиной луба до 2...3 мм. Такие ели менее пригодны для короеда-типографа, их чаще заселяет короед-гравёр и другие мелкие виды короедов.

Большое значение имеет происхождение елового насаждения. Культуры ели скорее и сильнее заражаются корневой губкой и опёнком, поэтому они менее устойчивы и к короеду-типографу. Ельники естественного происхождения, видимо, в результате естественного отбора позднее поражаются гнилевыми болезнями и более устойчивы к усыханию.

2.6. Популяционные показатели и их градологическое значение

Показатели, характеризующие численность и качественное состояние популяции короеда-типографа, как и других стволовых вредителей, многообразны. К числу важнейших относятся (Методические рекомендации, 2006):

- величина отпада в насаждении, или количество заселённых короедом деревьев (%; шт., шт./га);
- запас жуков родительского или молодого поколения, т.е. их абсолютная численность на дереве или на единицу площади древостоя либо очага (шт., тыс. шт./га);
- энергия размножения (c), т.е. отношение численности молодого поколения жуков к родительскому;
- район поселения на дереве (l - м, % от протяжённости типичного);
- встречаемость (%);
- плотность поселения, т. е. число маточных ходов на 1 дм^2 – a , число брачных камер на 1 дм^2 – b (шт./ дм^2);
- продукция (p), т. е. численность молодого поколения (шт./ дм^2);
- плодовитость, или число яиц на самку (шт.);
- соотношение полов, или половой индекс;
- поражённость энтомофагами, болезнями и др. (%).

Градологическая значимость показателей выявляется при анализе их изменчивости по фазам динамики численности популяции, т.е. её градации. Это было изучено на примере динамики численности пермской (1976–1978 гг.) и тверской (1979–1984 гг.) популяций короеда-типографа (Маслов, Матусевич, 1986; Матусевич, 1994).

Динамика некоторых показателей размножения короеда-типографа по фазам развития его очагов представлена в табл. 3.

Количество заселённых короедом-типографом деревьев, т.е. величина отпада, в данном случае патологического, закономерно изменяется по фазам очага. Этот показатель максимален в начальной фазе (1979 г. – когда короед расселился по имеющемуся в тот год ветровалу), а также в 1-й и 2-й годы фазы вспышки размножения (1976, 1980, 1981 гг., когда размножившийся на ветровале типограф стал в массе заселять растущие деревья). В годы кризиса вспышки (1977 и 1982) значения этого показателя резко снизились, а в период депрессии очагов (1978, 1983, 1984 гг.) он едва превышал уровень естественного отпада.

Таблица 3. Динамика отпада ели и численности короеда-типографа по фазам развития очагов

Год	Фаза размножения	Кол-во заселенных деревьев, %	Запас жуков по поколениям, тыс.шт./га		Продукция, шт./дм ²	Энергия размножения
			родительское	молодое		
Пермская популяция						
1976	2-й год вспышки	9.0	585.3	459.1	7.8	0.8
1977	Кризис	3.3	95.8	161.0	6.8	1.7
1978	Депрессия	0	0	0	7.5	-
Тверская популяция						
1979	Начальная	12.4	196.5	635.7	16.6	3.2
1980	1-й год вспышки	8.7	362.9	657.8	15.1	1.8
1981	2-й год вспышки	17.6	837.9	2101.9	13.6	2.5
1982	Кризис	3.1	142.1	51.7	5.9	0.4
1983	Депрессия	2.4	30.1	55.6	13.9	1.9
1984	То же	0	0	0	15.5	-

Данный показатель сопоставим с рекомендуемой в некоторых случаях суммарной площадью боковых поверхностей стволов, заселённых стволовым вредителем. Использование этого показателя правомерно, однако его определение на местах при решении практических задач сильно усложнит работу.

Запас жуков родительского поколения также хорошо отражает динамику очагов (см. табл. 3), но показатели запаса жуков молодого поколения, продукции и энергии размножения не всегда соответствуют фазам развития очагов типографа. Численность жуков молодого поколения максимальна в фазе собственно вспышки, но её минимум не всегда приходится на фазу её кризиса. Продукция и энергия размножения максимальны в начальной фазе, но не всегда соответствуют другим фазам развития очагов. Градологическая значимость обоих последних показателей относительна, но они важны для оценки успешности развития потомства короеда.

Нет чёткой связи с фазами размножения типографа и у других показателей, характеризующих соотношение между численностью жуков смежных поколений – баланс популяций, коэффициент баланса, имагинальный баланс и т.п.; хотя их вспомогательная значимость очевидна.

Район поселения короеда-типографа в связи с обычно высокой концентрацией жуков в местах поселения на дереве часто использует-

ся на 80...95%, в отдельных случаях – более чем на 100% от протяжённости типичного района на заселённом дереве. В начальной фазе и в период депрессии очагов, когда жуков мало, ствол дерева может быть использован короедом всего на 15...30% протяжённости района, пригодного для поселения этого вида.

Встречаемость как доля заселённых типографом деревьев от общего числа деревьев, заселённых всеми видами стволовых вредителей в данном очаге, часто достигает 100% даже в фазе кризиса очагов, так как короед-типограф обычно доминирует над всеми другими видами стволовых вредителей.

Плотность поселения, по мнению Е. Г. Мозолевской (1983), является важнейшим параметром популяции сосновых лубоедов, определяющим кормообеспеченность и кормовую норму короедной семьи и регулирующим продукцию (прирост) популяции в период развития на дереве. Высокое значение плотности популяции, по её данным, соответствует двум диаметрально противоположным уровням численности популяции – очень высокому и относительно или очень низкому, т.е., по нашей оценке, фазам собственно вспышки и кризиса или депрессии очагов. Следовательно, данный показатель не является ни показателем высокой и низкой численности вида, ни показателем добротности корма. Низкие значения плотности поселения свидетельствуют об изобилии корма и возможности роста численности популяции, высокие – о недостатке или плохом качестве корма и возможности повышения смертности и миграции жуков.

О. А. Катаев (1983) считал, что плотность поселения лишь частично является количественным показателем, но в большей степени это качественный показатель, отражающий степень привлекательности дерева и баланс между численностью вида и потенциально пригодной для него поверхностью деревьев. Из этого следует, что сопоставление плотности поселения двух смежных генераций не может свидетельствовать о росте или уменьшении численности вида.

Плотность поселения короеда-типографа может быть выражена разными показателями: обычно – числом на 1 дм² брачных камер (что соответствует числу поселившихся самцов), маточных ходов (число самок), их суммой (число семей), а также – суммарной длиной полных маточных ходов или их длиной в пределах яйцевых камер, т.е. без учёта минирных частей маточных ходов (мм/дм²). Динамика этих показателей по фазам развития очагов 1-й, или основной, генерации пермской и тверской популяций короеда-типографа показана в табл. 4.

Таблица 4. Динамика показателей плотности поселения
короеда-типографа

Год	Фаза размножения	Показатели плотности поселения на 1 дм ²				
		Брачные камеры, шт.	Маточные ходы, шт.	Сумма брачных камер и маточных ходов, шт.	Суммарная длина маточных ходов, мм	То же с яйцевыми камерами, мм
Пермская популяция						
1976	2-й год вспышки	4.3±0.18	8.3±0.46	12.6±0.62	406±17.7	-
1977	Кризис	3.1±0.21	6.4±0.48	9.5±0.69	342±18.1	243±10.1
1978	Депрессия	3.6±0.19	7.5±0.41	11.1±0.58	437±19.8	312±13.2
Тверская популяция						
1979	Начальная	1.6±0.07	2.7±0.11	4.3±0.17	214±7.0	185±5.9
1980	Вспышка	3.1±0.14	4.8±0.25	7.9±0.36	278±13.2	209±11.0
1981	То же	3.3±0.17	5.7±0.25	9.0±0.41	341±13.4	252±9.3
1982	Кризис	4.5±0.27	8.9±0.64	13.2±0.89	338±18.2	184±10.2
1983	Депрессия	2.5±0.11	4.6±0.23	7.1±0.33	264±10.9	200±8.2
1984	То же	2.6±0.15	4.6±0.27	7.2±0.41	261±14.6	197±12.1

В 1976 г., на второй год фазы вспышки размножения пермской популяции, все показатели плотности поселения короеда-типографа были близки к максимальным значениям. Это совпало с максимальной численностью жуков и максимальным отпадом ели в насаждениях. Уменьшение численности жуков вызвало кризис очагов и достоверное ($P>0.99$) снижение плотности их поселения в 1977 г. В 1978 г. при поселении малочисленных жуков на единичном ветровале значения этих показателей вновь повысились; превышение достоверно для всех показателей, кроме числа брачных камер на 1 дм². По сравнению с годом вспышки все показатели плотности поселения достоверно ниже ($P>0.95$), кроме суммарной длины маточных ходов, оказавшейся максимальной за период наблюдения.

В Тверской обл. в 1979 г. в начальной фазе размножения плотность поселения типографа была минимальной, что объясняется расселением жуков по ветровальным деревьям, и это соответствует закономерностям поведения всех стволовых вредителей. На следующий год плотность поселения увеличилась и стала ещё выше в 1981 г.; оба года различаются достоверно в сравнении с начальной фазой, хотя между собой они различаются недостоверно, за исключением суммарной длины маточных ходов. В год кризиса очагов (1982) показатели плотности брачных камер, маточных ходов и их суммы достоверно увеличились, но суммарная длина маточных ходов осталась практически на том же уровне или несколько снизилась. Этот факт не согла-

суется с данными для пермской популяции. В годы депрессии очагов (1983–1984) получены сходные показатели плотности поселения, достоверно снизившиеся по сравнению с фазой кризиса.

Плотность поселения 2-й генерации почти по всем показателям была ниже, чем 1-й генерации, но фактических данных об этом у нас недостаточно.

Диапазон изменчивости показателей плотности поселения в пределах каждого года оказался сходным и в целом небольшим. Коэффициенты корреляции по периодам наблюдения равны, %:

	1976–1978 гг.	1979–1984 гг.
Брачные камеры	35.3...60.3	24.5...44.5
Маточные ходы	34.3...66.9	25.1...52.1
Их суммы	35.1...64.4	23.0...48.
Суммарная длина маточных ходов	30.4...46.5	19.3...38.9
То же, с яйцевыми камерами	28.4...39.1	18.7...40.0

Варьирование показателей у пермской популяции типографа оказалось выше, чем у тверской, но это, видимо, не принципиально. Максимум варьирования наблюдался в фазе кризиса, минимум – в начальной фазе. Варьирование суммарной длины маточных ходов, особенно с яйцевыми камерами, было наименьшим, поскольку данный показатель находится в обратной зависимости от плотности поселения жуков, приводящей к выравниванию результатов.

С учётом изложенного, для оценки размножения короеда-типографа наиболее пригодны показатели плотности его поселения, выраженные традиционным способом, а именно – числом брачных камер, маточных ходов и их сумм на 1 дм². Однако совпадение абсолютных значений этих показателей и их варьирование делают невозможным определение чётких критериев для оценки фаз градации. Но они пригодны для последовательной оценки состояния и развития очагов размножения короеда с учётом их зависимости от окружающих условий. Показатели плотности поселения короеда-типографа, выраженные суммарной длиной маточных ходов, для градологической оценки непригодны.

Изменчивость другого показателя плотности популяции короеда типографа – числа яйцевых камер на 1 дм², оказалась сравнительно невысокой как по годам наблюдений, так и в пределах каждого года. Средние значения этого показателя для 1-й генерации короеда были равны: в 1976–1977 гг. – 161.1...185.4 (коэффициент вариации – 25.5...32.7%), в 1979–1984 гг. – 123.2...175.8 (21.7...45.0%). В одной и той же фазе размножения отмечено как максимальное, так и мини-

мальное число яйцевых камер на 1 дм². Этот показатель соответствует суммарной длине маточных ходов с яйцевыми камерами и тоже находится в обратной зависимости от плотности поселения жуков.

Различные показатели плотности поселения короёда-типографа взаимосвязаны, а именно:

- число маточных ходов на 1 дм² в высокой степени зависит от числа брачных камер (коэффициент корреляции $r=0.85\dots0.95$ для первой генерации и $0.86\dots0.92$ – для второй);
- суммарная длина маточных ходов первой генерации зависит от плотности брачных камер ($r=0.56\dots0.88$), маточных ходов ($r=0.74\dots0.92$) и от их суммы ($r=0.71\dots0.91$). В 1979 г. отмечалась минимальная плотность поселения, поэтому коэффициент r оказался ниже указанных величин;
- суммарная длина маточных ходов с яйцевыми камерами более всего зависит от длины маточных ходов ($r=0.80\dots0.97$), менее – от плотности брачных камер ($r=0.36-0.78$), маточных ходов ($r=0.53\dots0.79$) и их суммы ($r=0.51\dots0.81$).

Длина маточных ходов и плодовитость короёда-типографа заметно изменяются по фазам размножения (табл. 5).

Таблица 5. Изменчивость показателей плодовитости короёда-типографа по годам

Показатель	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
Средняя длина маточного хода	52.6	58.3	58.8	83.1	59.8	65.0	44.5	61.4	65.9
Ошибка средней	0.68	0.91	1.12	1.85	1.29	1.23	0.86	1.07	1.72
Средняя длина маточного хода с яйцевыми камерами	-	44.0	42.8	72.0	44.9	48.3	27.0	46.6	49.2
Ошибка средней	-	0.84	0.99	1.78	1.26	1.18	0.78	1.08	1.70
Количество яйцевых камер в маточных ходах	24.5	32.5	26.4	56.3	31.8	33.5	18.8	36.8	35.4
Ошибка средней	0.38	0.66	0.68	1.57	0.95	0.88	0.64	0.93	1.18
Количество яйцевых камер на 1 см маточного хода	4.7	5.5	4.6	6.8	5.1	5.2	3.9	5.8	5.3
Ошибка средней	0.07	0.08	0.09	0.12	0.10	0.09	0.08	0.09	0.12
Количество яйцевых камер на 1 см хода с яйцевыми камерами	-	7.3	6.3	8.0	7.11	7.1	6.9	7.9	7.2
Ошибка средней	-	0.09	0.11	0.11	0.42	0.08	0.10	0.10	0.12

В 1979 г. в начальной фазе очага размножения типографа установлена наибольшая средняя длина его маточных ходов – 83.1 ± 1.85 мм. Маточные ходы стали короче в фазу вспышки – в среднем $59.8\dots65.0$ мм и минимальны в фазе кризиса – 44.5 ± 0.86 мм. В период депрессии очагов средняя длина маточных ходов повысилась

и почти не отличалась от фазы вспышки. В 1976–1978 гг. получены несколько иные результаты: средняя длина маточных ходов повышалась год от года независимо от состояния очагов с 52.6 до 58.8 мм.

В пределах каждого года варьирование длины маточного хода составило 35.0...45.5% и не зависело от фазы очага. Средняя длина маточного хода у второй генерации короёда была несколько меньше, но их варьирование – таким же. Средняя длина маточных ходов с яйцевыми камерами изменялась синхронно со средней длиной полных маточных ходов, но варьирование оказалось сильнее – 39.0...70.3%.

Длина маточных ходов полных и с яйцевыми камерами примерно в равной степени зависит от плотности маточных ходов и их суммы с брачными камерами ($r=0.34...0.65$), в меньшей степени от плотности брачных камер ($r=0.25...0.55$) и слабо или почти не зависит от суммарной длины маточных ходов полных и с яйцевыми камерами. У второй генерации, отличавшейся меньшей плотностью поселения, эти зависимости выражены слабо или отсутствуют.

Число яйцевых камер в одном маточном ходе (см. табл. 5) изменяется в более широких пределах, более высок и коэффициент вариации в пределах каждого года – 41.1...82.9; наибольшее варьирование этого показателя – в фазе кризиса. Данный показатель в известной мере характеризует фактическую плодовитость короёда-типографа. Судя по числу яйцевых камер, она невысокая – около 25...35 шт./ход, но в 1979 г. повысилась до 56, а в 1982 г. снизилась до 19. В маточных ходах короёда второй генерации яйцевых камер примерно столько же – 25...38 шт./ход.

Фактическая плодовитость самки, т.е. число отложенных ею яиц (шт./ход), ещё меньше, так как часть яйцевых камер (7.2...19.0%) оказывается без яиц.

Число яйцевых камер на один маточный ход тесно связано с их длиной ($r=0.72...0.93$) и ещё более – с их длиной в пределах наличия яйцевых камер ($r=0.73...0.95$), что подтверждает известные данные и позволяет по длине маточных ходов судить о фактической плодовитости самки короёда. Зависимость этого показателя от плотности брачных камер, маточных ходов и их суммы выражена слабее ($r=0.43...0.73$) и совсем слабая или отсутствует – от других показателей плотности поселения.

Количество яйцевых камер на 1 см маточного хода полного и с яйцевыми камерами изменяется по годам синхронно относительно друг друга (см. табл. 5). Этот показатель по годам оказался не стабильным: в полных маточных ходах он изменялся в пределах от 3.9 до 6.8 шт./см, в маточных ходах с яйцевыми камерами – от 6.3 до

8.0 шт./см; коэффициент вариации равен соответственно 25.4...45.5 и 14.0...34.5%. Количество яиц на 1 см полного хода наиболее коррелирует с общим их числом на ход ($r=0.42...0.81$), в меньшей степени или очень нестабильно – с другими показателями. Также противоречивы данные о корреляции между числом яйцевых камер на 1 см хода с яйцевыми камерами и плотностью поселения, длиной маточных ходов.

Данные противоречия можно объяснить тем, что при высоких плотностях поселения возникает эффект интерференции (по Огибину, 1973), т.е. помех между самками при прокладке ими ходов под корою. Это приводит к тому, что увеличивается число ходов, где яйца отложены самками преимущественно или только с одной стороны хода. В ходах, проложенных без помех, стабильность числа яйцевых камер на 1 см хода выше.

Таким образом, длина маточных ходов короеда-типографа может служить показателем плодовитости его самок, хотя в некоторых случаях число яиц на 1 см хода нестабильно. Кроме того, длина маточных ходов короеда и его фактическая плодовитость зависят от плотности поселения и условий развития вида, а поэтому в определённой степени могут служить показателями его градации.

Соотношение полов, половой индекс или коэффициент полигамности короеда-типографа характеризуют данные табл. 6.

Таблица 6. Соотношение полов короеда-типографа

Год и генерация короеда	Родительское поколение									Молодое поколение	
	Учтено жуков, шт.	Половой индекс	Число семей (%) с количеством самок, шт.							Учтено жуков, шт.	Половой индекс
			1	2	3	4	5	6	7		
Пермская популяция											
1976 – 1	783	2.24	9.1	62.4	24.4	4.1	0	0	0	547	0.99
– 2	130	2.10	9.5	71.4	19.1	0	0	0	0	-	-
1977 – 1	1709	2.00	24.9	52.5	20.6	1.8	0.3	0	0	944	1.27
– 2	274	2.09	19.0	57.0	19.8	4.2	0	0	0	146	1.15
1978	749	2.15	15.5	59.3	20.6	4.2	0.4	0	0	278	1.84
1979	1049	1.80	32.8	54.6	12.4	0.2	0	0	0	420	0.96
Тверская популяция											
1980	777	1.66	43.5	46.9	9.6	0	0	0	0	62	1.14
1981 – 1	1660	1.77	33.2	56.7	9.7	0.4	0	0	0	410	0.99
– 2	539	1.75	44.9	38.8	13.8	1.5	1.0	0	0	134	1.03
1982	2574	2.06	25.4	50.7	18.1	4.4	1.2	0.1	0.1	230	1.27
1983 – 1	1822	1.86	32.5	51.4	13.4	2.4	0.3	0	0	271	1.05
– 2	106	2.03	22.9	54.3	20.0	2.8	0	0	0	66	1.20
1984	825	1.71	39.5	51.0	8.5	0.7	0.3	0	0	568	1.04
1985	548	1.81	36.4	48.7	12.3	2.6	0	0	0	285	0.90

Половой индекс у родительского поколения пермской популяции короеда (1976–1978 гг.) оказался сходным для обеих генераций и изменялся в пределах 2.00...2.24, у тверской также сходным, хотя и несколько меньшим – 1.66...2.06. В процессе градации очагов размножения короеда-типографа половой индекс оставался относительно стабильным в каждой из популяций. С учётом сказанного, можно считать половой индекс короеда-типографа округлённо равным 2.00.

Для обеих популяций типографа наиболее характерна семья, состоящая из одного самца и двух самок: таких семей насчитывается от 38.8 до 71.4%. Моногамия отмечена лишь в 9.1...44.9% случаев. Причины отсутствия второй и более самок в семье, естественно, могут быть разными, но они не установлены. Семьи с тремя и четырьмя самками составили соответственно 9.6...24.4% и 0.4...4.4%. Пять самок в семье короеда-типографа – редкость (не более 1.2%), шесть или семь самок – единичные случаи.

У молодого поколения короеда-типографа (см. табл. 6) соотношение полов значительно изменялось по годам в пределах 0.90...1.84. При этом наибольшее преобладание самок отмечено в фазе депрессии очагов размножения у пермской популяции типографа, но у тверской в этой же фазе градации соотношение полов было близким к 1.00. В фазе кризиса очагов в обеих популяциях короеда преобладали самки (половой индекс равен 1.27), но в остальные годы варьирование показателя было близким к 1.00.

В Архангельской обл. соотношение полов у потомства короеда-типографа было равно 1.00 вне зависимости от плотности популяции (Огибин, 1973). В Финляндии число самцов в потомстве этого короеда составляло 43...45%, в период лёта жуков снижалось до 40%, а после поселения на дереве половой индекс становился равным 2.07 (Annila, 1971). При отлове жуков типографа феромонными ловушками в Чехии доля самок в популяции была равна 61...64% (Zumr, 1982).

По нашим наблюдениям, у типографа перед зимовкой под корой деревьев и в подстилке половой индекс равен 1.17, у перезимовавших особей снижался до 0.53...1.08, а в период лёта жуков широко варьировал в пределах 0.82...2.45.

Таким образом, несмотря на противоречивость приведенных данных, которую можно объяснить тем, что они относятся к разным популяциям, находящимся в разном состоянии, становится очевидным следующий вывод.

У молодого поколения короеда-типографа число самок и самцов примерно одинаково, и половой индекс можно принять равным 1.0, при этом в фазах кризиса и депрессии самки могут даже несколько

преобладать. Затем за счёт большей гибели самцов, особенно в период поиска кормовых деревьев и мест для размножения, самки начинают явно преобладать, и в период заселения дерева половой индекс становится равным 2.0.

Известно, что у ряда видов насекомых, особенно у чешуекрылых, плодовитость находится в корреляционной зависимости от массы куколок, что является качественным показателем состояния их популяции и имеет градологическое значение. В отношении жуков принято, что размеры их тела не имеют к этому вопросу прямого отношения. Между тем, Б. Н. Огибиным (1973) установлено, что размер жуков молодого поколения короеда-типографа уменьшается с увеличением плотности поселения и потенциальная плодовитость, указанная им (152...158 яиц), соответствует плотности маточных ходов, равной 0.6 на 1 дм². Об уменьшении размеров жуков в потомстве короеда-типографа с ростом плотности его поселения сообщал также W. Thalenhorst (1958). Отражается ли это на плодовитости и жизнестойкости жуков, оба автора не указывают.

3. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА И УСЫХАНИЯ ЕЛОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ

3.1. Хроника массовых размножений короеда-типографа в Восточной Европе

3.1.1. Обзор усыхания ельников от короеда-типографа в период до 1972 г.

Первая подробная хроника усыханий ели от короеда-типографа за период около 100 лет, о которых сообщалось в отечественной печати, составлена А. Д. Масловым в 1972 г. Ниже приведены наиболее значимые по масштабам периоды и районы, охваченные усыханием ели в этот период, с указанием причин, которые, как считалось, обусловили это усыхание.

Одними из первых достоверных сведений следует считать сообщения, приведенные в Лесном журнале (В.С., 1878; О повреждении леса короедами, 1887), о том, что в 70-х годах XIX ст. отмечалось значительное повреждение лесов короедами в Калужской губернии, а также под Ригой и в бассейне р. Западная Двина. В этот период (1875–1876 гг.) в России были тяжелые засухи и недород. Тогда же уровень р. Неман снизился по сравнению с нормой на 5...14%, что также свидетельствовало о засухе (Колупайло, 1933).

Следующее наиболее значительное по масштабам усыхание ели началось после засух 1882 и 1883 гг. Оно наблюдалось в Псковской, Московской, Тверской, Смоленской, Калужской губерниях, а, по другим данным, также в Нижегородской, Лифляндской, Симбирской, Казанской губерниях (Любомирский, 1884; Турский, 1884, 1896; Шевырёв, 1888, 1896; Астафьев, 1893).

В частности, усыхание ели отмечалось в 100-летних насаждениях даже на влажных суглинистых почвах в низменных местах и на островах между болот; указывалось также, что усыхание было вызвано короедом-типографом, предварительно размножившимся на буреломе.

Поздняя и холодная весна 1884 г. приостановила распространение короедов с запада на восток, но в 1890–1891 гг. началась новая вспышка усыхания ели, продолжавшаяся, по-видимому, до 1893 г. (Астафьев, 1893; Горшин, 1931 и др.).

Засуха 1891 г. охватила огромную территорию от Белоруссии до Нижегородской губернии, а на севере – до Ивановской губернии. Последствия засухи выразились в сильнейшем недороде и голоде населения.

Засухе предшествовало позднее установление снегового покрова и значительные (до -31°C) морозы зимой. Весной снег быстро стаял, слабо промолив почву, и засуха отмечалась местами уже в апреле.

В 1891 г. у типографа было отмечено 2 поколения, что и привело к массовой гибели ели; характерно, что усыхание ели обнаружено лишь в сентябре, с началом опадения хвои.

И. Я. Шевырёв (1896) считал, что в Центральной России ель усыхала в 2 этапа, а в западных и восточных районах этот процесс продолжался 12 лет, начиная с 1881 г. Особое значение он придавал предшествующим засухе бурям, способствовавшим накоплению запаса короедов.

Засуха 1921 г., охватившая бассейны Средней Волги, Камы и других более южных рек, вызвала гибель ельников в Приветлужье, Мари-области, Татарии и других районах. Антициклональный тип погоды начался ещё осенью 1920 г.; он продержался всю зиму и весну вплоть до июня. Засушливыми были также 1917, 1920 и 1924 гг. (Фомин, 1926; Юницкий, 1927; Горшин, 1931; Адамов и др., 1933; и др.). Впервые указывается на поражённость усыхающих ельников корневой губкой.

Катастрофическое усыхание ели в Центральном регионе России наблюдалось в результате засух 1938 и 1939 гг. В 1938 г. осадков выпало 61.3% нормы, в июне–сентябре – всего 38.3%; влажность почвы на следующий год была равна или даже ниже двойной гигроскопиче-

ской, т.е. растения не получили необходимой для жизни воды (Тимофеев, 1939, 1944, 1964; и др.)

В ближнем Подмосковье среднегодовая температура воздуха в 1938 г. превысила многолетнюю на 2.4 °С, в 1939 – на 1.1, но в июле 1938 г. эта разница достигала 5.2 °С, а в августе – 5.9 °С. Осадков в 1938 г. выпало меньше нормы на 31%, а в 1939 г. – на 11%, зимой 1938/39 гг. снежный покров не превысил 12 см. Гидротермический коэффициент за май–сентябрь 1938 г. был равен 0.69, в 1939 г. за тот же период – 0.79, при норме 1.45. В июле–августе 1938 г. число часов солнечного сияния было равно 706 – на 53% более нормы. Засушливые и суховейные типы погоды составили 66 и 61% соответственно, хотя для этого района они редки (Виткевич, 1940; Чубуков, 1940).

Усыхание ели проявилось уже в июле 1938 г., в последующие 3 года оно приняло массовый и повсеместный характер; закончилась вспышка усыхания, по-видимому, в 1943 г., т.е. на 5-й год после её начала.

Наиболее пострадали средневозрастные и приспевающие ельники (70...85 лет) в различных условиях произрастания; в Центральном лесном заповеднике – преимущественно старовозрастные ели в типах леса ельники сложные и кисличные на вершинах и склонах холмов на дренированных почвах.

Усыхание ели в Центральном регионе сопровождалось её массовым заселением стволовыми вредителями, преимущественно короедом-типографом. И в эти годы, и ранее ель заселялась короедом при зелёной кроне; судя по приведённым признакам – по стволочному типу.

В 1944–1949 гг. наблюдалось массовое размножение стволовых вредителей ели в Калининградской обл., чему способствовали засуха (в 1946–1947 гг. выпало 52...74% осадков), последствия военных действий, неправильные методы выращивания леса (Катаев, 1952).

В 1952 г. началось массовое усыхание ели в Белоруссии, в 1954 г. оно достигло максимума. Усыхали в основном чистые ельники в возрасте 40...70 лет, местами на 15...25% поражённые корневой губкой. Причина усыхания – недостаток увлажнения в 1951–1954 гг., когда уровень грунтовых вод понизился на 2...3 м (Глуховский, 1955; Юркевич, Смоляк, 1957). Отмечались также холодные зимы (морозы до -34 °С), слабый снеговой покров – не более 10 см. Осадков к началу июля 1954 г. выпало меньше нормы на 30...40%, а среднесуточные температуры воздуха, начиная с мая, были превышены на 2...7 °С. Число дней с относительной влажностью воздуха менее 30% достигло 14 (Вихров, Протасевич, 1965).

В разное время усыхание ели было зарегистрировано также в Эстонии, Латвии и Литве.

Эти литературные материалы были дополнены данными собственных исследований по изучению причин усыхания ельников в Калининградской обл. и обследований в Белоруссии (Маслов, 1972, 1973). В Калининградской обл. очередное усыхание ели началось в 1963 г. и продолжалось до 1971 г., т.е. вспышка усыхания длилась 9 лет, она оказалась затяжной. В этой области более всего пострадали чистые культуры ели, созданные по немецким технологиям. Этому способствовали интенсивные работы по расчистке мелиоративной сети, созданной в лесах Пруссии ранее.

Начало вспышке положила суровая зима 1962/63 гг., когда осадков по области выпало 37...76%, а температура воздуха была ниже нормы на 2.9...7.7 °С. Сходной была и следующая зима: осадков выпало 23...103%, погода была холоднее обычной на 2.5...3.6 °С.

Исключительно засушливыми оказались весна и лето 1964 г., когда ежемесячно выпадало от 22 (местами от 2...7%) до 100% осадков. Наиболее засушливыми были 1964, 1969 и 1971 г., менее засушливыми – 1963, 1967, 1968, 1970 гг.

Ослабление ели в связи с недостатком влаги вызвало размножение короеда-типографа, росту численности которого способствовали сильные ветровалы в 1962 и 1967 гг. Заселение ели короедом-типографом и отмирание деревьев протекало по стволловому типу (70% случаев), менее распространены были комлевой (20%) и вершинный (10%) типы.

Сходная обстановка с усыханием ели в те же годы была выявлена в Белоруссии, где А. Д. Масловым были обследованы ельники в Минской и Брестской областях.

В эти же годы усыхание ели наблюдалось в ГДР, Польше и Литве.

Повсеместно была установлена важная роль корневых и напённых гнилей, прежде всего корневой губки и опёнка, которые не только ослабляли физиологи растущей ели, но и содействовали её повреждению ветром, т.е. расширению кормовой базы для короеда-типографа. В Белоруссии и Калининградской обл. важным дополнительным отрицательным фактором для ели явилась нерегулируемая мелиорация (Маслов, 1973).

Приведённая хроника позволила сделать вывод о том, что усыхание ели в пределах Восточной Европы – периодическое явление. Возникая через 1...7 лет, а иногда непосредственно одна за другой, эти вспышки продолжались в течение 1...9 лет, чаще – 4...5 лет. Та-

кая продолжительность вспышек полностью соответствует эпизодическому типу очага размножения стволовых вредителей, в данном случае – короеда-типографа.

На протяжении рассматриваемого 100-летнего периода (в 1881–1885, 1890–1893, 1919–1924, 1938–1943 гг.) очаги усыхания ели и размножения короеда-типографа охватывали огромную территорию – от Белоруссии на западе до Средней Волги на востоке, что позволяет их отнести к категории пандемических.

подавляющее большинство случаев усыхания ели за 100-летний период вписывается в границы зоны хвойно-широколиственных или смешанных лесов (рис. 8). Следовательно, данную природную зону можно считать зоной периодических усыханий ели от засух, или зоной пандемических размножений стволовых вредителей ели (короеда-типографа).

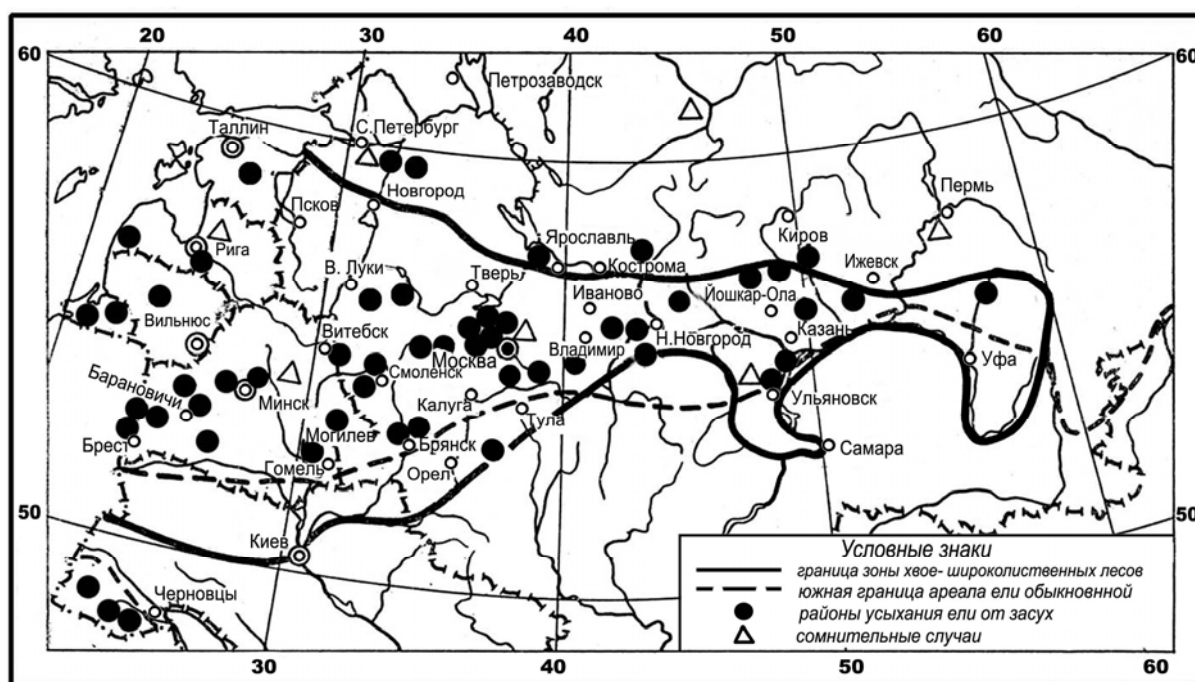


Рис. 8. Схематическое расположение районов, где зарегистрировано усыхание ели от засух за 100 лет (до 1972 г.)

Полученные материалы позволили определить критические показатели погоды, свидетельствующие об угрозе для еловых насаждений. Работникам лесного хозяйства и лесозащиты, ведущим надзор за санитарным состоянием еловых насаждений и прогнозирующим вспышки размножения короеда-типографа (Наставление, 1975; Методические рекомендации, 2006) было рекомендовано обратить внимание на следующие показатели.

Зима отличается сильными морозами, до -40°C и ниже, среднемесячные температуры воздуха ниже нормы на $2...9^{\circ}\text{C}$, глубина снежного покрова – не более $10...15\text{ см}$, снег ложится на мерзлую почву, весной быстро тает. Весна и лето крайне засушливы: осадков выпадает 60% нормы и менее, среднемесячные температуры превышают многолетние на $2...9^{\circ}\text{C}$, относительная влажность воздуха снижается в среднем до 55%, а в течение 10 дней и более – до 28%. Гидротермический коэффициент Селянинова снижается в 1.5...2 раза, показатель дефицита влажности воздуха повышается в 1.5 раза и более.

Опасность для ели резко возрастает, если суровая зима и засуха повторяются, если санитарное состояние лесов неудовлетворительное (наличие неразработанных ветровальников, гарей и т.п.), если имеются очаги корневых гнилей и осуществляется нерегулируемая чрезмерная мелиорация.

Сигналом наступления опасного периода является образование патологического (группового и куртинного) отпада, заселённого короедом-типографом.

При засухе, особенно повторной, такие локальные очаги угрожают перерасти в пандемические.

3.1.2. Массовое размножение короеда-типографа и усыхание еловых насаждений после засух 1972–1975 гг.

Засухи 1972–1975 гг. вызвали вспышку массового размножения короеда-типографа и массовое усыхание еловых насаждений, которые отличались рядом особенностей (Маслов, 1981). Интенсивность этих засух и некоторые другие обстоятельства в разных регионах России были неодинаковы, соответственно этому по-разному усыхала ель.

Засуха 1972 г. охватила центральные и восточные районы европейской части России и создала благоприятные условия для появления очагов размножения короеда-типографа. На объектах наших стационарных наблюдений в Московской обл. уже в конце периода вегетации 1972 г. было выявлено физиологическое ослабление ели, выразившееся в опадении зелёной хвои, снижении прироста в высоту, появлении отдельных свежесохших деревьев или их групп. Нами был дан прогноз о наступлении опасности массового усыхания ели и выработаны рекомендации по защитным мероприятиям. Однако вспышки размножения короеда-типографа, как в этой области, так и в смежных с нею так и не реализовались, что мы объясняем отсутствием серьезных повреждений деревьев ветром (которые содействовали бы росту численности короеда) и недостатком тепла в последующие 2 года.

Иная ситуация сложилась в восточных регионах европейской части, особенно в междуречье Ветлуги, Вятки, Камы и в Предуралье, где весь период 1972–1975 гг. оказался засушливым. Причем засуха в 1975 г. оказалась не менее губительной, чем в 1972 г. Первые сведения об усыхании ели начали поступать в 1975 г. и, как оказалось, с опозданием. Это подтверждено нами при обследовании многих лесхозов бывш. Горьковской, Кировской, Пермской областей, республик Марий-Эл, Татарстан, Удмуртии. В отличие от предыдущих случаев (см. рис. 8) данная вспышка усыхания ели охватила леса от Волги до Урала не только в пределах зоны хвойно-широколиственных лесов, но и частично в прилегающих районах подзоны южной тайги (рис. 9).

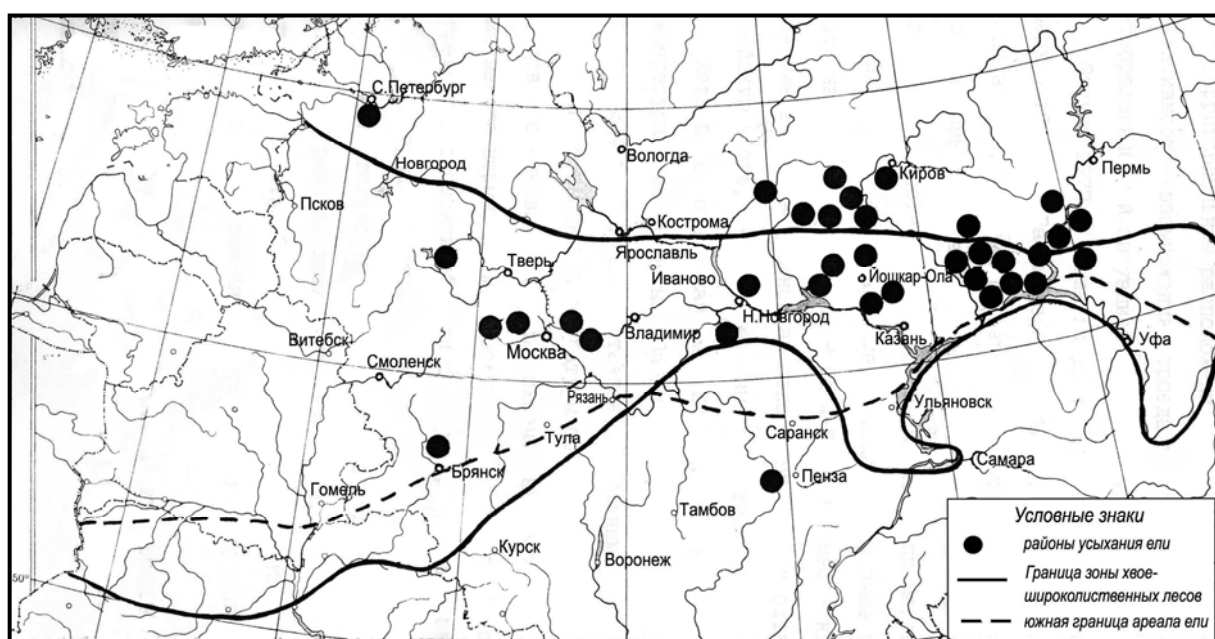


Рис. 9. Схематическое расположение районов, где зарегистрировано усыхание ели от засух 1972–1975 гг.

Определяющей стала засуха 1972 г.: в её границы четко вписалась вся зона усыхания ели, где, по данным Л. А. Разумовой и др. (1975), максимальная длительность периода без дождя в апреле–июне составила 10...30 дней, а в июле–сентябре 10...50 дней и более, где количество дней с относительной влажностью воздуха менее 30% за весь период составило 20...40 (рис. 10 и 11).

В 1976–1978 гг. эта вспышка размножения короеда-типографа детально исследована в Чайковском лесхозе Пермской обл. Начало вспышки следует отнести к 1973 г., когда после первого засушливого года в лесу было повреждено ветром 7.1...8.8% деревьев ели, что привело к росту численности короеда. После повторной особо силь-

ной засухи 1975 г. размножение типографа достигло фазы собственно вспышки. Она продолжилась в 1976 г.

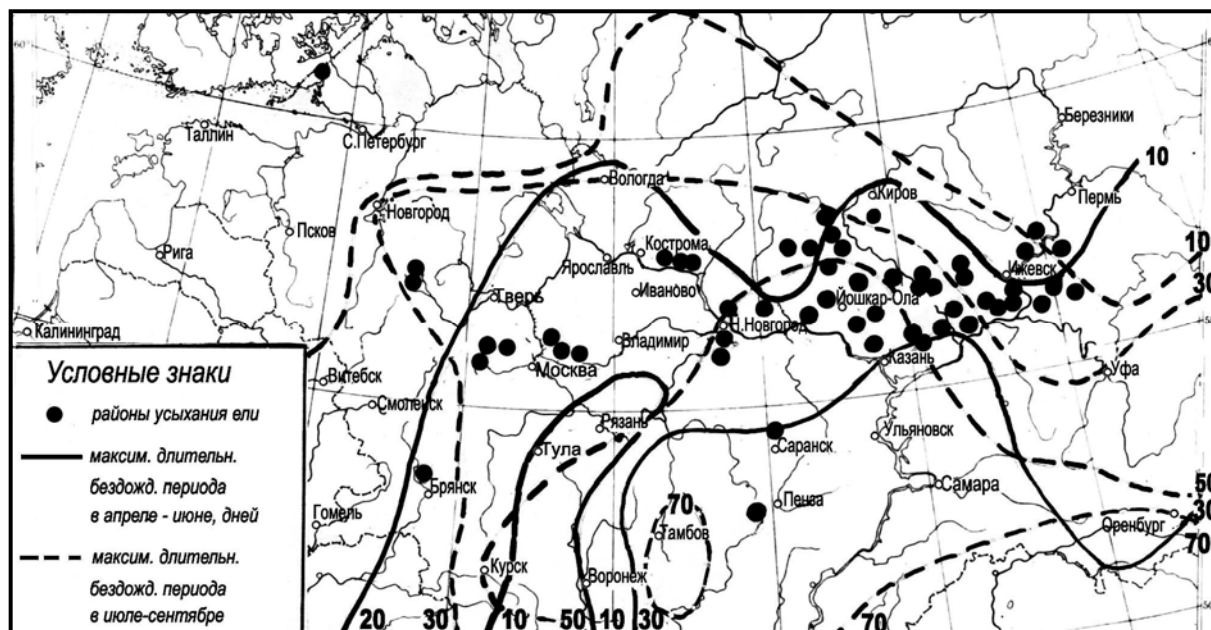


Рис. 10. Усыхание ели от засухи 1972 г.: связь с длительностью бездождного периода (по Разумовой и др., 1975)

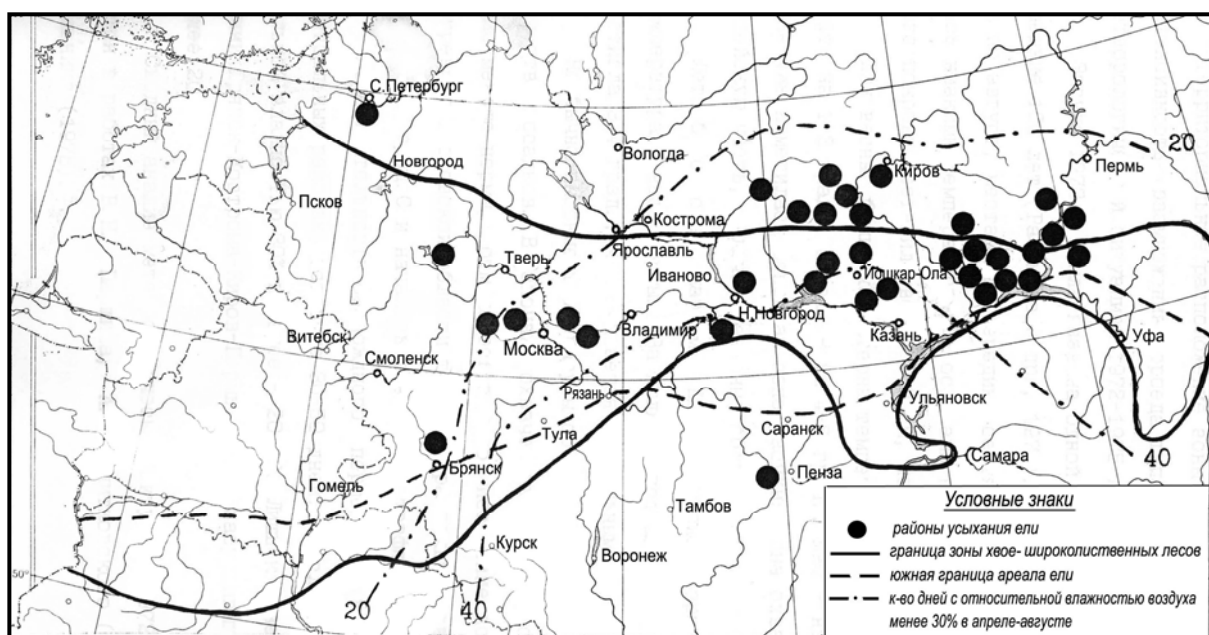


Рис. 11. Усыхание ели от засухи 1972 г.: связь с числом дней с относительной влажностью воздуха менее 30% (по Разумовой и др., 1975)

Очаги размножения короеда-типографа были приурочены здесь к ельникам, заражённым корневой губкой, произрастающим на дренированных суглинках и супесях, по повышенным частям рельефа, на

склонах возвышенностей, по границам лесосек, а также к невырубленным узким кулисам и недорубам. Возраст поражённых ельников – 80...100 лет и более.

Во второй половине лета 1976 г. в развитии вспышки наступил перелом. Из-за недостатка тепла спровоцированное вначале 2-е поколение короеда (около 30% популяции) не завершило своего развития к осени и вымерзло. В результате деятельности хищных насекомых (муравьежуки и др.) и дятлов к осени выжило 2...7% молодого поколения 1-й генерации, энергия размножения была равна 0.15...0.65.

В 1977 г. благодаря общему снижению численности популяции заселённость ельников типографом резко снизилась (максимально – до 12%).

Вновь из-за недостатка тепла частичная 2-я генерация, которая наблюдалась менее чем у 70% популяции короеда, не завершила развития и в значительной мере вымерзла: её выживаемость составила всего 1.23%, энергия размножения – 0.26. Благодаря воздействию энтомофагов выживаемость 1-й генерации осенью этого года была равна 3.65%, энергия размножения – 0.71. Таким образом, 1977 г. явился годом кризиса вспышки, продолжавшейся 5 лет. В 1978 г. наступила фаза глубокой депрессии очагов не только в этом лесхозе и в Пермской обл., но и по всему региону, ранее охваченному этой вспышкой.

3.1.3. Некоторые локальные усыхания еловых насаждений

В отдельные периоды наших исследований проведены мониторинговые наблюдения за развитием двух вспышек размножения короеда-типографа и усыхания ели на относительно локальных территориях в Тверской и Пермской областях. При этом выявлены некоторые особенности процессов усыханий ели, заслуживающие внимания. В кратком изложении результаты этих исследований опубликованы во второй хронике (Маслов, Матусевич, 2003).

В августе 1987 г. ураганом были повреждены леса Тверской обл. на общей площади около 25 тыс. га с запасом древесины около 5 млн м³; нам удалось полностью проследить его последствия. Стихийное бедствие охватило 10 лесхозов, занимающих 1/3 территории области – весь юго-запад. Действительные масштабы повреждения лесов были ещё выше, так как не учтены леса других ведомств и площади лесов с повреждением менее 30% деревьев.

Первоочередной разработке подверглись участки сплошного ветровала. Удалённые и труднодоступные участки, с мелкотоварной древесиной и повреждением менее 30% деревьев длительное время

оставались не тронутыми рубкой. Именно здесь в последующие годы и сформировались очаги массового размножения стволовых вредителей, особенно в ельниках, где короед-типограф по мере полного освоения ветровальных деревьев перешёл на растущие ели.

Заселение ветровальных деревьев стволовыми вредителями началось весной 1988 г., летом в этом процессе активное участие приняли чёрные хвойные усачи. Этот год явился годом первой фазы массового размножения короеда-типографа: его энергия размножения составила в среднем 8.3, что привело к существенному росту численности.

Погодные условия 1989 г. оказались благоприятными для короеда: у него полностью развилось два поколения, началось массовое заселение растущей ели, что характерно для второй фазы размножения – собственно вспышки.

В 1990 г. ожидалось 1.5...2-кратное расширение очагов усыхания ели. Однако слабое накопление тепла (к концу июня – 63...90% от нормы, июля – 85...90%, августа – 86...90%), избыточное количество осадков (в июне – до 150% от нормы, в августе – 140%) привели к повышению устойчивости ели, резкому снижению темпов развития и выживаемости вредителя: развилось только одно поколение, его энергия размножения составила 0.3...5.6.

Избыток осадков в мае 1991 г. – 111...178% от нормы – привёл к растянутому лёту жуков и поселению их лишь на новых немногочисленных ветровальных и буреломных деревьях. Позднее сумма эффективных температур (более +5°) оказалась близкой к норме – 1202...1422, или 99...110% от нормы, но сумма осадков была весьма избыточна и к концу августа составила 336...518 мм, или 123...163% от нормы. Особенно дождливы были июнь и июль, иногда в отдельные декады осадков было в 3...4 раза выше обычного, отчего реки 2–3 раза выходили из берегов, и это половодье стало обильнее весеннего. В таких условиях выживаемость короеда-типографа к осени не превысила 5.7% и в среднем составила менее 1.0%. На многих ветровальных деревьях из-за избытка влаги личинки, куколки, молодые жуки типографа полностью погибли. Так затухла эта вспышка. Она оказалась чётко приуроченной к границам массового ветровала 1987 г. (вне этой зоны ель усыхала в обычных размерах). Другой особенностью этой вспышки явилось контрастно проявившееся отрицательное влияние погоды на популяцию короеда, особенно в фазе затухания очагов, но к этому сроку типограф успел уничтожить почти все припевающие, спелые и перестойные ельники на юго-западе области.

Другое очень значительное по местным масштабам размножение короеда-типографа в Пермской обл. прослежено нами в 1990–

1994 гг. в Очёрском, Оханском, Сивинском, Верещагинском лесхозах, расположенных в западной части подзоны южной тайги. Массовое размножение короеда-типографа и сопутствующих ему стволовых вредителей началось после сильного повреждения лесов ураганом в июне 1990 г. Так, в Очёрском лесхозе площадь ветровала только в пределах лесного фонда составила более 5.3 тыс. га, или 15.3% лесопокрытой площади с запасом древесины более 1.2 млн м³.

Заселение ветровала насекомыми началось в год его появления, но уже в следующем году заселённость растущих ельников короедом достигала 13%. В 1992 г. очаги вступили в фазу собственно вспышки при заселённости ельников короедом, равной в среднем 37.9%, а суммарное усыхание ели к этому времени уже достигло 78%. Характерно, что такое сильное заселение ельников типографом произошло без участия его второго поколения.

В 1993–1994 гг. массовое заселение ели типографом продолжилось, сместившись на участки ельников, где ветровала было меньше или он отсутствовал. Свежее заселение ели короедом достигало здесь 20...50%, а показатели размножения были достаточно высоки: плотность поселения – 0.2...1.0 семей на 1 дм², продукция – 3.0...10.8, энергия размножения – 1.0...4.0, в среднем – 2.5. Это свидетельствовало о возможности дальнейшего развития очагов короеда, хотя еловых насаждений осталось уже мало. Проследить затухание очагов не удалось из-за прекращения работ в этой области.

3.1.4. Массовое размножение короеда-типографа и усыхание ели в 1993–2003 гг.

Последняя из наблюдавшихся в Европе вспышек массового размножения короеда-типографа и усыхания ели продолжалась в целом около 10 лет, при этом она оказалась как бы «ползучей» с запада на восток, хотя в некоторых регионах её продолжительность была меньшей (Маслов, 2003; Маслов, Матусевич, 2003).

Вспышка началась в Калининградской обл. после значительных повреждений еловых лесов ветром в январе 1993 г. (например, только в Краснознаменском лесхозе объём ветровальной древесины составил около 60 тыс. м³). Последствия ветровала не были своевременны и в полной мере ликвидированы, в результате чего создались благоприятные условия для роста численности короеда-типографа.

Уже летом того же года ветровальная ель была заселена короедом-типографом на 30...100%, чаще – на 70...80%. Плотность поселения короеда была сравнительно низкой – от 1 до 2 семей на 1 дм²,

но высокие продукция ($p=10\ldots 40$ шт. молодого поколения на 1 дм^2) и энергия размножения ($c=2\ldots 20$, в среднем $10\ldots 15$ и более) свидетельствовали о наступлении 1-й фазы размножения короеда, фазе роста численности. К осени появились первые заселённые короедом растущие деревья ели (местами эта заселённость составила $10\ldots 15\%$).

В 1994 г. наблюдалась сухая и жаркая погода, особенно в июле и августе, что привело к полному развитию двух поколений у короеда-типографа. Плотность поселения у него повысилась до $2.2\ldots 4.0$ семьи на 1 дм^2 , продукция – до 25 шт./дм^2 , энергия размножения варьировала в пределах $5.2\ldots 10.0$. Повсеместно возникли очаги усыхания ели с числом заселённых короедом деревьев до $25\ldots 30\%$. Это была 2-я фаза массового размножения типографа – фаза собственно вспышки.

В 1995 г. катастрофическое положение создалось в ельниках по всей области, под угрозой гибели оказались все средневозрастные, приспевающие и спелые ельники (от $50\ldots 60$ лет и старше; максимально пострадали $70\ldots 80$ -летние ельники, сложной группы типов, I–II классов бонитета, произрастающие на дренированных супесчаных и легкосуглинистых почвах, наиболее производительные). Заселённость насаждений ели типографом по лесхозам варьировала в пределах $7\ldots 90\%$. Общая площадь усыхания ели превысила 3 тыс. га.

Повторная засуха вновь вызвала появление 2-й генерации короеда, это был второй год второй фазы массового размножения. Однако уже наметился спад в росте очагов, а энергия размножения короеда снизилась до $1.9\ldots 4.9$.

Истощение кормовой базы в двух лесхозах привело к нападению короеда-типографа на сосну, но это не получило развития в дальнейшем.

Впервые для мониторинга за размножением короеда-типографа был применен феромонный препарат Ipsodor польского производства. Отлов жуков типографа на ловушку составил от 2.5 до 10.3 (1-е поколение) и от 3.2 до 12.8 тыс. шт. (2-е поколение).

1996-й год характеризовался резким спадом активности очагов размножения короеда-типографа и интенсивности усыхания ели, наступила фаза кризиса. Второй генерации короеда практически не было. Заселение деревьев было отмечено только в мае–июне – от 3 до 11% + сестринское поколение – $11\ldots 21\%$, хотя местами заселённость ельников короедом достигла $30\ldots 70\%$, а в других местах отсутствовала. Отлов жуков типографа на одну феромонную ловушку в отдельных лесхозах был еще высок (до 19 100 шт. за весь сезон), но энергия размножения снизилась до $0.2\ldots 1.6$. Наблюдалось много расстроенных еловых насаждений. Всего в области погибло $70\ldots 90\%$ ельников

в возрасте 50...60 лет и старше; особенно пострадали 70...90-летние еловые культуры (рис. 12).



Рис. 12. Сплошное усыхание 80-летних культур ели от короеда-типографа. Калининградская обл.

Холодные май и июнь 1997 г. ухудшили условия для размножения типографа. Активный лёт жуков отмечен только в мае и частично в июле. Их отлов на феромон Вертенол отечественного производства за весь сезон в разных местах области варьировал суммарно от 7 до 4500 шт. В размножении короеда наступила глубокая депрессия, характеризующаяся заселением им лишь отдельных деревьев или их небольших групп и куртин.

Создалась серьёзная проблема с наличием большого числа расстроенных насаждений ели (рис. 13).



Рис. 13. Еловое насаждение, расстроенное после гибели деревьев от короеда-типографа

Депрессия в размножении короеда-типографа продолжалась вплоть до 2000 г. Патологический отпад деревьев в ельниках отсутствовал или был единичен. Отлов жуков на ловушку за каждый сезон в 1998–2000 гг. варьировал в пределах от 155 до 1753 шт., хотя в некоторых лесхозах в 2000 г. была отмечена частичная вторая генерация короеда.

В национальном парке «Куршская коса», расположенном в Калининградской обл., с 1991 г. ведется постоянный мониторинг за состоянием ельников, который продолжается до настоящего времени. Очень значительное усыхание ели произошло в 1994–1995 гг. после

ветровала 1993 г.: погибло от 20 до 60% деревьев. В последующие годы отпад деревьев этой породы от короеда-типографа отсутствовал или не превышал 3.1%, т.е. находился в пределах естественной нормы. Некоторая активизация типографа была отмечена лишь в 2001 г., когда были обнаружены отдельные группы свежезаселённых елей (до 12.1%). Средний отлов жуков на ловушку за сезон в тот год не превысил 1736 шт., хотя наблюдалась двойная генерация типографа. Ослаблению ели и некоторому усилению активности короеда содействовало повреждение лесов на Куршской косе ветровалом в декабре 1999 г. (в ельниках было повреждено 10...25% деревьев). Но последствия ветровала были своевременно устранены, появившиеся группы свежезаселённых елей удалены, и это в целом положительно сказалось на санитарном состоянии ельников национального парка.

По свидетельству В. Т. Валенты (1998), в Литве, начиная с 1993 г., происходило небывалое в истории этой республики усыхание ели, когда в 1994 г. деревьев ели усохло в 56 раз больше, чем в обычные годы, а в 1995 г. – в 149 раз. Причины усыхания – те же, включая массовое размножение короеда-типографа. К 1998 г. эти очаги затухли, но погибло 2/3 ельников от припевающего возраста и старше.

В этот же период вспышка массового размножения короеда-типографа охватила всю Белоруссию и, по свидетельству ряда источников (Фёдоров, Раптунович, 1997; Марченко, 2000; Фёдоров, Сарнацкий, 2001; и др.), она была затяжной, т.е. продолжалась около 13 лет.

Первая волна усыхания ели началась в Белоруссии еще в 1992 г. Вторая, после засушливых двух лет, – в 2001 г. Общая площадь усыхающих ельников во всех областях республики составила более 8.1 тыс. га, охватив 63 лесхоза. Объём древесины усыхающих ельников превысил 1.9 млн м³.

Тенденция к стабилизации лесопатологической ситуации в ельниках республики наметилась лишь в 2004 г., но по их состоянию проведение сплошных санитарных рубок требовалось на площади почти 14.4 тыс. га с объёмом древесины, превышающим 4 млн м³.

Вспышка размножения короеда-типографа практически затухла лишь в 2005 г., на следующий год в ельниках можно было обнаружить только единичные заселённые этим короедом ели.

Подробный анализ причин усыхания ели в Белоруссии, выполненный Н. И. Фёдоровым и В. В. Сарнацким (2001), показал, что ведущими из них явились климатические условия: засушливыми были 1992, 1993, 1994, 1995, 1996, 1999, 2000, 2001, 2002 и 2004 (июль–август) годы, т.е. 10 лет из 15-летнего периода. Особо засушливыми

были 1999 и 2002 гг. Все эти годы у короеда-типографа наблюдалось по 2 поколения за сезон.

Большое значение, по данным указанных авторов, имели также поражённость ельников корневыми гнилями и влияние антропогенных факторов.

Дополнительным свидетельством затухания этого процесса в Белоруссии являются результаты феромонного надзора, который все последние годы проводился очень масштабно. По данным ГУ «Беллесаозащита», в 2005 г. средний отлов жуков короеда на феромон варьировал по областям республики от 635 до 1532 шт. – 1-го поколения и от 130 до 710 шт. – второго; в среднем по республике соответственно 1326 и 572 шт. на ловушку.

В 2006 г. отлов жуков типографа на феромон еще более снизился и составил в среднем по республике 575 шт., максимально – 8150 шт. Это свидетельствовало о возможности заселения короедом лишь единичных деревьев.

В Центральном регионе России массовое усыхание ели началось с граничащей с Белоруссией Брянской обл., где первые признаки этого процесса были выявлены в 1994 г. в Клинцовском лесхозе. Засушливые погодные условия в период вегетации, особенно в 1999 г., привели к появлению первых куртин усыхания елей. В 2000 г. в этой области массовое усыхание ели было зарегистрировано почти на 15% площади еловых лесов старше 60 лет с суммарным объёмом усыхающих елей, превысившим 40 тыс. м³. По сравнению с 1999 г. к июлю 2000 г. площадь усыхания ельников выросла в 2.7 раза, а к октябрю того же года – в 6.7 раза (Смирнов, 2001). В 2001 и 2002 гг. рост очагов усыхания ели продолжился, достигнув в 2004 г. 7262 га (на территории 15 лесхозов из 19). В 2005 г. общая площадь очагов усыхания ели несколько снизилась, составив 5915 га, но это были уже затухшие очаги размножения короеда-типографа, т.е. очаги сухостойной ели, разработка которых неправомерно задержалась.

Сходная ситуация с усыханием ели наблюдалась и в Смоленской обл.: в 1999 г. зарегистрировано очагов на площади 62 га, в 2004 г. – 3258, 2005 г. – 3118 га (на территории 22 лесхозов, т.е. практически повсеместно). На 2006 г. прогнозировался рост очагов короеда-типографа до 1.0 тыс. га, но, на наш взгляд, это было нереально.

В Калужской обл., по данным проводимого Центром защиты леса лесопатологического мониторинга, состояние еловых насаждений ухудшалось с 1999 г. под влиянием различных неблагоприятных экологических факторов, в том числе корневых и комлевых гнилей (Ко-

тов, 2001). К 2001 г. усыхание ельников в области зарегистрировано на площади более 3.9 тыс. га, что составило 10% ельников старше 60 лет. Резкий рост площади очагов пришелся на 2000 г.: по сравнению с предыдущим годом – в 4.6 раза. В большей степени усыханию подверглись ельники, произрастающие на хорошо дренированных почвах, сформированных маломощными песками и супесями. Заселённость деревьев ели ксилофагами составила 4...28%. Плотность поселения короеда-типографа равнялась 1.1 семьи на 1 дм², продукция – 20.7 шт. на 1 дм², энергия размножения – 9.1.

В 2002 г. в Калужской обл. размножение короеда-типографа охватило площадь более 7.9 тыс. га, или 15% площади ельников старше 60 лет. Их заселённость типографом варьировала от 10 до 33% при плотности поселения, равной 1.6 семьи на 1 дм², продукции – 10.2 шт./дм², энергии размножения – 16.3.

Очаги короеда-типографа в Калужской обл. были отмечены в 17 лесхозах, т.е. практически повсеместно. В результате комплекса принятых санитарно-оздоровительных мер (и, очевидно, влияния природных факторов) в 2003 г. площадь очагов сократилась до 790 га, в 2004 г. она составляла 55, 2005 г. – 672 га. Это фактически соответствовало фазе затухания очагов размножения короеда.

В Тверской обл., по данным наших мониторинговых наблюдений в Селигерском лесхозе, в 1997–1999 гг. популяция короеда-типографа находилась в состоянии глубокой депрессии. В ельниках всех возрастных групп свежезаселённые растущие или буреломные деревья, выполняющие роль резерваций, были редки. Однако повсеместно отмечалась общая значительная ослабленность приспевающих и спелых древостоев, о чем свидетельствовало значительное количество (18.3...63.8%) сильно ослабленных елей, часто поражённых корневыми и напёнными гнилями; в результате средняя категория состояния ельников колебалась ежегодно в пределах 2.04...2.70. Это свидетельствовало о предрасположенности таких насаждений к ветровым повреждениям и низкой устойчивости к дефициту влаги и нападению стволовых вредителей.

Сведения об усыхании еловых насаждений в отдельных лесхозах Тверской обл. (примыкающих к Московской обл.) начали поступать в 2001 г.: к концу года площадь очагов усыхания составила 430 га (Федотов, Каупуш, 2001). К этому же сроку нами отмечено заселение короедом-типографом ветровальных (1999 г.) и растущих ельников в Селигерском лесхозе – от 3.7 до 31%. Отлов жуков на феромонные ловушки в том же лесхозе был на низком уровне (1-я генерация – до 14 шт. на ловушку, 2-я – до 263 шт.).

Лето 2001 г. было теплее обычного. Средняя температура воздуха в июне превысила многолетнюю норму на 0.9 °С, в июле – на 4.7°С, в августе – на 0.8 °С. Осадков в июне выпало 89% от нормы, в июле – 113%, в августе – 54%. Это привело к частичной реализации 2-го поколения короеда.

По области начали выявлять многочисленные очаги усыхания ели: уже в мае в 27 лесхозах из 30 общая площадь очагов достигла 8166.8 га, в том числе с сильной степенью поражения насаждений – 906.9 га, средней – 1831.5, слабой и единичной – 5428.4 га.

Наиболее значительно были поражены ельники Тверского лесхоза, где общая заселённость короедом составила 40...55%, в том числе жуками 1-й генерации – 25...42%, 2-й – 10...15%. Энергия размножения короеда была невысокой – от 1.2 до 3.5, но общий высокий запас жуков создавал значительную угрозу, хотя задержка в развитии потомства (холодная погода в мае) предполагала частичную его гибель от вымерзания; кроме того, уже наблюдалась высокая активность различных энтомофагов.

Несмотря на проведение санитарных рубок, в конце 2001 г. площадь очагов короеда-типографа составляла более 4.9 тыс. га.

В 2002 г. заселённость ельников короедом составила 0...19.2%. Энергия размножения короеда варьировала в пределах от 0.3 до 3.3 – у 1-го поколения, от 1.8 до 3.0 – у 2-го. Задержка в развитии потомства (экстремальная погодная ситуация – майское похолодание, высокий перегрев и иссушение коры в августе) привела к крайне слабой его подготовке к зимовке, что угрожало гибелью значительной части популяции короеда-типографа. Площадь очагов его размножения составила 4236 га, но они явно вступили в фазу кризиса. Это выразилось в крайне неравномерном и в целом невысоком отлове жуков феромонными ловушками: от 550 шт. до 2.5 тыс. шт. на ловушку.

Погода в вегетационный период 2003 г. характеризовалась резкими колебаниями тепла и влаги: в мае аномально тепло, в июне очень холодно (на 4 °С ниже нормы), в июле необычайно жарко – в течение 25 дней температура днем составляла 30...33 °С (что на 2...3° выше нормы), почти весь август был холодный с обильными осадками (в 1.5...2.5 раза выше нормы).

Очаги размножения короеда-типографа в этот период можно было считать затухшими – заселённые вредителем ели были единичны или их количество не превышало 3%.

Активным оказалось лишь 1-е поколение короеда, его энергия размножения равнялась 1.1. Сестринское поколение было немно-

численным, 2-е поколение типографа часто отсутствовало. Отлов жуков феромонными ловушками составил от 5 до 3600 шт.

В 2004 г. в Тверской обл. наблюдалась явная депрессия в размножении короеда-типографа: средний отлов жуков составил от 14 до 987 шт. на ловушку, максимальный – 2887 шт.

Из-за изобилия осадков в 2004 г. влажность луба заселённых деревьев была высокой; это заселение было сугубо локальным – на единичных растущих и ветровальных деревьях. Усохшие ельники отмечены на площади 1067 га.

2005 г. характеризовался отсутствием действующих очагов размножения короеда-типографа, но площадь расстроенных вредителем ельников была еще значительна – 592 га.

Сходная ситуация в ельниках Тверской обл. наблюдалась и в 2006 г.

В Московской обл. усыхание ельников было наиболее значительным. Факторы, способствовавшие этому усыханию, и особенности данного стихийного явления описаны в литературе (Кобельков, 2001; Липаткин, Мозолевская, 2001; Мозолевская, Липаткин, 2003). Описание вспышки в кратком изложении, дополненном материалами собственных детальных мониторинговых наблюдений в Сергиево-Посадском лесхозе, приводится ниже.

Толчком к размножению короеда-типографа явились массовые повреждения ельников ураганными ветрами в июне 1998 г., приведшими к появлению ветровальных деревьев в количестве от 10 до 30%. Особенно пострадали Дмитровский, Верхнерузский, Клинский, Солнечногорский лесхозы, где еловые насаждения были наиболее распространены, причем насаждения отличались высоким возрастом (до 100 лет и старше) и высокой степенью поражения корневыми и напёнными гнилями. Именно здесь в 1999 г. сформировались наиболее серьёзные очаги массового размножения короеда-типографа, который уже в следующем году стал в массе заселять и приводить к гибели растущие деревья ели (рис. 14).

Площадь очагов стволовых вредителей, среди которых доминировал короед-типограф, в области стремительно нарастала, что характеризуют следующие данные о гибели лесов по этой причине:

1998 г.	1999 г.	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.
44 га	291 га	5176 га	6465 га	4890 га	4488 га

Снижению устойчивости ели к нападению короеда-типографа и её усыханию содействовали неблагоприятные погодные условия в течение ряда лет, особенно в 1999 г.: среднемесячные температуры воздуха в апреле, июне, июле были выше многолетних значений в

1.21...1.76 раза, количество осадков в апреле–июле и сентябре составило всего 0.51...0.86 от многолетних значений, ГТК за апрель–август равнялся 1.10.



Рис. 14. Массовое усыхание ельников в очагах размножения короеда-типографа в Центральном регионе России в 2000 г.

В Московской обл. в результате ограничения или отсутствия лесопользования в лесах особых категорий защитности накопилось значительное количество спелых и перестойных ельников (240 тыс. га), которые и подверглись наибольшему повреждению ветром, ослаблению засухами, нападению стволовых вредителей и усыханию.

В Сергиево-Посадском лесхозе массовых ветровалов не было, общая площадь чистых ельников сравнительно невелика. Но уже в 2000 г. выявлено 57 га очагов короеда-типографа, причем в этих очагах свежего сухостоя (заселения текущего года) насчитывалось до 52%, а старого – до 21%.

Очаги усыхания ели были приурочены к ельникам сложной группы типов С₂; почвы суглинистые или песчаные (суборь). Усыханию ели содействовали ранее проведенные выборочные санитарные рубки и проходные с трелёвочными волоками.

Характерно, что в Сергиево-Посадском лесхозе еловые культуры в возрасте до 40...50 лет ни в тот год, ни в последующем существенно не пострадали.

Детальные наблюдения за развитием короеда-типографа показали, что в 2000 г. на территории Сергиево-Посадского лесхоза на зимовку ушли молодые жуки 1-й генерации, вполне зрелые; потомство частичной 2-й генерации (20...50% популяции) не завершило своего развития к зимовке и должно было вымерзнуть.

В 2001 г., несмотря на в целом не очень благоприятную погоду, короед-типограф проявил высокую активность, особенно в период весеннего лёта жуков 1-й и сестринской генераций. Суммарный отлов типографа феромонными ловушками варьировал от 5981 до 11 474 жука на ловушку. Вторая генерация была частичная (1/3...1/2 часть популяции). До стадии молодого жука развилось лишь от 70 до 10% потомства, что вновь грозило им вымерзанием. Но очаги еще не вышли из 2-й фазы массового размножения, фазы собственно вспышки.

2002 г. характеризовался крайне неустойчивой погодой: май холодный, очень жаркие июль и август, весь период очень сухой, что привело к массовым пожарам в лесах. Эта же экстремальная ситуация неблагоприятно сказалась на развитии потомства короеда-типографа – из-за иссушения и перегрева луба на стволах елей.

Плотность поселения жуков была низкой: 1...3 семьи/дм² у 1-й генерации; 1.0...1.6 – у 2-й. Продукция была равна 6.4...27.0 (1-я генерация) и 8.4...15.7 шт./дм² (2-я); энергия размножения – 1.1...6.6 (1-я генерация) и 1.6...3.9 (2-я). К зимовке незрелыми были 45% жуков типографа 2-й генерации. И хотя кормовая база типографа еще не была исчерпана, свежая заселённость им насаждений резко снизилась, не превысив 3.8%. Очаги вступили в фазу кризиса.

В 2003 г. у короеда-типографа отмечено лишь одно поколение (+сестринское). Суммарный отлов жуков составил в среднем на ловушку 3656 шт. (927...6268). Сильное переувлажнение луба заселённых деревьев из-за изобилия осадков в августе привело к снижению выживаемости потомства ($s=1.1$). Дятлы расклевали от 10 до 40% коры заселённых короедом деревьев. Повысилась активность других энтомофагов.

Отпад деревьев ели от короеда наблюдался лишь местами – 1.1...2.0%. Очаги можно было считать затухшими, но актуальной осталась задача ликвидации последствий усыхания ели в виде многочисленных расстроенных участков леса.

В 2004 г. и в последующие годы свежего усыхания ели в лесхозе почти не наблюдалось, отлов жуков в среднем составлял от 0.3 до 1.0 тыс. шт.

В целом к осени 2001 г. в Центральном регионе России, по данным Российского центра лесозащиты, площадь очагов усыхания ели от ко-

роеда-типографа составляла более 15 тыс. га, в том числе в Московской обл. – более 6 тыс. га, Смоленской – более 2.7, Калужской – более 4.9, Тверской – более 4 тыс. га. Кроме того, в прилегающих к ним областях (Владимирской, Рязанской, Ярославской, Тульской, Новгородской и др.) было отмечено усыхание ели, но на менее значительных площадях. Зона усыхания ели этого периода показана на рис. 15.

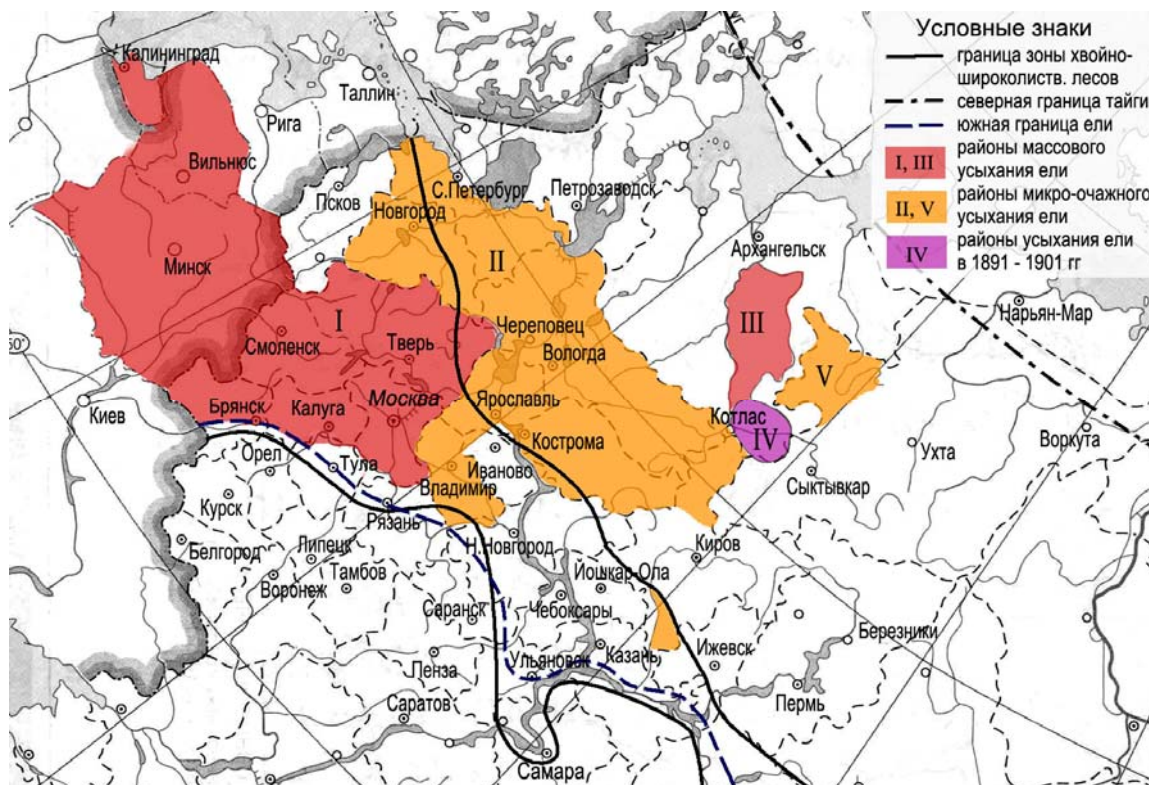


Рис. 15. Схематическое расположение районов, где зарегистрировано усыхание ели от засух в 1993-2005 гг.

В действительности масштабы усыхания ели ещё больше. Так, по данным ФГУ «Рослесозащита», только в Московской обл. к концу 2002 г. с начала вспышки (1999 г.) погибло ельников на площади более 20 тыс. га. Но остались неучтёнными погибшие леса других ведомств – сельские, городские, военные и др.

Несмотря на территориальную разобщённость очаги короеда-типографа во всем Центральном регионе развивались достаточно синхронно: 1999 г. – начальная фаза, 2000–2001 гг. – фаза собственно вспышки, 2002–2003 гг. – фаза кризиса, после чего началась депрессивная фаза динамики численности типографа, продолжающаяся до сего времени. Однако в отдельных районах на локальных участках не исключалась определенная активизация вредителя, особенно в местах рубки леса, пожаров и т.п.

При ведении феромонного надзора в Сергиево-Посадском лесхозе выявился интересный факт: в фазе собственно вспышки – 2001 г. – соотношение между первым + сестринским и вторым поколениями было равно 0.67:0.33; в фазе кризиса, на следующий год – 0.90:0.10; в 2003 г. – 0.95:0.05; в 2004 г. – 0.998:0.002. Это свидетельствует о решающей роли второго поколения короеда в заселении еловых деревьев. В связи с этим такое соотношение может быть использовано в качестве дополнительного показателя для оценки угрозы ельникам при надзоре за вредителем (конечно, также с учетом его абсолютной численности и других показателей размножения).

3.1.5. Усыхание ельников в таёжной зоне европейской части России

В 2003–2004 гг. стало известно о крупномасштабном массовом усыхании ельников в таёжной зоне, особенно в междуречье Северной Двины и Пинеги в Архангельской обл.

В 2004 г. лесопатологическая экспедиция ФГУ «Рослесозащита» провела обследование части лесов Березниковского и Верхнетоемского лесхозов, расположенных в среднетаёжной зоне.

Обследованные ельники – это нетронутые рубками леса (массив около 400 тыс. га) и примыкающие к ним вырубki последних лет, недорубы, не полностью освоенные лесосеки и т.п. Ельники чистые и в смеси с лиственными и сосной, перестойные (старше 160 лет – около 77%), средняя полнота – 0.61, черничная группа типов – 66%. На обследованной площади (1.0 млн га) выявлено 56.3 тыс. га ослабленных ельников с текущим отпадом 3.6%, сильно ослабленных (текущий отпад – 18.2%) – 96.7 тыс. га, усыхающих и погибших (отпад 41.7%) – 145.0 тыс. га, или 48.7%. Средняя категория состояния этих насаждений была равна соответственно 2.23; 3.03 и 4.06 ед. Все это свидетельствовало о катастрофических масштабах усыхания ели в регионе.

С увеличением доли ели в составе древостоев, а также с возрастом их состояние заметно ухудшалось. В наибольшей степени пострадали ельники в возрасте 180 лет и старше.

Начало усыханию, по мнению обследователей, положило необычайно жаркое и засушливое лето 1997 г., что подтверждено данными о снижении после этого года прироста ели по диаметру и высоте.

Дополнительным толчком к процессу усыхания явился массовый снеголом ели зимой 2001/2002 гг. (до 30% деревьев), что способствовало размножению стволовых вредителей. Содействовал их размножению также жаркий и сухой июль 2004 г.

Процесс усыхания принял всеобщий характер, не зависящий от местоположения участков с елью и рельефа местности. Характер усыхания ели – от куртинного до куртинно-диффузного.

Рубки главного пользования усиливали процесс ослабления и усыхания ели. Особое значение имела поражённость ельников гнилями – еловой губкой, корневой губкой и опёнком. Из стволовых вредителей особую роль играли короед-типограф (встречаемость 98%) и чёрные еловые усачи рода *Monochamus* (43%). Заселение ели вредителями протекало преимущественно по стволловому типу. Значительное число свежезаселённых деревьев в текущем отпаде свидетельствовало об активной фазе развития очагов размножения короеда-типографа и сопутствующих ему усачей.

В 2004 г. короед-типограф дал 2 поколения за сезон, плотность его поселения составила 3.3 семьи/дм², продукция – 32.3 шт./дм², энергия размножения – 3.2.

Повторное экспедиционное обследование усыхающих ельников в Архангельской обл., проведенное в 2005 г. на общей площади 1.5 млн га, выявило на территории 5 лесхозов 1.653 тыс. га еловых насаждений с повышенным отпадом, в том числе усыхающих и погибших – 1252 тыс. га.

Текущий отпад в насаждениях разной степени распада варьировал в пределах 12.6...85.0%, что свидетельствовало об исключительной вспышке размножения короеда. В качестве причин усыхания, в основном, названы те же, что и вышеуказанные, а также повторный снеголом зимой 2002/2003 гг. Короед-типограф и в 2005 г. успешно размножился, дав 2 поколения, но показатели размножения несколько снизились: плотность поселения – 1.1 семьи/дм², продукция – 9.1 шт./дм², энергия размножения – 2.7.

Два из обследованных лесхоза – Карпогорский и Сурский – расположены в подзоне северной тайги. Массовая гибель ели была отмечена также в соседних лесхозах, расположенных в этой же зоне.

В отчёте экспедиции указывается, что усыхание лесов севера отмечалось в середине XVIII ст. Ф.Г. Фокелем, а во второй половине XIX и начале XX в. сообщалось об усыхании старых еловых лесов уже конкретно на территории Березниковского лесхоза.

Действительно, о массовом усыхании Задвинских ельников, расположенных в Сольвычегодском уезде Вологодской губ. и Шенкурском уезде Архангельской губ. (ныне это Архангельская обл.) сообщал Н. Кузнецов (1912). Автор сообщения считал причину усыхания сложной и неизученной, хотя приводил мнение о том, что причиной усы-

хания является засушливость последних лет, добавляя, что метеоусловия остались не учтёнными. Усыхание носило явно выраженный групповой и куртинный характер в типах леса еловый бор и долгомошник в возрасте 200 лет и старше. Значительное количество сухостоя отмечено в начале 90-х годов XIX в., в 1901 г. усыхание прекратилось.

А. Д. Маслов (1972), приводя свидетельство Н. Кузнецова, считал, что данный случай следует оценивать осторожно, но вышеприведенный материал эту осторожность опровергает. Тем более, что им же приводится информация Ф. З. Батталова (1968) о том, что период с 1891 по 1897 гг. на юге Архангельской обл. был маловодным. В «Справочнике по водным ресурсам СССР» (1934) указано, что в бассейне р. Сухоны сухими периодами были 1884–1886 гг. (недобор осадков 6...13%), 1889–1892 гг. (недобор осадков 9...17%), 1895–1898 гг. (недобор осадков 3...26%). Это не могло не сказаться отрицательно на состоянии ели в верховьях и среднем течении р. Сев. Двина.

Об усыхании старых еловых лесов во второй половине XIX в. и начале XX в., со ссылкой на различные источники, сообщал также О. А. Неволин с соавторами (2005). Указывая на гибель высоковозрастных ельников на водоразделе рек Сев. Двина и Пинега, авторы подчеркивают, что это проблема более чем вековой истории. В различные периоды XX в. еловые леса также гибли, но решающая роль при этом принадлежала, как и ранее, выборочным рубкам, точнее – прискосовым на пиловочник. Это особенно характерно для ельников в возрасте 150...160 лет, и губительно – для более чем 200-летних. Ветер, грибные поражения, стволовые вредители – основные непосредственные причины гибели ели. Опасен также распад стен леса при сплошных рубках. На рубеже XX и XXI в. процесс усыхания зашёл очень далеко. Этому предшествовало сокращение площадей спелых и накопление высоковозрастных ельников, особенно в междуречье рек Пинеги и Сев. Двина.

По мнению названных авторов, основные причины последней катастрофы – высокий возраст ельников и неблагоприятные климатические факторы. Значима также роль рубок леса, в том числе сплошных концентрированных, изменяющих гидрологический режим. Авторы считают, что усыхание приняло характер стихийного бедствия. Распад высокополнотных ельников запрограммирован самой природой. Это процесс многовековой и направлен на смену поколений ели.

По мнению В. Ф. Цветкова (2005), в междуречье Сев. Двины и Пинеги с начала столетия формировался беспрецедентный по масштабам очаг усыхания коренных старовозрастных ельников. Это сис-

темы типично климаксового состояния. С учетом масштабов явление имеет катастрофический и исключительный характер.

Отпад ели происходит, прежде всего, за счет бурелома (снеголома) и ветровала. Наряду со старыми деревьями усыхают и деревья последующих поколений. Массив ельников в междуречье – это старовозрастные ельники-черничники свежие (60%), состав 9Е1Б, среднеполнотные, отчетливо разновозрастные: глубоко перестойные (220...260 лет и старше), спелые и слабо перестойные (140...180 лет), приспевающие (90...120 лет). Соотношение между поколениями – 0.2:0.3:0.4. Им свойственна высокая подверженность снеголому и снеговалу, что и подтвердилось зимой 2001/2002 гг., когда на многих тысячах гектаров оказалось сломано от 20...30 до 50% деревьев. Более всего пострадало среднее поколение с обильным урожаем шишек.

В июле и сентябре 2006 г. Н. И. Лямцев провёл выборочное обследование усыхающих ельников в междуречье Северной Двины и Пинеги – в подзоне северной тайги. По его данным, усыхание еловых древостоев и очаги короеда-типографа в междуречье Северной Двины и Пинеги были официально зарегистрированы ещё в 2002 г., когда в ряде лесхозов при текущих лесопатологических обследованиях отмечены куртинные, до 10 деревьев, и единичные повреждения растущих деревьев и ветровала короедом-типографом, чёрными еловыми усачами, полосатым древесинником. Массовое повреждение короедом-типографом и гибель перестойных ельников выявлены в Березниковском лесхозе на площади 250 га.

В 2006 г. в Холмогорском лесхозе в 120...140-летних еловых насаждениях был отмечен повышенный текущий отпад. Преобладал групповой (по 3...10 деревьев) характер усыхания ели. Куртины усыхающих и сухих деревьев от 30 до 50 шт. встречались значительно реже. В них насчитывалось свежего сухостоя – 20%, старого сухостоя – 5%, усыхающих елей – 5%. Такой характер усыхания насаждений свидетельствовал о продолжении патологического процесса.

Наиболее неудовлетворительным является состояние ельников в местах полосных рубок. В межполосных пространствах происходит интенсивное куртинное усыхание ели (60% свежего и 5% старого сухостоя) и образование очагов стволовых вредителей с преобладанием короеда-типографа. Это свидетельствует о негативном влиянии на состояние древостоев антропогенных факторов.

В старовозрастных еловых насаждениях, расположенных на водоразделе рек Пинега и Вашка, ослабленные, усыхающие и погибшие древостои представлены наиболее значительно. Они характеризуются

повышенной захламлённостью, текущий отпад в них колеблется от 25 до 75%.

Особенно сильно усыхают насаждения, примыкающие к свежим вырубкам, оставленные на срок примыкания лесосек, семенные куртины, защитные полосы вдоль рек, а также участки вокруг бурелома (ветровала). Преобладают куртины свежего и старого сухостоя, усыхающих деревьев (от 30 до 80 шт.) площадью от 0.1 до 0.25 га.

При сплошной рубке используют сортиментные технологии и лесозаготовительные комплексы, работающие круглогодично. В результате на вырубках меняется влажность, ветровой и водный режимы, нарушается почвенный покров. Это провоцирует ослабление прилегающего леса, а оставленная древесина способствует росту численности короеда-типографа, образованию его очагов и усилению усыхания. По официальным данным, в 2001 и 2002 гг. неудовлетворительная очистка лесосек была отмечена на площади 1950 и 1333 га, брошено древесины у пня 66.6 и 41.4 тыс. м³ соответственно.

В период обследования (середина июля) большая часть заготовленной древесины оставалась в штабелях и интенсивно заселялась большим и малым чёрными еловыми усами.

По мнению Н. И. Лямцева, причиной ослабления и усыхания еловых насаждений таёжной зоны следует считать комплекс неблагоприятных факторов, который включает в себя высокий возраст насаждений, погодные условия, неблагоприятно влияющие на гидрологический режим, антропогенные факторы, а также стволовые вредители и болезни леса, распространение которых негативно сказывается на состоянии спелых и перестойных древостоев.

Состояние ели тесно связано с её возрастной динамикой. С возрастом ель становится менее устойчивой к изменению внешних условий, а также к болезням и вредителям. Кроме того, ель отличается низкой устойчивостью к обезвоживанию. Поверхностная корневая система делает её очень зависимой от влажности почвы. Начало процесса ослабления ельников связано с необычайно жарким и засушливым летом 1997 г. Последующие годы также были засушливые: данные о количестве осадков за 1995–2005 гг. приведены на рис. 16.

Август 2003 г. на территории России оказался одним из самых жарких за последние 100 лет. На европейской территории очаг тепла сформировался в северо-восточных областях. В Республике Коми, Ненецком автономном округе среднемесячная температура воздуха превышала норму на 4...5 °С.

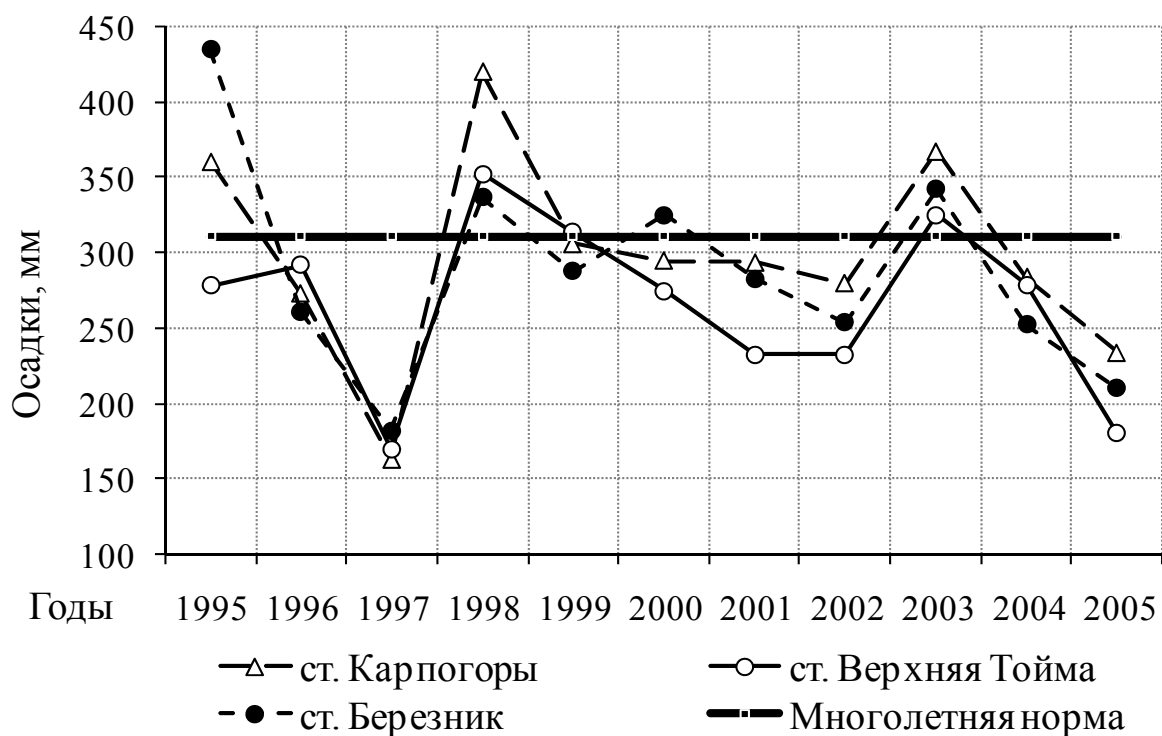


Рис. 16. Количество осадков (мм) в зоне усыхания ельников Архангельской обл. в вегетационные периоды 1995-2005 гг. (данные Н.И. Лямцева)

В 2004 г. особенно жарким и засушливым был июль. При этом наблюдалось значительное понижение уровня воды в реках. Процесс усыхания еловых древостоев отличался высокой интенсивностью.

Лето 2005 г. на севере европейской части было одним из самых тёплых за весь период наблюдений: летняя температура была выше средней многолетней; в июле осадков выпало гораздо меньше месячной нормы, в августе антициклон обусловил очень сухую и жаркую погоду, а осадков выпало 8...30% месячной нормы.

Сильный снеголом деревьев зимой 2001/2002 гг. и 2002/2003 гг. также негативно повлиял на санитарное состояние еловых древостоев. Перестойные деревья, поражённые стволовыми гнилями, составляют большую часть деревьев со сломанными стволами, число которых по участкам колеблется от 15 до 70%. Наряду с ослаблением ельников от засухи, снеголомы значительно ухудшили их состояние и способствовали развитию очагов массового размножения стволовых вредителей.

В октябре 2007 г. в Архангельске была проведена конференция по проблеме усыхания ельников; материалы конференции опубликованы в сборнике «Усыхающие ельники Архангельской области, проблемы и пути их решения» (Архангельск, 2007). Содержание выступлений участников конференции, в основном, соответствует изложен-

ным выше материалам; рекомендуемые мероприятия рассмотрены ниже в разделе 5.

В июне 2008 г. в зоне усыхания ельников в Архангельской обл. свежееусыхающие деревья стали единичны. Это соответствует данным Архангельского центра защиты леса, которые подтверждены результатами проводимого им феромонного надзора за короедом-типографом: на двух участках надзора отловлено в среднем на ловушку соответственно 1427 и 1162 жука, что говорит о низкой численности вредителя.

В 2005 г. экспедиции ФГУ «Рослесозащита» провели обследование части лесов Республики Коми, Вологодской, Ленинградской, Костромской и Кировской обл. Результаты обследования свидетельствуют о том, что повсеместно в таёжной зоне в этот период имелись еловые насаждения неудовлетворительного состояния, в том числе с наличием 20...50% сухостоя, половина которого образовалась в год обследования.

В качестве причин усыхания ели названы концентрированные рубки, изменившие сток малых рек и ручьев, а также заболачивание, т.е. нарушение гидрологического режима. Из дополнительных причин следует отметить погодные аномалии последних лет, грибные болезни, бактериоз и стволовых вредителей.

Короед-типограф отмечен повсеместно, но показатели его размножения большей частью низкие: плотность поселения – 1.05 семьи/дм², продукция – 3.83 шт./дм², энергия размножения – 1.20. Отмечено обилие паразитов. Всё это характерно для уже затухающих очагов.

В обычные годы, по свидетельству Б. Н. Огибина (1989), в Архангельской обл. текущий отпад ели равен 0.2...1.4%; численность короеда-типографа – 0.03...5.2 тыс. шт./га, малого чёрного усача – до 0.22 тыс. шт./га; энергия размножения короеда-типографа – около 1.0.

Сходный характер усыхания ели в Удорском лесхозе Республики Коми в верховьях р. Мезень, в не тронутых рубками естественных лесах, ещё в 1987–1989 гг. установила наша исследовательская группа (А. Д. Маслов, ВНИИЛМ; Б.Н. Огибин, АИЛИЛХ; Б. А. Ковалев, Минлесхоз республики; Г. Цанков, Ин-т леса Болгарии) С вертолёта в таёжном массиве микроочаги усыхания ели были видны повсеместно, но лишь в виде группового, реже куртинного сухостоя. При наземном обследовании и на заложенных постоянных пробных площадях в ельниках зеленомошного типа, V класса бонитета, полнотой 0.6, в возрасте 130...140 лет, текущий отпад ели был единичен и не весь заселён стволовыми вредителями. В связи с гнилевыми поражениями ели повсеместно накапливался валежник, но свежий был единичен.

Иная ситуация наблюдалась в припойменной зоне р. Мезень на повышенном берегу. Ель здесь III класса бонитета, полнотой 0.7, возраст – 150 лет, тип леса – ельники-черничники. На пробной площади, заложенной в этих условиях, суммарный текущий отпад, заселённый короедом-типографом, в 1987 г. был равен 8.3%, на следующий год – 2.9%, еще через год – 0.7%. Старый сухостой накапливался до 17.1...20.8%.

Показатели размножения короеда-типографа: плотность поселения – 2.1 семьи/дм², продукция – 5.6 шт./дм², энергия размножения – 1.0. Паразитировано – 30%, уничтожено птицами – 10%. Запас жуков на дерево – 6 тыс. шт., на крупном ветровале ели – до 20 тыс.шт.

Таким образом, в данных условиях факторы, сдерживающие размножение короеда, достаточно сильны. Структура ельника иная – это разновозрастный древостой. Смена поколений ели происходит постепенно, хотя в отдельные годы и периоды возможна активизация этого процесса.

Из всего представленного по таёжной зоне материала становится очевидно, что масштабы усыхания ели позволяют отнести данные очаги к категории пандемических. В отличие от зоны хвойно-широколиственных лесов, где усыхание ельников наблюдается с интервалом 20...25 лет, в таёжной зоне подобные процессы возможны с периодичностью примерно 100 лет: выше сказано, что это наблюдалось в XVIII в., на рубеже XIX и XX вв. и в начале XXI в.

Объясняется это не только иной структурой еловых лесов в таёжной зоне (преимущественно разновозрастных, южнее они относительно одновозрастные), но и тем, что сильные засухи и тем более засушливые периоды здесь редки. Но в обоих случаях – это природный процесс смены поколений ели.

В остальном процессы усыхания еловых лесов в таёжной зоне и зоне хвойно-широколиственных лесов схожи. Со временем происходит старение ельников, прогрессирует их заражённость гнилевыми болезнями, что снижает их устойчивость к ветровым нагрузкам. Затем в результате массового ветровала (или, как было на севере – массового снеголома) и наступления сильной засухи или даже засушливого периода снижается общая устойчивость ельников, особенно к размножившемуся на ветровале короеду-типографу и другим стволовым вредителям (засуха, кроме того, способствует появлению и успешному развитию у короеда второго и сестринских поколений). Истощение кормового материала на ветровальном лесе побуждает короеда в массе нападать на растущую ослабленную гнилями и недостатком влаги ель, что и приводит в конечном итоге к её гибели.

Массовое размножение короеда-типографа и сопутствовавших ему других видов стволовых вредителей в таёжной зоне также протекало по типу вспышки. Об этом свидетельствует следующая реконструкция фактических данных:

1997 и последующие годы	Сильно засушливый период;	
2001/2002 гг. и 2002/2003 гг.	Массовые снеголомы	
2002 г.	Куртины и единичные усохшие ели, местами очаги усыхания	Начальная фаза вспышки
2003 г.	Рост численности типографа и отпада ели	Продолжение начальной фазы
2004 г.	Два поколения у короеда-типографа: $b=3.3$; $p=32.3$; $c=3.2$; текущий отпад ели – 3.6...41.7%;	Фаза собственно вспышки
2005 г.	Два поколения у короеда-типографа: $b=1.1$; $p=9.1$; $c=2.7$; текущий отпад ели – 12.6...85.0%	2-й год фазы вспышки
2006 г.	Усыхание ели групповое, реже куртинное, местами отпад 25...75%	Начало фазы кризиса
2007 г.	Текущий отпад ели единичный	Продолжение фазы кризиса
2008 г.	Феромонный надзор: в среднем на ловушку 1.1...1.4 тыс. жуков	Фаза депрессии очагов

3.2. Массовые усыхания еловых насаждений в Западной Европе

В Западной Европе массовые усыхания еловых насаждений систематически наблюдаются во всех странах, где распространена ель обыкновенная. Масштабы гибели ельников при этом бывают очень значительны. Так, в Швеции считается, что массовые размножения короеда-типографа носят периодический характер. Одно из последних наиболее значительных поражений еловых лесов наблюдалось в 1971–1982 гг. Оно началось после сильных повреждений лесов ураганными ветрами в 1969 г., когда было повреждено 36 млн м³ леса. Разработка поражённого ураганом леса затянулась. Размножившийся на нём короед-типограф уже в 1971 г. напал на растущие ели. Развитию очагов короеда способствовали засухи 1969, 1975 и 1976 гг. В ре-

зультате дополнительно погибло около 2 млн м³ елового леса (Skogsinsekter, 1985; Маслов, Озолс, 1987). Массовое размножение короеда-типографа в северо-западной Германии в 1946–1953 гг. описывали как короедную эпидемию (Schwerdtfeger, 1955), причём ель погибала от короеда в возрасте 60...80 лет.

Как видим, эти усыхания ели всегда были связаны с массовыми размножениями короеда-типографа, которые, в свою очередь, как правило, были обусловлены сильными повреждениями лесов ураганными ветрами. В засушливые годы или периоды после массовых буреломов размножение короеда-типографа было особенно значительным. И наоборот, если после повреждений ельников ветром следовало холодное лето, вспышка массового размножения короеда не наступала.

Подробная хроника массовых размножений короеда-типографа в странах Западной Европы, начиная с 1473 г., составлена V. Skuhravý (2002). Для второй половины XX в. она опубликована на русском языке (Скугравы, 2004). В этих хрониках приведены многочисленные примеры того, как короед-типограф опустошал еловые леса в Швеции, Норвегии, Германии, Австрии, Швейцарии, Польше, Франции и ряде других стран, где ель произрастает в естественных насаждениях либо культурах.

Очаги размножения короеда-типографа занимали десятки, сотни и тысячи гектаров, а древесина поврежденных им ельников исчислялась сотнями тысяч и миллионами кубометров. Повреждённая ель обычно имела возраст от 70 до 120 лет и старше (в различных условиях); отмечена роль в гибели ели патогенных грибов – опёнка и корневой губки. Как и на Русской равнине, гибель ельников определяется появлением второго и сестринского поколений типографа, наблюдающихся в засушливые годы.

Таким образом, с определенными отличиями, обусловленными часто иными условиями произрастания ельников, а также ведением хозяйства в них, усыхание в результате массового размножения короеда-типографа характерно для всей Европы в ареале распространения этих насаждений.

3.3. Зонирование европейской части России по усыханию ельников

Районирование лесов СССР по зонам массовых размножений стволовых вредителей было выполнено ранее (Маслов, 1971). В результате анализа вышеприведенной хроники усыхания ельников за 100-летний период до 1972 г. и других литературных и собственных

материалов в ареале произрастания ели на европейской части России было выделено 2 зоны: 1) зона хвойно-широколиственных, или смешанных лесов, она названа зоной постоянных локальных размножений стволовых вредителей хвойных пород, в том числе ели, и в то же время – зоной пандемических размножений стволовых вредителей ели; 2) зона европейской тайги рассмотрена как зона постоянных локальных размножений стволовых вредителей хвойных пород.

При этом под локальными подразумевались очаги размножения стволовых вредителей, которые постоянно образуются и развиваются обычно независимо друг от друга на локальных территориях – пожарах, местах рубки леса и т.п. Пандемическими признаны очаги, прежде всего короеда-типографа, охватывающие, как описано выше, огромные территории и развивающиеся синхронно, даже территориально разобщенные, под влиянием причин глобального характера, к которым, прежде всего, следует отнести засуху.

Это зонирование европейской части России было предложено использовать при организации надзора за санитарным состоянием лесов и прогнозировании массовых размножений стволовых вредителей леса (Наставление, 1975; Методические рекомендации, 2006). С учетом новых данных, изложенных в разделе 3, зонирование европейской территории России в отношении очагов усыхания ельников подлежит некоторому уточнению.

На рис. 8 было показано, что практически все районы с усыханием ели за 100-летний период до 1972 г. вписались в зону хвойно-широколиственных лесов. И это естественно, так как данная природная зона исторически сложилась и функционирует, находясь под влиянием периодически повторяющихся засух, охватывающих всю зону или её значительные части – западную, центральную или восточную. Это правомерно позволило считать её зоной периодических усыханий ели от засух или зоной пандемических размножений стволовых вредителей ели, а точнее – короеда-типографа, потому что именно он главенствует в комплексе размножающихся видов стволовых вредителей и является основным виновником гибели ели в такие периоды.

Последующие наблюдения подтвердили этот вывод с той поправкой, что после засух 1972–1975 гг. районы усыхания ели снова вписались в границы зоны хвойно-широколиственных лесов, но частично также оказались расположенными в прилегающих к ней районах южной тайги (см. рис. 9).

Это объясняется распространением засухи 1972 г. на север вплоть до южной тайги (см. рис. 10 и 11). В предыдущее 100-летие некоторые районы усыхания ели также оказались за северной границей зоны хвойно-широколиственных лесов (см. рис. 8), но ведь эта граница в природе не существует в виде четко обозначенной и закреплённой на земле.

Массовое усыхание ели, охватившее в 1993–2003 гг. Калининградскую обл., Белоруссию и Центр европейской части России (рис. 15), снова практически полностью вписалось в границы зоны хвойно-широколиственных лесов. К сожалению, мы не располагаем данными об усыхании ели в эти годы в Латвии, Эстонии, Псковской, Ивановской и других областях. Имеются лишь отрывочные данные о лесопатологической ситуации в Новгородской, Ярославской и Владимирской областях. Поэтому на карте-схеме эти регионы либо показаны «белыми пятнами», либо закрашены условно.

Но это не мешает нам с полным основанием подтвердить ранее принятое решение считать зону хвойно-широколиственных лесов зоной пандемических размножений короеда-типографа и вызванных этим массовых усыханий ели в годы засух.

О санитарном состоянии лесов таёжной зоны мы можем судить по вышеприведённым материалам выборочных экспедиционных лесопатологических обследований, дополненных некоторыми нашими наблюдениями, а также ведомственными данными, далеко не полными.

Из этого мы можем заключить, что в таёжной зоне даже в годы засух сохраняется микроочажный характер усыхания ели, что можно объяснить разновозрастной структурой таёжных ельников.

При этом явно выделяются старовозрастные, но также с разновозрастной структурой, ельники междуречья Сев. Двины и Пинеги и Задвинья в целом, где трижды отмечалось массовое усыхание ели – в 2002–2006 гг., 100 лет назад, в 1891–1901 гг. и в XVIII в. Но и здесь характер усыхания насаждений отличается явно выраженным групповым, куртинным и куртинно-диффузным образованием сухостоя ели.

Следовательно, таёжную зону можно продолжать считать зоной постоянных локальных размножений стволовых вредителей и эпизодических (ориентировочно, один раз в 100 лет) активизированных засухой и другими неблагоприятными природными и антропогенными факторами крупномасштабных очагов размножения этих насекомых в старовозрастных ельниках.

3.4. Оценка факторов усыхания еловых насаждений

3.4.1. Лесоводственные факторы

В зоне хвойно-широколиственных лесов повсеместно усыханию подвергались ельники чистые или с небольшой примесью сосны, берёзы, осины, дуба и других древесных пород в возрасте от 50...60 лет и старше. Наибольшая гибель ели отмечалась в чистых 70...90-летних ельниках, возможно, это связано с их наибольшей кормовой привлекательностью для размножения короеда-типографа.

Как правило, это наиболее производительные древостои I–II классов бонитета, произрастающие на дренированных почвах – лёгких и средних суглинках, на повышенных частях рельефа или склонах бугров, холмов (на «гривах») в типах леса – ельники сложные (кисличные, зеленомошные, кислично-чернично-зеленомошные и т.п.). Ельники на более тяжёлых почвах, в условиях повышенного или частичного увлажнения (черничники, чернично-долгомошные и т.п.) усыхали во вторую очередь либо сохранялись без существенного снижения своей целостности.

Полнота усыхающих насаждений – от 0.7 и выше, т.е., как правило, это сомкнутые древостои. Полной (100%-ной) гибели насаждений практически не наблюдается. После затухания очага обычно остаются расстроенные древостои полнотой 0.2...0.4, густо зарастающие вейником и другой разнообразной травяно-кустарниковой растительностью, часто затрудняющей естественное возобновление той же ели.

Сохранившийся низкополнотный древостой обладает низкой производительностью, слабой устойчивостью к ветровым нагрузкам, отличается общей сильной ослабленностью и низким плодоношением. Насаждение полностью утрачивает свои целевые функции.

Часто массовому усыханию ели предшествует её обильное плодоношение, приводящее к появлению достаточно жизнеспособного и перспективного естественного возобновления (см. рис. 13). Сохранение этого возобновления необходимо при всех видах санитарных и иных рубок.

В таёжной зоне структура еловых лесов иная, что определяет другой характер их усыхания. Выраженная в той или иной мере разновозрастность приводит, как правило, не к сплошному, а групповому и куртинному характеру размещения отмирающих деревьев, а сам процесс усыхания принимает явно выраженный хронический характер. Это особенно выражено в северотаёжных ельниках. В зоне средней тайги, в местах сосредоточения (или накопления) старовозраст-

ных лесов в годы с недостатком влаги и избытка тепла (засухи здесь редки) может наблюдаться обострение процессов усыхания ельников.

Таких лесов в европейской части России в зоне средней и южной тайги осталось мало. Поэтому массовое усыхание ельников в междуречье Сев. Двины и Пинеги – явление, имеющее прецедент. Предыдущее, очевидно, наблюдалось 100 лет назад.

Преобладающий возраст ельников в таёжной зоне – 140...180 лет, в нетронутых хозяйственной деятельностью человека – до 280 лет. Преобладающие типы ельников – черничные и долгомошные. Преобладающая полнота – 0.6, класс бонитета – в среднем IV.7. Производительность таких ельников низкая – 140...180 м³/га.

С биогеоценотической точки зрения усыхание ельников во всех зонах – природное явление, направленное на смену поколений. Разница в том, что в зоне хвойно-широколиственных лесов – одновозрастных, это периодически (один раз в 20...25 лет, соответственно периодичности засух) принимает характер стихийного бедствия, а в зоне тайги – эпизодически (один раз в 100 лет) также может быть в виде вспышки, но обычно в виде хронического процесса: так далеко на север засухи проникают редко.

3.4.2. Погодные факторы

О погодных факторах выше многократно упоминалось. В годы нормального увлажнения и тепла ельники сохраняют свою устойчивость, короед-типограф встречается на единичных деревьях патологического отпада (единичный ветровал, бурелом, ослабленные деревья и т.п.), имея одно основное и одно сестринское поколения. Энергия размножения близка к 1.0.

В годы засухи, которая в зоне хвойно-широколиственных лесов повторяется систематически, один раз в 20...25 лет, и иногда становится затяжной, повторяясь ежегодно или через сезон, устойчивость ельников в результате недостатка влаги и активизации гнилевых болезней корней и стволов снижается. Они становятся доступными для массового размножения короеда-типографа и сопутствующих ему других видов стволовых вредителей.

Если засухе предшествует массовый или значительный ветровал и бурелом, вовремя не убранный из леса, создаются особые условия (изобилие корма) для резкого роста численности короеда-типографа. При норме, необходимой для развития одного поколения типографа и равной примерно 740 °С, в годы засухи сумма среднесуточных температур за сезон (май–август) достигает 1500 °С и более. А это приводит к полному развитию у короеда-типографа двух основных и двух-

трех сестринских поколений. Многократно размножившись на ветровале, короед-типограф в массе успешно заселяет растущую ель. Усыхание ельников принимает форму вспышки.

Исчерпание кормового ресурса, многочисленные энтомофаги и конкуренты, повышение устойчивости деревьев ограничивают размножение короеда. Но главным фактором затухания вспышки становится та же погода, но уже отличающаяся недостатком тепла и избытком влаги.

Чаще всего вспышки затухают в результате того, что спровоцированное благоприятной погодой в мае–июне второе поколение короеда из-за недостатка тепла в июле–августе не успевает завершить своё развитие и вымерзает. Два года подряд это наблюдалось во время вспышек размножения короеда – в 1976–1977 гг. и в 2002–2003 гг. Резкое снижение численности короеда приводит к затуханию вспышки.

Таким образом, погода оказывается главным фактором, регулирующим численность и массовые размножения короеда-типографа, воздействуя на него прямо и косвенно – через состояние деревьев, их поражённость гнилями и т.д.

В таёжной зоне механизм влияния погоды на вспышки размножения короеда и усыхания тот же, но с поправкой на особенности климатических условий в целом и структуру еловых лесов.

Критические показатели погоды для прогноза вспышек размножения короеда указаны выше при описании хроники усыханий ели. Они вошли в действующие руководства по надзору и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов (Наставление, 1975; Методические рекомендации, 2006), поэтому нет необходимости их повторять.

Но нужны некоторые уточнения.

Во-первых, в последние годы вспышки усыхания ели не всегда следуют за особо морозными и бесснежными зимами, что, возможно, объясняется общим потеплением климата в последнее время.

Во-вторых, для потомства короеда-типографа может оказаться неблагоприятной экстремальная жара, приводящая к перегреву и иссушению луба кормовых деревьев.

Вышеописанная хроника массовых размножений короеда-типографа и усыхания ельников в последние полтора столетия на территории Восточной Европы, возможно, имеет следующее объяснение. По данным С. М. Семёнова с соавторами (2006), по результатам «инструментальных наблюдений с 1861 г. глобальная средняя температура воздуха в приповерхностном слое атмосферы за последние 100...140 лет повысилась на 0.6 ± 0.2 °C». Кроме того, «для Северного полушария ... рост температуры в XX в. был больше, чем любое столетие по-

следнего тысячелетия, причём 1990-е годы оказались самым тёплым десятилетием, а 1998 г. – самым тёплым годом этого тысячелетия».

3.4.3. Патологические факторы

Грибные болезни. Еловые насаждения различного возраста могут поражаться значительным числом видов грибных болезней. Из них наиболее значимы, в плане возможных причин массового усыхания ельников, гнилевые болезни стволов и корневых систем.

Возбудителями гнилей стволов и корней являются, в основном, представители класса *Basidiomycetes*. Наибольшей вредоносностью из грибов, вызывающих гниль ствола ели, обладают еловый трутовик *Onnia triqueter* и еловая губка *Phellinus chrysoloma*.

Гниль комлевой части развивается в результате заражения северным трутовиком *Climacocystis (Abortiporus) borealis* и трутовиком Швейнитца *Phaeolus schweinitzii*.

Из патогенных грибов, разрушающих корни, большую опасность для ели представляют грибы порядков *Aphyllorphorales* и *Agaricales*, в том числе корневая губка *Heterobasidion annosum* и опёнок осенний *Armillaria*-комплекс. Под воздействием этих грибов механическая прочность древесины уменьшается, вследствие чего деревья легко ломаются ветром у основания ствола или вываливаются вместе с корнями (рис. 17).

Корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) относится к числу очень активных факультативных сапротрофов, может поражать все хвойные породы, в том числе ель, и многие лиственные. Этот гриб причиняет наибольший вред по сравнению с остальными грибами, способными поражать ель, заражая её корни как через поверхность пней базидиоспорами, так и через контакт корней с мицелием и конидиоспорами. В дальнейшем гриб развивается, вызывая гниль части или всего корня, а также спелой древесины ствола на высоту до 10...15 м.

Корневая губка встречается по всему ареалу произрастания ели. Очаги корневой губки обычно проявляются в ельниках в возрасте 40...60 лет. Относительными визуальными признаками болезни являются сухокронность, образование вторичной кроны, смолотечение, уменьшение прироста, а также групповой, куртинный характер отпада и вывала ели.

Особенно сильно поражаются насаждения, созданные на полях, лугах, пожарищах, а также на более влажных и плодородных местах произрастания. Корневая губка является одним из видов грибов раневого комплекса, проникающих в стволы деревьев через механические повреждения, которые появляются при рекреационном использовании леса, а также при проведении очередных рубок ухода или санитарных рубок.



Рис. 17. Ветровал ели в очаге корневой губки

В южных регионах корневая губка тяготеет к более влажным типам леса, в северных – наоборот, к более сухим и прогревающимся. Поражённость припевающих и спелых ельников корневой губкой, например на Валдайской возвышенности, составляет 40...50%, в таёжных ельниках Европейской части России – 50...60%.

Опёнок осенний (*Armillariella*-комплекс) поражает практически все древесные породы, в том числе и ель, во всех зонах растительности.

Опенок способен длительное время существовать за счет мёртвых органических остатков, развиваясь на древесине различных пород. Новые проникновения ещё больше ослабляют дерево, отмирание которого может наступить спустя много лет. Болезнь может протекать в острой форме, и тогда гибель дерева наступает через 1...3 года после заражения, иногда дополняя поражение от корневой губки. Особенно сильно поражается опёнком ель в лесах-зеленомошниках, т. е. на лёгких и средних суглинках, хорошо аэрируемых торфянистых почвах.

Еловый трутовик (*Onnia triqueter* (Lentz.: Fr.) Imaz.) – распространённый вид в еловых древостоях, преобладает в спелых и перестойных древостоях. Гриб вызывает коррозионную комлевую гниль, способную проникать в корни до 1.0...1.5 м и в ствол до высоты 3...5 м. Загнивание корней вызывает общее угнетение деревьев, их засыхание и заселение короедами, а также неустойчивость их против ветров и буреломов.

Трутовик Швейнитца (*Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.) также обуславливает куртинное расположение поражённых деревьев. Растущие деревья заражаются через поверхностные корни или при соприкосновении здоровых корней с заражёнными. О заражении деревьев этим грибом можно судить по наличию плодовых тел и по наклону деревьев, вызванному частичным отмиранием корневой системы. В стволах гниль развивается медленно (0.8...1.0 см в год), процесс заболевания обычно продолжается многие десятилетия. Деревья, повреждённые этим грибом, в спелом и перестойном возрасте становятся подверженными ветровалу, а при сильном развитии гнили в стволовой части – и ветролому. Встречаемость на живых деревьях не превышает 3%.

Северный трутовик (*Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. Et Pouz.) наиболее распространён на ели. Поражает комлевую часть деревьев, гниль заходит в корни и поднимается в ствол на высоту до 2 м. Обычен в лесах зоны тайги и смешанных лесов, особенно перестойного возраста. При высоких антропогенных нагрузках может поражать до 60% деревьев. Факультативный сапротроф.

Еловая губка (*Phelinus chrysoloma* (Fr.) Donk.) поражает чаще стволовую часть деревьев. Является обычным и широко распространённым видом в еловых лесах от подзоны южной тайги к северной тайге (рис. 18).



Рис. 18. Слом ели, поражённой еловой губкой

Большая группа дереворазрушающих грибов оказывает решающее влияние на санитарное состояние взрослых древостоев ели и снижение объёмов деловой древесины в различных типах леса.

В северной и средней тайге Русской равнины в еловых лесах возбудителями гнилей стволов и корней являются базидиальные грибы *Abortiporus borealis*, *Onnia triqueter*, *Armillaria*-комплекс.

Видовой состав грибов биотрофного комплекса южно-таёжных ельников почти не отличается от такового в еловых древостоях зоны смешанных лесов, однако в южно-таёжных ельниках чаще встречается поражение корневой губкой *Heterobasidion annosus*.

В более жёстких по условиям увлажнения еловых лесах северных областей грибы – возбудители корневых и комлевых гнилей в значительной степени заменяются грибами, вызывающими стволовые гнили. По мере продвижения от южной тайги к северной возрастает присутствие *Phellinus chrysoloma*. Этот гриб в ельниках средней и особенно северной тайги преобладает среди возбудителей, вызывающих коррозионные гнили.

В разделе 3 говорится о том, что во всех случаях массового усыхания ельников грибные поражения деревьев (напённые и корневые гнили) играли важную и даже определяющую роль в ослаблении деревьев, снижении их устойчивости к повреждениям ветром, заселении стволовыми вредителями и отмирании.

Уже по материалам первых лет наблюдений А. Д. Маслов (1973) описал особенности размножения стволовых вредителей ели в очагах корневых гнилей. Они полностью подтверждены данными последующих более чем 30-летних исследований в различных регионах европейской части России. Поражённость еловых насаждений в зоне хвойно-широколиственных лесов комплексом вышеперечисленных видов грибов, вызывающих гнили корней и комлевой части ствола, составляет, в зависимости от возраста ели и условий её произрастания, от 5...10 до 30...40% и более (рис. 19). Это также подтверждают данные, приводимые Н. И. Фёдоровым (Фёдоров, Сарнацкий, 2001).

Заражённость ельников корневой губкой и другими гнилевыми болезнями возрастает на почвах повышенной сухости и рыхлости, на возвышенных частях рельефа, в более высокопроизводительных, высокобонитетных и сомкнутых древостоях. В этих условиях засуха не только снижает влагообеспеченность ели, что отрицательно сказывается на её жизнестойкости, но и улучшает условия влаго-, воздухо- и теплообеспечения для возбудителей гнилевых болезней, которые активизируют в эти периоды свою паразитическую деятельность.



Рис.19. Массовое поражение 70-летней ели корневыми и напёнными гнилями

Особое значение, как показано выше, имеет снижение устойчивости поражённых гнилями ельников к ветровым нагрузкам. Даже единичное наличие в еловом лесу ветровала и бурелома содействует сохранению популяции короеда-типографа, других стволовых вредителей в межвспышечный период. Крупные буреломы и ветровалы за 1–2 года превращаются в очаги массового размножения этих насекомых, которые затем заселяют растущие деревья, и усыхание становится сплошным.

При отсутствии ветровальных и буреломных деревьев или их единичном количестве и в годы нормального или избыточного увлажнения в качестве резерваций для короеда-типографа служат также отдельные деревья ели или их группы, в той или иной мере поражённые гнилями, особенно в перестойном возрасте. Это обуславливает групповое усыхание ели в древостое, что особенно характерно для разновозрастных ельников таёжной зоны, особенно в средней и северной ее частях (IV и V классы бонитета). В более лучших условиях роста ели (III класс бонитета и выше) и при воздействии дополнительных отрицательных факторов групповое усыхание перерастает в куртинное, а в условиях преобладания перестойных лесов (как имеет место в междуречье Сев. Двины и Пинеги) – даже в сплошное.

Таким образом, корневые и напённые гнили в еловых лесах, наряду со стволовыми вредителями (короед-типограф и др.), являются непременными участниками сукцессионных процессов, особенно при смене поколений ели.

Ветровал, бурелом, снеголом. О роли гнилевых болезней в образовании ветровала и бурелома, а также, в свою очередь, о роли ветровала и бурелома в образовании резерваций и очагов массового размножения стволовых вредителей было сказано выше.

Следует обратить внимание на тот факт, что отмечены случаи относительно локальных массовых размножений короеда-типографа и усыханий ели, которые ограничились лишь территорией, на которой образовался ветровал и бурелом (раздел 3). На наш взгляд, это можно объяснить сугубо локальным влиянием засух тех лет. Для конкретных территорий последствия этих усыханий ели оказались губительны, однако их нельзя отнести к категории пандемических. Вероятность развития процесса усыхания ельников именно по такому сценарию следует учитывать при ведении надзора за состоянием еловых лесов.

Снеголом в лесах – достаточно обычное явление. Однако роль снеголома в усыхании перестойных ельников в междуречье Сев. Двины и Пинеги подчеркивалась в ходе всех обследований (см. раздел 3.1.5). Повышенная подверженность старых ельников снеголому (30% и более) объясняется, видимо, двумя причинами: обильным снегопадом тех лет и снижением механической прочности древесины стволов перестойных елей. В результате снеголомные деревья сыграли огромную роль в росте численности короедов и усачей, перешедших по мере их использования на растущие старовозрастные ели в условиях широкого распространения корневых и комлевых гнилей.

Стволовые вредители. В европейской части России ель подвергается заселению ряда видов стволовых вредителей, в числе которых наиболее распространёнными и хозяйственно значимыми являются короеды типограф и гравёр, малый чёрный еловый усач, еловая смолёвка. Другие виды менее значимы, хотя также широко распространены. Только короед-типограф способен в массе размножаться при описанных случаях пандемических усыханий ели, остальные виды ему, как правило, сопутствуют, и лишь иногда главенствуют при отмирании отдельных деревьев, их групп или участков ельников. О роли стволовых вредителей, сопутствующих короеду-типографу, говорится в разделе 1.6.

Бактериальная водянка. По мнению ряда авторов (сотрудников ФГУ «Рослесозащита» и др.), в усыхании ельников особая роль в их

предварительном ослаблении принадлежит бактериальной водянке. По нашему мнению, этот вопрос нуждается в более детальном исследовании.

3.4.4. Роль хозяйственной деятельности

Влияние хозяйственной деятельности на процессы усыхания еловых лесов разносторонне и противоречиво.

Одним из важнейших условий сохранения устойчивости ельников является установление оптимального возраста рубки. Завышение возраста рубки приводит к накоплению старовозрастных ельников, заражённость которых гнилевыми болезнями повышается; соответственно, снижается их устойчивость к ветровым повреждениям и заселению стволовыми вредителями.

Возраст рубки должен определяться биологической устойчивостью ели в конкретных условиях её произрастания. Так, в зоне хвойно-широколиственных лесов в ельниках сложной группы леса возраст рубки ели не должен превышать 81 год. В ельниках черничной группы, очевидно, возраст рубки может быть повышен до 100...120 лет.

В таёжной зоне (в южной или северной её части) возраст рубки может быть еще выше – до 140...160 лет. Эти наши предложения являются предварительными и нуждаются в уточнении и большем обосновании.

В зоне хвойно-широколиственных лесов, особенно в Московской обл., многие участки еловых лесов получили статус ООПТ (особо охраняемых природных территорий). Это привело к широкому распространению старовозрастных ельников и снижению их биологической устойчивости. Но и в этих ельниках должны проводиться хозяйственные мероприятия, в том числе выборочные рубки главного пользования, имеющие своей целью не только своевременное изъятие спелой древесины, но и формирование разновозрастных лесов. При этом молодое поколение ели под пологом леса должно формироваться из естественного возобновления.

Этому должно содействовать использование щадящих технологий заготовки лесоматериалов и других видов лесопользования.

При пользовании лесом в таких случаях следует руководствоваться принципом: кто скорее уберёт урожай – человек или его конкуренты – грибы и насекомые.

Очень часто проходные рубки, особенно в чистых ельниках с наличием очагов гнилевых болезней и прокладкой трелёвочных волоков, приводят к усыханию и расстройству насаждения, последующему преждевременному отводу его в сплошную рубку, когда часть

древесины уже утрачена. Такие проходные рубки нецелесообразны, правильнее насаждение довести до возраста главной рубки.

Прореживание еловых молодняков в возрасте 30...40 лет без соблюдения мер профилактики или активной защиты приводит к возникновению и расширению очагов корневой губки и других гнилевых болезней. Естественно, все виды рубок ухода также необходимо проводить по щадящим технологиям.

Концентрированные рубки главного пользования, проводимые в недавнем прошлом на огромных территориях, привели к нарушению гидрологического режима, обмелению малых и больших рек, что также повлияло на активизацию процессов усыхания лесов на европейском Севере (Республика Коми, Архангельская обл. и др.).

Грубые нарушения правил заготовки и хранения древесины, очистки лесосек приводят к повышению численности стволовых вредителей, увеличению масштабов и скорости усыхания еловых лесов.

Следует еще раз указать на необходимость сохранения подроста ели и других ценных древесных пород при всех видах рубок леса, а также на формирование смешанных насаждений при посадке и выращивании ельников.

В отдельных регионах в годы засух сильное негативное влияние на состояние ельников оказало дополнительное иссушение почвы в результате нерегулируемой или чрезмерной мелиорации, что особенно наглядно проявилось в Калининградской обл. и Белорусском Полесье.

3.5. Последствия усыхания ельников

Последствия массовых размножений короеда-типографа и обусловленных этим катастрофических усыханий ельников в полной мере не изучены. Очевидно, они могут быть, в основном, лесоводственно-экологические и экономические.

Лесоводственно-экологические последствия заключаются, прежде всего, в нарушении сложившейся структуры лесов, всего лесного фонда, иногда на значительных территориях. Снижается климаторегулирующая и водоохранная роль лесов, ухудшается их возрастная структура. Нарушается целостность лесных массивов, что снижает устойчивость деревьев к массовым ветровалам и буреломам, способствует распространению солнечных ожогов и т.п. Появляются большие участки и территории, зачастую длительное время не покрытые лесной растительностью, на которых необходимо создавать лесные культуры. Естественное лесовозобновление на таких участках происходит за счет малоценных пород и иногда затягивается на многие го-

ды. Опыт показывает, что и на участках культур наблюдается та же смена древесных пород. Восстановление елью, сосной, дубом становится возможным после специальных мероприятий и спустя десятилетия, это подтверждают данные, приведённые Н. И. Фёдоровым и В. В. Сарнацким (2001) для Белоруссии: после сплошных санитарных рубок усохших в 1995–1997 гг. ельников площадь лесных культур с преобладанием сосны составила около 12%, ели – 5, дуба – 8%; на остальной территории, видимо, преобладали берёза и осина.

По нашим наблюдениям, по всей зоне хвойно-широколиственных лесов ель перед гибелью очень часто хорошо обсеменяет территорию. Этому содействует и разреживание древостоев выборочными санитарными рубками. Во многих случаях можно было бы рассчитывать на надёжное естественное возобновление ели. Но, к сожалению, современные технологии санитарных рубок в зоне хвойно-широколиственных лесов и их исполнение приводят к уничтожению естественного возобновления.

Хроника и детальный анализ процессов усыхания ельников свидетельствуют о том, что это закономерные природные явления, обусловленные возрастными изменениями древостоев, их заражённостью корневыми и напёнными гнилями, ослаблением к ветровым нагрузкам, повреждением короедом-типографом и другими стволовыми вредителями, и направленные в конечном итоге на смену поколений ели. В таком случае правомерно считать короеда-типографа одним из важнейших факторов сукцессионных процессов, наблюдающихся в еловых древостоях и приводящих к периодической смене их поколений (Маслов, 1994). В зоне хвойно-широколиственных лесов, где еловые древостои относительно одновозрастные, подобная смена поколений происходит с интервалом 15...30 лет, что связано с периодичностью засух. В таёжной зоне, где ельники преимущественно разновозрастные, их омоложение (в виде отдельных деревьев или их групп и куртин) происходит постоянно, но при накоплении особо старовозрастных деревьев (что мы наблюдали в междуречье Сев. Двины и Пинеги) это может наблюдаться в массовом порядке и с периодичностью около 100 лет.

Экономические последствия могут быть выражены в нарушении постоянства лесопользования, а это может нарушить лесную инфраструктуру и даже привести к неблагоприятным социальным последствиям.

Непосредственный экономический ущерб связан с биологической порчей древесины насекомыми и грибами в усыхающих ельниках. По данным Н. И. Фёдорова и В. В. Сарнацкого (2001), в усыхающих ельни-

ках уже через 1...2 года выход деловой древесины снижается до 64% (при рубке живых елей – 70.4%), а дровяной повышается до 26.4% (живые ели – 20.6%). Снижается также качество древесины: выход пиловочных брёвен 1-го сорта, заготовленных из свежего сухостоя, в 2...3 раза ниже, чем из растущих деревьев. Существенно возрастает доля круглого сырья для целлюлозно-бумажной промышленности (что в какой-то мере компенсирует потери в качестве лесопроductии).

По нашим наблюдениям, через 3...5 лет после усыхания ели вследствие поражения деревьев заболонными гнилями (грибы из родов *Stereum*, *Trichaptum* и др.) резко снижается механическая прочность стволов, в результате чего деревья ломаются, падают, захламывают лес, древесина окончательно разрушается.

Но вышеприведенные данные и собственные наблюдения свидетельствуют о том, что при своевременном и правильном назначении рубки ущерб от порчи древесины будет минимальным, а санитарные рубки могут и должны быть рентабельными.

4. МОНИТОРИНГ И ПРОГНОЗ РАЗМНОЖЕНИЙ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА

4.1. Организация мониторинга

Мониторинг, т.е. постоянное слежение за состоянием популяции короеда-типографа, его размножением и влиянием на санитарное состояние еловых насаждений, является важнейшим условием для их эффективной защиты в зоне периодических усыханий. Мониторинг осуществляется путём использования всех современных способов и средств оценки санитарного состояния еловых насаждений, состояния и численности популяции короеда, а именно – дистанционными методами, наземными лесопатологическими обследованиями и наблюдениями, использованием феромонов. Порядок и способы ведения лесопатологического мониторинга изложены в следующей основной нормативно-методической литературе: Наставление, 2001; Методы мониторинга, 2004; Методические рекомендации, 2006; Рекомендации, 2007 и др. С определёнными поправками и уточнениями все они используются и при мониторинге короеда-типографа.

К дистанционным средствам слежения за санитарным состоянием насаждений относятся авиация и космическая аппаратура. Их использование для контроля состояния еловых насаждений целесообразно при их крупномасштабном повреждении ветром, ослаблении засухой, иными причинами. Аэрофото- и космическая съёмка – это

документированная информация о повреждении лесов, позволяющая не только определить площадь повреждения, но и степень повреждения, включая распределение деревьев по укрупнённым категориям состояния: растущие неповреждённые, повреждённые или усыхающие, погибшие в данное время или в прошлые годы.

Рекомендуется ежегодно или систематически использовать наиболее доступный и сравнительно дешёвый, но эффективный метод аэровизуального обследования. Результаты всех видов дистанционного слежения подлежат обязательной наземной проверке и оценке состояния насаждений и популяции короеда-типографа.

Наземные лесопатологические обследования насаждений, утративших устойчивость, проводят общепринятыми методами на маршрутных ходах. Оценку состояния насаждений осуществляют визуально рекогносцировочно или детально на временных пробных площадях (ВПП).

Особое значение при ведении мониторинга, или надзора, за размножением короеда-типографа имеет слежение за состоянием еловых насаждений на постоянных пробных площадях (ППП). В зоне периодического массового усыхания еловых лесов от засух (хвойно-широколиственные леса и южная тайга Восточной Европы) ППП закладывают из расчёта до 3...5 шт. на лесничество, а всего на регион – до 12...15 проб.

ППП закладывают в еловых насаждениях свежих типов леса сложной группы (зеленомошники, кисличники, разнотравные, приручьевые и т.п.) в возрасте от 50...60 лет и старше (преимущественно в возрасте 70...90 лет), заражённых корневыми и напёнными гнилями, ослабленных иными причинами, где часто проводятся или необходимо проводить выборочные санитарные рубки.

На ВПП и ППП производят оценку состояния насаждений и в необходимых случаях – численности короеда-типографа и сопутствующих ему других видов стволовых вредителей (см. раздел 4.2).

Оценку степени заселённости еловых лесов короедом-типографом сочетают с контролем его численности путём ведения феромонного мониторинга (надзора) с использованием феромонных ловушек (см. раздел 4.3).

4.2. Оценка состояния еловых насаждений и популяции короеда-типографа

Оценка состояния еловых насаждений и степени их заселённости короедом-типографом производится на ВПП или ППП путём перечёта деревьев по категориям состояния с использованием специальной шкалы (табл. 7).

Таблица 7. Шкала категорий состояния деревьев ели

1 – без признаков ослабления	Крона густая, хвоя зелёная, прирост текущего года нормального размера для данного возраста, сезона, условий местопроизрастания; ствол и корневые лапы не имеют внешних признаков повреждения
2 – ослабленные	Крона ажурная; хвоя зелёная, светло-зелёная или обжедена (обожжена) не более чем на 1/3; прирост уменьшен не более чем наполовину; усыхание отдельных ветвей, слабое повреждение отдельных корневых лап, незначительное местное повреждение ствола; слабое смолотечение на стволе
3 – сильно ослабленные	Крона сильно ажурная; хвоя светло-зелёная или матовая, либо обжедена (обожжена) более чем на 1/3; прирост очень слабый; усыхание до 2/3 кроны; повреждения корневых лап или ствола, окольцовывающие их до 2/3; попытки или местные поселения стволовых вредителей (лубоед-дендроктон, рогахвосты и др.); признаки сильного поражения дерева корневыми, напёнными гнилями или кроны болезнями хвои; сильное смолотечение на стволе (рис. 20)
4 – усыхающие	Крона сильно ажурная; желтоватая или желто-зелёная, осыпается; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей; повреждение стволов и корневых лап более 2/3 окружности; признаки заселения стволовыми вредителями (см. рис. 20)
5 – свежий сухостой (текущего года)	Хвоя жёлтая или красно-жёлтая, частично осыпавшаяся, частичное опадение коры на середине ствола; признаки заселения или вылета стволовых вредителей (рис. 20)
6 – старый сухостой (прошлых лет)	Хвоя отсутствует; кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью; вылетные отверстия стволовых вредителей; на стволе признаки поселения дереворазрушающих грибов типа <i>Stereum</i>

Примечания:

1. Шкала конкретизируется при различном типе повреждения (ослабления) ели – в очагах корневых гнилей, хвоегрызущих вредителей, на пожарищах и т.п., при комплексной оценке состояния всего дерева.
2. При перечёте на пробных площадях обязательно указывается заселённость деревьев 3–6 категорий стволовыми вредителями и поражённость болезнями, для чего в перечётной ведомости предусматриваются соответствующие графы. При явных признаках состоявшегося заселения короедом-типографом деревьев, по внешнему состоянию кроны относящихся к 1–3 категориям, они считаются усыхающими – 4 категории.
3. Ветровал, бурелом и снеголом учитываются отдельно с указанием их заселённости стволовыми вредителями; в зависимости от степени повреждения и заселённости насекомыми их приравнивают соответственно к 3–6 категориям.
4. При необходимости более детальной оценки деревьев по их состоянию в отдельных очагах вредителей и болезней допускается выделение дополнительных категорий.



Рис. 20. Свежий сухостой ели, 5 категории состояния (в центре), и усыхающие деревья, 4 категории, заселённые короедом-типографом (справа и слева от сухостоя)

В зависимости от характера повреждения (ослабления) елового древостоя ВПП может быть ленточной, шириной 10 м, прямоугольной или в виде 3...5 круговых площадок радиусом 20 м. Когда нет необходимости пересчёта данных на 1 га, ВПП может быть безразмерной, т. е. пересчёт деревьев осуществляется по непровешенной ходовой линии. Число деревьев на ВПП зависит от величины отпада в насаждении и требуемой точности учёта. Для достижения обычно практикуемой точности учёта, равной $\pm 20\%$, и при величине отпада до 10% учёту подлежат не менее 150 деревьев, при большем отпаде – 100 деревьев.

ППП закладывается прямоугольной формы или в виде 3...5 круговых площадок радиусом 20 м с общим числом деревьев не менее 150. В смешанных насаждениях на ВПП должно быть учтено не менее 80 деревьев главной породы, на ППП – не менее 120.

На ВПП учтённые деревья помечают слабой затёской на стволе, краской или мелом. На ППП деревья нумеруют масляной краской, нанося номер на высоте 1.3 м с южной стороны ствола. Оценку состояния деревьев производят с учётом состояния и повреждённости кроны, ствола и корневых лап (интегрированная оценка). В случае скрытой поражённости дерева гнилевыми болезнями производят простукивание ствола или бурение его и корневых лап. При невозможности снизу определить заселённость ели короедом-типографом в верхней части ствола срубают 1...3 контрольных дерева.

Результаты пересчёта заносят в ведомость. Определяют число деревьев каждой категории состояния (шт. и % на пробную площадь), число заселённых (отработанных) короедом-типографом деревьев, кроме того, эти показатели определяют на 1 га очага. Рассчитывают среднюю категорию состояния насаждения как средневзвешенную величину.

При детальном надзоре за типографом на ППП анализируют по 3...5 модельных деревьев для определения показателей его размножения.

На ВПП эту работу выполняют, если они заложены в целях детального надзора: при обычном обследовании она не обязательна. Общее число модельных деревьев в очагах размножения короеда одного типа на регион – до 15...20 шт.

Общий порядок анализа модельного дерева и определения показателей размножения короеда-типографа (см. раздел 2.6) изложен в методической литературе (Методы мониторинга, 2004; Методические рекомендации, 2006). По результатам анализа всех модельных де-

ревьев рассчитывают средние показатели размножения короеда-типографа на каждую пробную площадь и для очагов данного типа как средневзвешенные величины.

4.3. Феромонный надзор

Мониторинг, или надзор за размножением короеда-типографа, более надёжен при одновременном проведении феромонного мониторинга (надзора). Его осуществляют с помощью синтетического феромонного препарата Вертенол марок БС-1 или БС-2 – для надзора с использованием барьерных ловушек, БС-3 или БС-4 – для усиления привлекательности контрольных ловчих деревьев. Все эти модификации феромона производятся и разрешены к применению в России.

Барьерные ловушки (рис. 21) наиболее эффективны и дешёвы в сравнении с другими типами ловушек – цилиндрическими, щелевыми и др. Ловушку с прикреплённым к ней диспенсером, пропитанным феромонным веществом, вывешивают в еловом насаждении, где необходим контроль численности короеда, перед началом лёта его жуков, т.е. в конце апреля – начале мая. Ловушки проверяют примерно один раз в неделю, учитывают отловленных жуков, уничтожая их любым способом. Ловушки вывешивают на весь сезон до конца августа – начала сентября, но в начале июля сменяют диспенсер на новый в расчёте на второе поколение короеда.

При надзоре за короедом-типографом необходимо также контролировать его развитие на контрольных ловчих деревьях (1...3 шт. на лесничество), привлекательность которых усиливается при прикреплении к их стволу диспенсера с феромоном. Развитие типографа контролируется путём периодического вскрытия коры на ловчем дереве. При этом ставят следующие главные задачи: определение успешности реализации второго поколения типографа и готовности его популяции к зимовке (по степени зрелости молодого поколения под корой).



Рис. 21. Феромонная ловушка для короеда-типографа

Более детально технология ведения феромонного надзора за короедом-типографом описана в Рекомендациях (2007).

4.4. Прогноз размножений короеда-типографа

По результатам учёта на ВПП и ППП, анализа модельных деревьев и данных феромонного надзора даётся общая характеристика очага размножения короеда-типографа, анализируются причины его возникновения и развития, определяются тип и фаза развития очага (с учётом сведений, приведенных в главе 2 и в указанных методических пособиях; наиболее детально эти вопросы рассмотрены в Методических рекомендациях, 2006), составляется прогноз динамики санитарного состояния еловых насаждений и изменения численности короеда-типографа для данного района и региона.

Долгосрочный прогноз размножения короеда-типографа составляется на 1...3 года вперёд, его задачей является заблаговременное предсказание возможности возникновения очагов короеда, а когда они уже возникли – перспектив их развития.

Вероятность появления очагов размножения короеда-типографа повышается с увеличением степени поражения елового насаждения гнилевыми болезнями, которая в свою очередь обычно возрастает со старением древостоя. Оба указанных фактора снижают устойчивость елового насаждения к ветровым нагрузкам и засухе. Естественно, что всякие нарушения правил лесопользования, особенно правил рубок и ухода за лесом, нерегулируемая мелиорация, захламливание лесов, их повреждение пожарами, хвоегрызущими вредителями и прочими негативными факторами усугубляют ситуацию. Предсказать повреждение ельников ураганным ветром или их ослабление засухой пока ещё не реально, но оценить общую ситуацию вполне возможно.

Повреждение ельников ветром наиболее вероятно в возрасте 70...90 лет и старше при их поражённости гнилевыми болезнями на 30...40% и более. Заселение ветровального леса короедом-типографом и другими стволовыми вредителями начинается в зависимости от срока повреждения леса ветром в тот же или на следующий год. Небольшие по площади ветровальники могут быть полностью отработаны вредителями за 2...3 года, крупные – за 5...7 лет. В обычные по увлажнению или с избыточными осадками годы очаги короеда-типографа не выходят за границы ветровального леса, при сухом и жарком лете в той или иной степени страдают от размножившегося на ветровале короеда смежные участки леса. В годы засух

ветровалы в ельниках могут стать причиной пандемического размножения короеда-типографа.

Опасным для ели является период засухи, которому предшествует зима со среднемесячными температурами воздуха на 2...9°C ниже нормы и снеговым покровом не более 10...15 см. Весной и летом количество осадков 60% и менее, среднемесячные температуры воздуха на 2...9 °C выше многолетних, относительная влажность воздуха снижается до 55%, а в течение 10 дней и более – до 28%, гидротермический коэффициент снижается в сравнении с нормой в 1.5...2 раза. В последние годы засухам не предшествовали суровые зимы.

В годы с неблагоприятной погодной ситуацией анализируют радиальный прирост ели в целях оценки опасности размножения короеда-типографа после засухи (Матусевич, Маслов, 1982; Методические рекомендации, 2006). Для этого приростным буром берут керны из стволов 50 деревьев на высоте 1.3 м с любой стороны, избегая угнетённых и чрезвычайно крупных деревьев. С помощью бинокля измеряют годовые приросты за последние 10...15 лет, включая год первой засухи, и отдельно за годы после засухи. Средний годичный прирост ели после засухи сравнивают с многолетним; его падение на 20...35% и более свидетельствует о критическом снижении устойчивости ели и об опасности размножения короеда-типографа и последующего за этим частичного или полного усыхания еловых древостоев.

Краткосрочный прогноз имеет своей целью выявление угрозы повреждения ельников последующей генерацией короеда-типографа. Помимо общей оценки результатов развития короеда, анализа показателей его размножения в данном случае особую значимость имеют данные феромонного мониторинга. Отлов жуков типографа весной свидетельствует об успешности его перезимовки и одновременно об угрозе нового заселения им ели. Так же следует оценивать результаты отлова жуков второй генерации. В каждом случае отлов на ловушку более 1500...3000 особей короеда свидетельствует о реальной угрозе нового заселения ельника короедом (Рекомендации, 2007).

5. УПРАВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЯМИ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА И ЗАЩИТА ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

Усыхание еловых лесов в результате размножений короеда-типографа – это стихийное бедствие, которое предотвратить невозможно; речь может идти лишь о частичном предотвращении ущерба. Наибольший эффект может быть получен путём управления числен-

ностью короеда-типографа с использованием интегрированной системы защитных мероприятий, основу которой составляет система ведения хозяйства в еловых лесах научно обоснованными лесоводственными мерами в сочетании с санитарной профилактикой и санитарно-оздоровительными мероприятиями. Такой законченной системы ведения хозяйства в еловых лесах нет, но многие из её составляющих известны или вытекают из предшествующего материала.

В странах, где еловые насаждения неоднократно и в больших объёмах погибали от короеда-типографа (Норвегия, Германия, Австрия, Швеция, Литва, Белоруссия и др.), накоплен значительный опыт по защите еловых лесов. Он отражён в многочисленных публикациях (Bakke, 1981; Niemeier, 1987; Richter, 1987; Bombosch, 1988; Валента, 1998; Марченко, 2000 и др.). К сожалению, в них речь идёт преимущественно о различных комбинациях санитарно-оздоровительных мер – санитарных рубках, применении ловчих деревьев и ловчих лесосек, феромонов, химических препаратов и т.п. Лишь в одной публикации белорусских коллег (Фёдоров, Сарнацкий, 2001) рекомендованы в качестве мер защиты некоторые мероприятия по ведению хозяйства в еловых лесах. Предварительное обобщение этого и собственного опыта дано А. Д. Масловым (2001). Кроме того, ранее было показано, что интенсивность и качество рубок ухода в еловых культурах сильно влияет на их санитарное состояние (Овчинникова, Маслов, 1994).

5.1. Лесохозяйственные мероприятия

Лесохозяйственные мероприятия имеют преимущественно профилактический характер и направлены на выращивание устойчивых к неблагоприятным факторам (гнилевые болезни, ветровые повреждения и т.п.) и производительных еловых насаждений. Эти мероприятия должны сопровождать все этапы выращивания насаждений от посадки (или от естественного возобновления) до рубки главного пользования или выполнения иного целевого предназначения.

На основе общих рекомендаций по системе ведения хозяйства в еловых насаждениях должны быть разработаны зональные и региональные системы, учитывающие природные и экономические особенности региона. В конечном итоге конкретные меры уточняются и реализуются дифференцированно с учётом специфики каждого участка или массива подлежащих защите ельников.

В зоне хвойно-широколиственных лесов ель как достаточно быстрорастущая и продуктивная древесная порода, несмотря на опасность возможного её усыхания в будущем, подлежит максимально возможному и рациональному использованию при лесоразведении и лесовосстановлении. Однако выращивать её желательно в смешении с сосной, дубом, берёзой с учётом целевого назначения и своевременной «уборки урожая» в оптимальный срок до потери насаждением устойчивости, а древесиной – качества из-за её поражения насекомыми и грибами.

В этих целях важнейшей и первостепенной задачей является профилактика заражения ели корневыми и напёнными гнилями (корневой губкой, опёнком и др.) на всех этапах её выращивания: формирование смешанных насаждений с оптимальной густотой (полнотой), проведение рубок ухода в осенне-зимний период и по щадящим технологиям, применение грибов-антагонистов или антисептирование пней и др., что предлагается действующими руководствами.

Рубки промежуточного пользования в ельниках желательно применять только в необходимых случаях, например, прореживание – только при угрозе заглушения ели второстепенными породами. Прходные рубки в насаждениях в возрасте 70 лет и старше нецелесообразны, а при наличии гнилевых болезней чреваты распадом насаждения и в более молодом возрасте.

Необходимо снижать завышенные возрасты рубки главного пользования. Эти возрасты должны учитывать не только целевое назначение еловых лесов, но и их биологическую устойчивость в конкретных условиях. Так, в условиях сложной группы типов ельников в зоне хвойно-широколиственных лесов возраст рубки должен наступать в 81 год. Необходимо более широко практиковать выборочные рубки по щадящим технологиям в целях формирования разновозрастных насаждений. При всех видах рубок, в том числе и санитарных, применяемая технология должна предусматривать сохранение подраста ценных древесных пород, особенно ели.

Следует разумно ограничивать площади особо охраняемых природных территорий (ООПТ), предусматривать в них активное лесопользование, не нарушая при этом целевого назначения участка леса, но рационально сокращая площадь старовозрастных, утративших устойчивость еловых насаждений.

В зонах, подвергшихся стихийным бедствиям, в том числе катастрофическому усыханию ельников, необходимо пересматривать

планы всех видов лесопользования, в первую очередь всех видов рубок леса, имея в виду скорейшую ликвидацию последствий бедствия и улучшение санитарного состояния насаждений.

5.2. Санитарная профилактика

Санитарная профилактика, заключающаяся, в основном, в очистке лесов от захламления, осуществляется в соответствии с требованиями Правил санитарной безопасности в лесах РФ (2007). Своевременная уборка из леса свежего ветровала, бурелома, отдельных заселённых на корню деревьев, выполняющих роль резерваций, имеет особое значение, так как на этих объектах популяция короеда-типографа сохраняется, накапливается численно, и это содействует возникновению очагов его размножения.

Эту же роль выполняют захламлённые порубочными остатками лесосеки после всех видов рубки. Очистка лесосек может проводиться и не огневым способом, и это предпочтительно с экологической точки зрения. Если порубочные остатки будут не толще 5 см, тогда они заселятся не опасными видами короедов, которые могут сыграть роль промежуточных хозяев различных видов хищных и паразитических насекомых, ограничивающих размножение короеда-типографа.

5.3. Лесопатологический мониторинг

Лесопатологический мониторинг (ЛПМ) должен быть составной частью системы ведения хозяйства в еловых насаждениях, так как его задачами являются постоянное слежение за санитарным и лесопатологическим состоянием ельников, размножением в них короеда-типографа, своевременное определение угрозы повреждения им еловых насаждений. ЛПМ организуется и проводится в соответствии с действующими методическими руководствами. Составными частями ЛПМ являются (подробнее см. раздел 4):

- детальный надзор (мониторинг) за состоянием еловых насаждений и размножением короеда-типографа с использованием сети постоянных пунктов наблюдения в виде постоянных пробных площадей;
- наземные лесопатологические обследования и инвентаризация очагов;
- использование дистанционных методов оценки состояния насаждений (авиа- и космические съёмки, аэровизуальное обследование);

- феромонный мониторинг (надзор) за короедом-типографом;
- контрольные учёты развития и выживаемости короеда-типографа;
- контроль погодной ситуации и опасных природных явлений (ураганные ветры, засухи, избыточное увлажнение и т.п.);
- прогноз лесопатологической ситуации – долгосрочный и краткосрочный;
- принятие решений о лесозащитных мерах.

5.4. Санитарно-оздоровительные мероприятия

Санитарно-оздоровительные мероприятия направлены на локализацию и ликвидацию очагов размножения короеда-типографа. Их цель – активное противодействие росту численности короеда, защита ели от заселения вредителем и усыхания, улучшение санитарного состояния еловых насаждений, в утративших устойчивость древостоях – заготовка древесины ели до потери её деловых качеств, максимально возможное снижение ущерба от усыхания ели. Санитарно-оздоровительные мероприятия состоят в следующем.

Выборочные санитарные рубки дают наибольший защитный эффект, особенно проводимые в виде выборки свежезаселённых деревьев. Выборку деревьев, заселённых короедом-типографом, следует проводить дважды за сезон: в конце мая – в июне с вывозкой, окоркой или переработкой древесины до начала июля при заселении ели первым и сестринским поколениями короеда; в августе – начале сентября – с отбором деревьев, но осуществлением их вырубki и вывозки с переработкой осенью или зимой при заселении ели вторым поколением типографа и сопутствующими ему еловыми усачами, смолёвкой и другими видами стволовых насекомых летней подгруппы.

Необходимо помнить о трудностях диагностики деревьев ели, заселённых типографом в начальной стадии по стволу типу (см. табл. 7): несвоевременная уборка таких деревьев сводится к уборке отработанного типографом сухостоя, что не даёт защитного эффекта и приводит к порче древесины. Следует также иметь в виду, что многократные выборочные санитарные рубки в одних и тех же насаждениях приводят к снижению их полноты ниже оптимальной, утрате ими продуктивности и целевых функций.

Сплошные санитарные рубки насаждений, утративших устойчивость, часто проводятся с опозданием и поэтому имеют слабый защитный эффект и низкую рентабельность. При их назначении следует иметь в виду возможное наличие (нередко в значительном количест-

ве) деревьев ели 3-й категории состояния, заражённых корневой губкой или другими гнилями и также подлежащих рубке. В таком случае сплошная санитарная рубка назначается по комплексному состоянию насаждения, её результативность выше как в плане улучшения санитарного состояния ельников, так и в плане предотвращения потерь от порчи древесины грибами.

Очень важными мероприятиями являются своевременная вывозка древесины из леса и защита её разрешёнными способами при хранении в лесу. Целесообразно прибегать к использованию метода ловчих лесосек: свежезаготовленные незаселённые короедом лесоматериалы (брёвна или хлысты) укладывают в штабели в 2...3 ряда с прокладками и вывозят из леса спустя 2...3 нед. после их заселения типографом. Или лесоматериалы укладывают в плотные штабели, усиливая привлечение короеда феромоном, но перед его поселением проводят химическую защиту штабеля разрешённым препаратом. В обоих случаях требуется высокая организация работ по заготовке и вывозке древесины из леса.

Карантинные меры осуществляют при перевозке лесоматериалов в целях предотвращения завоза короеда-типографа в новые районы.

В целях снижения численности короеда возможно применение отравленных ловчих деревьев, в том числе с использованием феромона (1 диспенсер на дерево). Деревья выкладывают в марте – апреле, для второго поколения – в конце июня – начале июля; перед летом жуков типографа деревья опрыскивают разрешённым для этой цели инсектицидом. Ловчие деревья выкладывают после проведённых санитарных рубок для отлова сохранившихся жуков. Эта мера нецелесообразна в сильно ослабленных и расстроенных древостоях.

Возможно использование растущих ловчих деревьев, на которые перед летом жуков прикрепляют диспенсер с феромоном. Вырубка и уборка (окорка) таких ловчих деревьев обязательны спустя 2...3 нед. после начала их заселения короедом.

В незначительно ослабленных ельниках можно использовать феромонные ловушки для отлова и уничтожения жуков короеда-типографа. Осмотр и уничтожение жуков необходимо осуществлять еженедельно, иначе загнившие в ловушке жуки снизят уловистость ловушек. Эту меру применяют после проведения выборочных санитарных рубок. При установке ловушек внутри насаждения, где было усыхание деревьев, их вывешивают не ближе 6 м от растущих елей, чтобы не спровоцировать их заселение типографом. После сплошных

санитарных рубок ловушки вывешивают на вырубке на расстоянии не ближе 20 м от стены леса. Ловушки можно использовать в обоих случаях в течение всего периода лёта жуков короеда – с весны до осени, но следует иметь в виду, что данный способ мало эффективен: ловушки отлавливают лишь 30...40% особей популяции типографа.

На ограниченных площадях возможна химическая борьба с короедом-типографом в местах зимовки его жуков.

Более подробно перечисленные мероприятия и технологии их проведения описаны в соответствующих методических руководствах.

Применительно к таёжной зоне предложенная система мероприятий должна быть критически оценена с учётом степени освоенности лесов, разновозрастной структуры еловых насаждений, условий их произрастания, социально-экономической инфраструктуры.

В частности, лесному массиву в междуречье Сев. Двины и Пинеги в связи с особой его удалённостью, неудовлетворительным санитарным состоянием (что делает крайне нерентабельным его освоение), а также в целях сохранения первозданной тайги вполне оправдано придать статус ООПТ.

Следует сохранять, а в ряде случаев, например, в верховьях р. Мезень, расширять ранее выделенные водоохранные зоны; избегать концентрации сплошных рубок на водосборах малых рек; снижать до минимума потери древесины при её заготовке, транспортировке и переработке.

Необходимо критически оценить установленные ранее возрасты рубок еловых лесов в сторону их снижения с учётом высокой степени их поражения гнилями, склонностью к ветровым повреждениям и заселению стволовыми вредителями.

Целесообразно шире практиковать сплошные санитарные рубки по общему состоянию еловых древостоев. Выборочные санитарные рубки целесообразны в ограниченных объёмах только на освоенных ценных участках леса.

Следует охватить всю таёжную зону системой лесопатологического мониторинга, уделив особое внимание систематической оценке санитарного состояния еловых насаждений, в том числе с использованием дистанционных средств, наземной проверке их результатов, в доступных районах – с применением феромона короеда-типографа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Короед-типограф обладает широкой экологической пластичностью и чуткой реакцией на изменчивость факторов внешней среды и внутрипопуляционных. Обитая в лесной зоне Восточной Европы преимущественно в еловых лесах всех типов, он способен при недостатке корма осваивать деревья других хвойных пород; хотя на них не формируются стабильные очаги размножения, но это содействует его выживаемости в критический период. Благодаря миграциям, активному поиску и пассивному разлёту короед-типограф успешно концентрируется в ослабленных насаждениях, где образуются, в зависимости от специфики ослабляющего фактора, различные по масштабам и динамике очаги размножения, а в период между очаговым размножением выживает на единичных или в группах деревьев отпада (ослабленных, повреждённых), выполняющих роль резерваций. Эти деревья в ельниках часто очень разобщены территориально; из числа деревьев текущего непатологического отпада короед-типограф заселяет наиболее крупномерные ели, обычно диаметром не менее 20 см.

Обладая рядом биологических, физиологических и поведенческих особенностей, короед-типограф чаще всего успешно избегает мест поселения с крайне неблагоприятными для него экологическими условиями как на дереве, так и в насаждении, но в целом круг его предпочтений по температуре, влажности, освещённости достаточно широк, что также содействует выживаемости и размножению его популяции.

В обычные по погодной ситуации годы короед-типограф имеет одно основное и одно сестринское поколения, но в жаркие и сухие сезоны у него наблюдаются 2 основных и 2–3 сестринских поколений. Благодаря этому, несмотря на в целом низкую плодовитость (20...30 яиц на самку), при изобилии корма (например, массовый ветровал и т.п.) короед быстро, за 1–2 сезона, наращивает численность до угрожающих размеров, и это становится губительным для ели, внешне здоровой, но также подвергшейся воздействию избытка тепла и недостатка влаги, особенно при её поражении различными гнилевыми болезнями. В таких условиях реализуется вспышка массового размножения короеда-типографа, вызывающая усыхание ельников часто на больших по площади территориях. За последние 150 лет подобные пандемические размножения короеда-типографа 5 раз охватывали огромные территории от Белоруссии, Литвы и Калининградской обл. на западе до Волги на востоке. Иногда они были менее масштабны: после засух 1972–1975 гг. ель усыхала от короеда-типографа от Волги до предгорий Урала. Это даёт основание считать зону хвойно-широ-

колиственных лесов Восточной Европы зоной периодических пандемических размножений короеда-типографа и усыхания еловых насаждений; в отдельные годы процесс размножения короеда и усыхания ельников частично захватывает и подзону южной тайги.

В этой зоне подобные вспышки размножения короеда-типографа – природное явление, направленное на смену поколений ели, где данный короед выступает как важный фактор сукцессионных процессов, наблюдаемых в насаждениях этой древесной породы. Относительно одновозрастные в этой зоне еловые насаждения, особенно сложной группы типов, достигают возраста спелости уже в 70...90 лет, когда они в большой мере поражаются гнилевыми болезнями. Это снижает их устойчивость к повреждениям ветром, недостатку влаги, к нападению короеда-типографа и в конечном итоге приводит к их гибели.

В зонах средней и северной тайги структура еловых лесов иная – они в основном разновозрастные, засухи здесь очень редки, смена поколений ели имеет более постоянный, хронический характер. Известны лишь два случая массового усыхания старовозрастных ельников в засушливые годы – в начале XX в. и на рубеже XX и XXI вв.

Усыхание еловых лесов на больших территориях приводит к ряду неблагоприятных последствий: нарушению целостности и структуры лесных массивов, постоянства лесопользования, экологии регионов, большим потерям древесины от различных биологических повреждений. Предотвратить такие усыхания невозможно, но в наших силах спрогнозировать наступление опасного периода и максимально снизить ожидаемый ущерб путём своевременного применения соответствующих мер. Для этого необходимо по всему ареалу еловых насаждений организовать и систематически проводить мониторинг их санитарного состояния в сочетании с надзором за численностью и состоянием популяций короеда-типографа и сопутствующих ему других видов стволовых вредителей ели. Соответствующие руководства и методические рекомендации в нашей стране имеются. При всех видах лесопользования в ельниках необходимо соблюдать все меры санитарной профилактики, а в необходимых случаях следует своевременно и профессионально назначать и проводить санитарно-оздоровительные мероприятия. Наибольший эффект может быть достигнут при интеграции лесоводственных и лесозащитных мероприятий, когда лесозащитные меры являются составной частью технологии создания, выращивания, ухода и использования ценных еловых лесов. В этих целях актуальная задача – разработка Системы ведения хозяйства в еловых насаждениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адамов, П.Н. Опыт предварительного синоптического анализа основных 8 катастрофических засух за последнее сороколетие/ П.Н. Адамов, Е.К. Аннинская, Г.Я. Вангенгейм, В.Н. Заламанов, Л.Л. Кле-венский, М.А. Лорис-Меликов, Н.П. Мельников, К.П. Турыгин. – М. : Центр. управл. единой гидрометеорол. службы СССР, 1933. – 79 с.

Астафьев, Р. Ф. О повреждении леса короедами и о мерах борь-бы с ними в лесах Владимирской губ. в 1892 г. / Р. Ф. Астафьев // Приложение к Лесн. журн. – Вып. 5. – 1983. – С. 34–55.

Батталов, Ф. З. Многолетние колебания атмосферных осадков и вычисление норм осадков / Ф. З. Батталов. – Л. : Гидрометеиздат, 1968. – 250 с.

Бичевскис, М. Я. Опыт надзора с феромонными ловушками за размножением короеда типографа в ЛОС “Калснава” / М. Я. Бичев-скис, Г. Э. Озолс, Э. А. Менникс // Пути ускорения научно-технич. прогресса в лесн. хоз-ве. – Ч. I : Интегрир. защита леса от вредителей и болезней – Каунас-Гирионис, 1986. – С. 5–6.

Русская лесохозяйственная летопись // Лесн. журн. – Вып. 2. – 1878, 1884, 1885, 1886. – 77 с.

Валента, В. Т. Биология, экология и биофенология стволовых вредителей ели в Литовской ССР / В. Т. Валента // Тр. ЛитНИИЛХ. – Т. VIII. – 1964. – С. 257–293.

Валента, В. Т. Применение фенологических индикаторов в изу-чении стволовых вредителей сосны и ели / В. Т. Валента // Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. – Л., 1972. – С. 27–31.

Валента, В. Т. Изучение аттрактантов в лесозащите / В. Т. Ва-лента // Матер. седьмого съезда ВЭО. – Ч. II. – Л., 1974. – С. 197–198.

Валента, В. Т. Интегрированная защита еловых насаждений в Литве / В. Т. Валента // Биолог. и интегрир. защита леса : тез. докл. междунар. симпозиума. – Пушкино, 1998. – С. 12–13.

Васечко, Г. И. Биология короедов (Coleoptera, Ipsidae) – вредите-лей ели и пихты в Карпатах / Г. И. Васечко // Энтомологич. обзор. – 1971. – 50. – № 4. – С. 750–762.

Васечко, Г. И. Взаимосвязь короедов и кормовых деревьев / Г. И. Васечко // Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесн. хоз-ва. – Киев: Наукова дум-ка, 1975. – С. 19–26.

Васечко, Г. И. Оценка роли факторов смертности в динамике численности короедов / Г. И. Васечко // Чтения памяти Н. А. Холод-ковского. – Вып. 34. – Л. : Наука, 1982. – С. 54–91.

Виткевич, В. И. Метеорологические условия 1938 и 1939 гг. / В. И. Виткевич // Лесн. хоз-во. – № 10. – 1940. – С. 16–24.

Вихров, В. Е. Прирост древесины сосны в связи с условиями обитания и изменениями погоды / В. Е. Вихров, Р. Т. Протасевич // Экология древесн. раст. – Минск : Наука и техника, 1965. – С. 92–100.

Воронцов, А. И. Биологические основы защиты леса / А. И. Воронцов. – М. : Высшая школа, 1960. – 342 с.

Гавялис, В. Некоторые факторы, влияющие на развитие и численность короеда-типографа (*Ips typographus* L.) в Литовской ССР / В. Гавялис, Б. Якайтис // Кратк. докл. научн. конф. по защите растений. – Ч. 3. – Таллин, 1974. – С. 134–136.

Гириц, А. А. Биология и экология паразитов короеда-типографа / А. А. Гириц // Науч. зап. Ужгородск. ун-та. – Т. 21, 1956. – С. 185–199.

Гириц, А. А. Основы биологической борьбы с короедом-типографом (*Ips typographus* L., *Coleoptera*, *Ipidae*) / А. А. Гириц. – Львов : Вища школа, 1975. – 154 с.

Глуховский, П. С. Меры оздоровления еловых насаждений Невсвижского лесхоза / П. С. Глуховский // Лесн. хоз-во. – 1955. – № 8.

Горшин, С. Н. Заражённость, фаутиность и качественная производительность елово-пихтовых насаждений Семитского лесничества Татарской республики / С. Н. Горшин. – Казань : Изд-во Лесопатол. ст. Казан. лесотехн. ин-та, 1931.

Жиляков, Н. П. О повреждениях короедами еловых насаждений под Москвой. Протоколы собраний Московск. лесн. об-ва / Н. П. Жиляков // Лесн. журн. – 1892. – Вып. 4. – С. 431–437.

Загайкевич, И. К. Короед-типограф в лесах западных областей Украины / И. К. Загайкевич. – Киев : Изд-во АН УССР, 1959. – 28 с.

Ижевский, С. С. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации / С. С. Ижевский, Н. Б. Никитский, О. В. Волков, М. М. Долгин. – Тула : Гриф и К, 2005. – 220 с.

Ильинский, А. И. К вопросу о закономерностях в размножении короеда-типографа (*Ips typographus* L.), о методике изучения его и борьбе с ним в лесу / А. И. Ильинский // Научн. изд. Укр. зональн. НИИ лесн. хоз-ва и лесн. пром-сти. – Вып 1. – Харьков, 1931. – С. 49–76.

Ильинский, А. И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними / А. И. Ильинский // Сб. работ по лесн. хоз-ву ВНИИЛМ. – Вып. 36. – М.-Л. : Гослесбумиздат, 1958. – С. 178–228.

Исаев, А. С. Роль аттрактантов в поведении стволовых вредителей / А. С. Исаев // Лесн. хоз-во. – 1967. – № 7. – С. 64–68.

Исаев, А. С. Итоги и перспективы изучения аттрактантов лесных насекомых / А. С. Исаев // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – Т. 1. – М., 1971. – С. 60–65.

Катаев, О. А. Вторичные вредители хвойных древостоев Калининградской области и меры борьбы с ними : автореф. канд. дис. / О. А. Катаев. – Л. : ЛТА, 1952. – 19 с.

Катаев, О. А. Короеды в ельниках Северо-Запада и прогнозирование их размножений : дис. на соиск. уч. степени д-ра биол. наук в форме доклада / О. А. Катаев. – Красноярск : ИЛиД СО АН СССР, 1982. – 38 с.

Катаев, О. А. Влияние термического режима на стволовых насекомых / О. А. Катаев // Экология и защита леса : Межвузов. сб. науч. тр. – Л. : ЛТА, 1983. – С. 21–28.

Катаев, О. А. Особенности размножения стволовых насекомых в ельниках / О. А. Катаев // Тр. Всесоюз. энтомологич. об-ва. – Т. 65. – 1983. – С. 54–108.

Катаев, О. А. Экология стволовых вредителей (очаги, их развитие, обоснование мер борьбы) / О. А. Катаев, Е. Г. Мозолевская. – Л. : ЛТА, 1981. – 87 с.

Кирста, Л. В. Заселение субстрата типографом (*Ips typographus* L.) в зависимости от абиотических факторов / Л. В. Кирста // Беловежская пуща. – Вып. 10. – Минск : Ураджай, 1976. – С. 122–124.

Кобельков, М. Е. Причины распространения очагов стволовых вредителей и меры по стабилизации санитарного и лесопатологического состояния лесов Московской области / М. Е. Кобельков // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короеда типографа. – Пушкино, 2001. – С. 20–22.

Кобельков, М. Е. Проблема защиты еловых лесов от короеда типографа в Московской области / М. Е. Кобельков // Лесн. хоз-во. – 2003. – № 1. – С. 33.

Коломиец, Н. Г. Паразиты и хищники ксилофагов Сибири / Н. Г. Коломиец, Д. А. Богданова. – Новосибирск : Наука. – 280 с.

Колупайло, С. И. Учёт стока р. Неман за 1812–1932 гг. / С. И. Колупайло // 4-я гидролог. конф. Балтийских стран. – Л., 1933. – С. 1–16.

Котов, А. С. О состоянии еловых лесов Калужской области и мероприятиях по стабилизации в них лесопатологических процессов / А. С. Котов // Комплексные меры по подавлению вспышки массового размножения короеда-типографа. – Пушкино : Рос. центр защиты леса, 2001. – С. 27–30.

Кузнецов, Н. Задвинские ельники. К вопросу о массовом подсыхании ели и в связи с ним о некоторых изменениях в хозяйстве пиловочных дач / Н. Кузнецов // Лесн. журн. – Вып. 10. – 1912. – С. 1165–1204.

Лебедева, К. В. Феромоны в защите лесов от вредителей / К. В. Лебедева, Н. В. Вендило, В. А. Плетнёв // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короеда-типографа. – Пушкино, 2001. – С. 51–59.

Лебедева, К. В. Феромоны насекомых / К. В. Лебедева, В. А. Миняло, Ю. Б. Пятнова. – М. : Наука, 1984. – 268 с.

Липаткин, В. А. Факторы, обусловившие массовое размножение короеда-типографа в Подмоскowie / В. А. Липаткин, Е. Г. Мозолевская // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короеда-типографа. – Пушкино, 2001. – С. 36–47.

Луйк, А. О зимнем покое некоторых видов короедов / А. Луйк // Исслед. по проблемам экологии и рационального использования природных ресурсов. – Тарту, 1977. – С. 53–55.

Луйк, А. К. О роли суточного ритма температуры в индукции зимнего покоя у короеда-типографа / А. К. Луйк, Т. Хансе, М. Вийк // ENSV Tead. Akad. toimetised. Biol // Изв. АН ЭстССР. – 1980. – 29. – № 2. – С. 109–112.

Лурье, М. А. Заселение стволовыми вредителями елового валежника в южной подзоне тайги европейской части СССР / М. А. Лурье // Бюл. Московск. об-ва испыт. природы. Отделение биол. – Т. LXXIII. – Вып. 6. – 1968. – С. 35–46.

Любомирский. Засыхание еловых насаждений / Любомирский // Лесн. журн. – Вып. 10. – 1882. – С. 623–625.

Марченко, Я. И. Феромонизация энтомониторинга в лесах Беларуси: результаты и их оценка / Я. И. Марченко // Международ. науч.-техн. конф. «Леса Беларуси и их рациональное использование». – Минск, 2000. – С. 216–218.

Маслов, А. Д. Зоны массовых размножений стволовых вредителей в лесах СССР. Проблемы защиты таёжных лесов (матер. совещ.) / А. Д. Маслов. – Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1971. – С. 99–100.

Маслов, А. Д. Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории СССР / А. Д. Маслов // Лесоведение. – 1972. – № 6. – С. 77–87.

Маслов, А. Д. Размножение стволовых вредителей ели в очагах корневых гнилей // Защита леса от вредителей и болезней : сб. тр. ВНИИЛМ / А. Д. Маслов. – М. : Лесн. пром-сть, 1973. – С. 84–101.

Маслов, А. Д. Вспышка массового размножения короеда типографа под влиянием засух 1972–1975 гг. / А. Д. Маслов // Новейшие достижения лесной энтомологии» (по материалам VIII съезда ВЭО). – Вильнюс, 1981. – С. 99–105.

Маслов, А. Д. Короед типограф как фактор сукцессионных процессов в еловых насаждениях / А. Д. Маслов // Сб. Всерос. науч.-техн. конф. «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов». – Тез. докл. – Т. 3. – М., 1999. – С. 65–66.

Маслов, А. Д. Новая волна массового размножения короеда типографа в ельниках Восточной Европы / А. Д. Маслов // Лесн. хоз-во. – 2003. – №1. – С. 30–31.

Маслов, А. Д. Влияние температуры и влажности на стволовых вредителей леса / А. Д. Маслов. – Пушкино : ВНИИЛМ, 2008. – 26 с.

Маслов, А. Д. Стволовые вредители леса / А. Д. Маслов, Ф.С. Кутеев, М.В. Прибылова. – М. : Лесн. пром-сть, 1973. – 144 с.

Маслов, А. Д. Оценка показателей размножения короеда типографа / А.Д. Маслов, Л.С. Матусевич // Защита леса от вредителей и болезней : сб. научн. тр. ВНИИЛМ. – М., 1986. – С. 32–42.

Маслов, А. Д. Факторы смертности короеда типографа // А.Д. Маслов, Л.С. Матусевич // Лесоведение. – № 6. – 1990. – С. 11–18.

Маслов, А. Д. Хроника и основные закономерности массовых размножений короеда типографа / А. Д. Маслов, Л. С. Матусевич // Лесной вестник МГУЛ. – № 2 (27), 2003. – С. 47–54.

Маслов, А. Д. Роль клещей (*Asaia*) в популяционной динамике короедов (*Coleoptera, Scolytidae*) / А. Д. Маслов, Л. С. Матусевич // Лесн. вестник МГУЛ. – 2008. – № 1 (58). – С. 66–73.

Маслов, А. Д. Защита леса от вредных насекомых в Швеции / А. Д. Маслов, Г. Э. Озолс // Лесн. хоз-во, 1987. – № 9. – С. 62–65.

Матусевич, Л. С. Прирост ели по диаметру как показатель опасности размножения короеда типографа / Матусевич Л. С., Маслов А. Д. // Лесоведение, 1982. – № 3. – С. 61–67.

Матусевич, Л. С. Популяционные показатели короеда-типографа (*Ips tyrographus* L) в ельниках зоны хвойно-широколиственных лесов : автореф. канд. дис. / Л.С. Матусевич. – М. : МГУЛ, 1994. – 19 с.

Мельникова, Н. И. О возможности борьбы с короедами типографом и двойником во время их зимовки // Сб. работ по лесн. хоз-ву ВНИИЛМ / Н. И. Мельникова. – Вып. 36. – М. : Гослесбумиздат, 1958. – С. 240–244.

Мельникова, Н. И. Вторичные вредители ели и меры борьбы с ними в лесах Подмосковья : автореф. канд. дис./ Н.И. Мельникова – М., 1959. – 12 с.

Мельникова, Н. И. Биология и экология короедов-типографа, двойника и гравера в Подмосковных лесах / Н.И. Мельникова // Сб. работ по лесн. хоз-ву ВНИИЛМ. – Вып. 43. – М.-Л. : Гослесбумиздат, 1960. – С. 18–45.

Методические рекомендации по надзору, учёту и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов. МПР РФ, ФАЛХ. – Пушкино : ВНИИЛМ, 2006. – 108 с.

Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Справочник. – Т. 3. – М. : ВНИИЛМ, 2004. – 200 с.

Мозолевская, Е. Г. Экология популяций сосновых лубоедов и стратегия управления их численностью : автореф. докт. дис. /Е. Г. Мозолевская.– М., 1983. – 34 с.

Мозолевская, Е. Г. Анализ популяций сосновых лубоедов / Е. Г. Мозолевская // Тр. всесоюзн. энтомологич. об-ва – Т. 65. – 1983 а. – С. 19–40.

Мозолевская, Е. Г. Особенности развития вспышки массового размножения короеда типографа в ближнем Подмосковье / Е. Г. Мозолевская, В. А. Липаткин // Лесн. хоз-во. – № 1. – 2003. – С. 31–33.

Наставление по надзору, учёту и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей леса. – М. : Гослесхоз СССР, 1975. – 89 с.

Никитский, Н. Б. Насекомые – хищники короедов и их экология / Н. Б. Никитский – М. : Наука, 1980. – 232 с.

О повреждении леса короедами // Лесн. журн. – Вып. 6. – 1887. – С. 667–668.

Овчинникова, В. С. Влияние рубок ухода на санитарное состояние еловых культур / В. С. Овчинникова, А. Д. Маслов // Лесн. хоз-во. – № 3. – 1994. – С. 27–29.

Огибин, Б. Н. Соотношение полов и размеры жуков молодого поколения при различной плотности поселения *Ips typographus* (Coleoptera, Ipsidae) / Б. Н. Огибин// Зоологич. журн. – Т. 52. – Вып. 9. – 1973. – С. 1417–1419.

Огибин, Б. Н. Регуляция численности короеда-типографа (*Ips typographus*) : автореф. канд. дис./ Б.Н. Огибин – М. : МГУ, 1974. – 24 с.

Огибин, Б. Н. О регуляции плотности популяции *Ips typographus* (Coleoptera, Ipsidae) на преимагинальных стадиях развития /Б.Н Огибин // Зоологич. журн. – Т. 53. – Вып 1. – 1974. – С. 40–50.

Огибин, Б. Н. Насекомые – ксилофаги лесов европейского Севера и борьба с ними / Б.Н. Огибин – Архангельск : АИЛиЛХ, 1989. – 27 с.

Панина, Н. Б. Развитие короеда-типографа в Подмосковье / Н. Б. Панина // Лесн. хоз-во. – 1976. – № 12. – С. 73–76.

Погориляк, И. М. Влияние высоты расположения лесов и экспозиции склонов на циклы развития короедов (Ipidae, Coleoptera) / И. М. Погориляк // Защ. горн. лесов от вред. и бол. – Ереван, 1965. – С. 70–73.

Разумова, Л. А. Агрометеорологические особенности засухи 1972 г. на европейской территории СССР по сравнению с засухами прошлых лет // ТЎр. Гидрометеорологич. н.-и. центра СССР / Л. А. Разумова, Е. С. Уланова, Е. Д. Склярова. – Л. : Гидрометеиздат, 1975. – С. 3–28.

Рекомендации по использованию феромонов для мониторинга численности основных вредителей леса в России. – Пушкино : ВНИИЛМ, 2007. – 23 с.

Семёнов, С. М. Выявление климатогенных изменений / С. М. Семёнов, В. В. Ясюкевич, Е. С. Гельвер. – М. : Метеорология и гидрология, 2006. – 324 с.

Скугравы, В. Вспышки массового размножения короеда-типографа в Европе во второй половине XX в. / В. Скугравы // Лесохоз. информ. – № 2. – 2004. – С. 48–58.

Смирнов, С. И. Пути оптимизации системы управления лесами в связи с массовым усыханием ели европейской в Российском Полесье / С. И. Смирнов // Комплексные меры по подавлению вспышки массового размножения короеда-типографа. – Пушкино : Рос. центр защиты леса, 2001. – С. 23–26.

Старк, В. Н. Короеды. Фауна СССР. Жесткокрылые / В. Н. Старк. – Т. XXXI. – М.-Л. : Изд. АН СССР, 1952. – 462 с.

Тимофеев, В. П. Отмирание ели в связи с недостатком влаги в почве / В. П. Тимофеев // Лесн. хоз-во. – № 9. – 1939. – С. 6–15.

Тимофеев, В. П. Борьба с усыханием ели / В. П. Тимофеев – М. : Гослестехиздат, 1944. – 48 с.

Тимофеев, В. П. Повреждения леса и животный мир. Климатические повреждения / В. П. Тимофеев – М., 1964. – С. 482–492.

Турский, М. К. Из поездки в некоторые леса средней и южной России / М. К. Турский // Лесн. журн. – Вып. 5, 6. – 1884. – С. 239–325; 293–296.

Турский, М. К. О последствиях климатических влияний на лес в окрестностях Москвы летом 1887 г. Отчёты Моск. лесн. о-ва за 1887 г. / М. К. Турский. – М., 1902. – С. 45–55.

Федотов, М. А. Вспышка массового размножения короеда-типографа в Тверской области и система мероприятий по улучшению лесопатологического состояния ельников / М. А. Федотов, К. Р. Кау-

пуш//Система мероприятий по улучшению лесопатологического состояния ельников европейской части России (тез.докл.). – Голицыно, 2002. – С. 84–87.

Фёдоров, Н. И. Массовое усыхание ели в лесах Беларуси и роль в нём грибных болезней / Н.И. Фёдоров, Е.С. Раптунович // Проблемы лесн. фитопатологии и микологии. – М., 1997. – С. 101–103.

Фёдоров, Н. И. Особенности формирования еловых лесов Беларуси в связи с их периодическим массовым усыханием / Н.И. Фёдоров, В.В. Сарнацкий. – Минск : Тэхналогія, 2001. – 180 с.

Фомин, М. О короедах и вредителях леса в Нижегородской губ. / М. Фомин. – Лесовод, 1926. – С. 74–75.

Харитонов, Н. З. Энтомофаги короедов хвойных пород / Н. З. Харитонов. – М. : Лесн. пром-сть, 1972. – 128 с.

Хансен, Е. Э. Биохимические изменения и холодостойкость у зимующих жуков короеда типографа *Ips typographus* L. (Coleoptera, Ipsidae) / Е.Э. Хансен, М.О. Вийк, А.К. Луйк // Энтомологич. обозр., 1980. – Т. 59. – № 2. – С. 249–253.

Чубуков, Л. А. Погода лета 1938 г. на Европейской территории Союза / Л. А. Чубуков // Метеорол. и гидрология. – № 7. – 1940. – С. 17–23.

Шевырёв, И. Я. Деятельность короедов в Духовщинском лесничестве Смоленской губернии в 1882–1883 годах по данным 1887 года. / И. Я. Шевырёв // Лесн. журн. – Вып. 5. – 1888. – С. 741–755.

Шевырёв, И. Я. Опустошительное размножение короедов в Средней России с 1882 по 1894 г. и попытки борьбы с ним / И. Я. Шевырёв // Сел. хоз-во и лесоводство. – Ч. 183. – № 3. – 1896. – С. 523–545.

Юницкий, А. А. Заражённость лесов Мари-области грибными заболеваниями / А. А. Юницкий. // Изв. Казанск. ин-та с.-х. и лесовод. – № 1. – 1927. – 21 с.

Юркевич, И. Д. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии / И.Д. Юркевич, В.С.Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1965. – 228 с.

Якайтис, Б. Факторы, определяющие численность короеда-типографа в различных фазах онтогенеза / Б. Якайтис, В. Валента, В. Гавялис // Тр. ЛитНИИЛХ. – Т. 22. – 1982. – С. 66–76.

Annala, E. Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) / E. Annala // Ann. zool. fennici, 1969. – V. 6. – № 2. – P. 161–208.

Annala, E. Sex ratio in *Ips typographus* L. / E. Annala // Ann. entomol. fenn., 37. № 1, 1971. – P. 7–14.

Austara, O. On the longevity of *Ips typographus* L. adults. / O.Austara , F. Madtgaard // Z. angew. Entomol. B. 102. – № 1, 1986. – S. 15–21.

Austara, O. Bivoltinism in *Ips typographus* L. in Norway, and second generation /O. Austara, H.Pettersen, A.Bakke // Med. fra Norsk. Inst. Skogsforskning. – B. 33. – № 7. – 1977. – S. 271–281.

Bakke, A. Spruce bark beetle, *Ips typographus*: pheromone production and field response to synthetic pheromones /A. Bakke. – Naturwissenschaften, 1976, 63. – № 2. – P. 92.

Bakke, A. The utilization of aggregation feromone for the control of the spruce bark beetle/ A.Bakke //Insect Pheromone Technol. : Chem. and Appl. Symp 182-nd Meet. Amer. Cyem. Soc.– New York, 1981. – Washington D. C., 1982. – P. 219–229.

Bakke, A. Seasonal flight activity and attack pattern of *Ips typographus* in Norway under epidemic conditions /A. Bakke, O.Austara, H.Pettersen // Med. fra Norsk Inst. for skogsforskning, 1977, 33, 6. – P. 255–268.

Biermann, G. Zur Überwinterung des Buchdruckers *Ips typographus* L. in der Bodenstreu/ G.Biermann //Z. angew. Entomol., B. 84. – № 1, 1977. – S. 59–74.

Bombosch, S. A new possibility to use bark beetle pheromones? /S. Bombosch //Proc. 18-th Int. Congr. Entomol.. – Vancouver, 1988. – P. 415.

Botterweg, P. F. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content / P.F.Botterweg // Z. angew. Entomol. – 1982, Bd. 94. – № 5. – S. 466–489.

Byers, J. A. Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests / J.A.Byers // Ecol. Modell. 2000, 125. – № 2–3. – P. 231–243.

Cobb, F.W. Theory on relationships between oxidant injury and bark beetle infestation /F.W. Cobb, D.L.Wood , R.W.Stark , I.R.Parmeter. – Hulgardia, 1968, 39. – № 6. – P. 141–152.

Eidmann, H. H. Recognition of the trophic environment in requisite-governed forest insects /H.H. Eidmann // Collog. int. CNRS, 1977. – № 265. – P. 151–161.

Eidmann, H. H. Management of the spruce bark beetle *Ips typographus* in Scandinavia using pheromons /H.H. Eidmann // Proc. 10. Internat. Congr. of Plant Protection– Brighton, 1983. – V. 3. – P. 1042–1050.

Forsse, E. Migration in Bark Beetles with special reference to the spruce bark beetle *Ips typographus* / E.Forsse // Dissertation, Sverige Lantbruksuniversitet– Uppsala, 1989. – 62 p.

Forsse, E. Migration in bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight / E.Forsse , Ch.Solbreck // Z. angew. Entomol., Bd. 100, H. 1, 1985. – S. 47–57.

Gries, G. Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.) / G.Gries // Z. angew. Entomol., 1985. – Bd. 99. – № 1. – S. 12–20.

Harding, S. Seasonal activity of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in Denmark /S. Harding, H.P.Ravn // Z. angew. Entomol., 1985, 99. – № 2. – P. 123–131.

Kangas, E. Über die Orientierungsphase der Borkenkäfer auftretenden Prinzipien / E. Kangas // Z. angew. Entomol., 1975, 77. – № 3. – S. 317–325.

Lindelow, A. Sex-specific emergence of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) and flight behavior in response to pheromone sources following hibernation / A.Lindelow , J.Weslien// Canad. Entomologist.– V. 118, 1986. – P. 59–67.

Martinek, V. Príspevek k osvetlení problemu sesterskeho pokolení u kurovce *Ips typographus* L./ V. Martinek// Sb. Československé Akad. zeměd. Ved «Lesnictví». – XXIX, 9, 1956. – P. 615–644.

Martinek, V. O puvodu cervencových vln rojení a naletu kurovce *Ips typographus* L. v horských oblastech / V. Martinek //Lesn. prace, 1957, 36. – № 7. – P. 281–283.

Martinek, V. Problem natality a gradace kurovce *Ips typographus* L. ve střední Evropě /V.Martinek// Rozpr. Českoslov. Acad. ved. Rada MPV. 71 (3) /. – P. 1–78.

Nef, L. Variabilité morphologique d *LPS typographus* en, relation avec diverses caractéristiques écologiques / L. Nef . // Belg. J. Zool., 1990, 120. – № 1. – C. 49.

Niemeyer, H. Erfahrungen mit der rindenbrutender Borkenkäfer / H. Niemeyer // Österreichische Forstzeitung, 1987. 3. – S. 29–31.

Nilssen, A. Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland/ A. Nilssen // Ann. entomol. fenn. 1984, 50. – № 2. – P. 37–42.

Nilssen, A. C. Accidental dispersal and colonization of forest beetles. / A.C.Nilssen// Proc. 18th Int. Congr. Entomol.. – Vancouver, 1988. – P. 437.

Nuorteva, M. Kirjanpaina (*Ips typographus* L.) kuusirajan pohjoispuolelta. / M.Nuorteva // Suomen hyönteistieteellinen aikakauskirja. – V. 21. – № 4. – 1955. – P. 195–196.

Ohnesorge, B. Waldschaden durch Käfer. / B. Ohnesorge // Sammelreferat über die Bull Entomol.– Aus der Abteilung Schädlingsbekämpfung der

Nieders. Forstl. Versuchsanstalt, Göttingen. Forstarchiv, 1955, 26. – № 12. – S. 274–283.

Pettersen, H. Overvintringsforhold hos stor granbarkbille *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). / H. Pettersen, O. Austara // Medd. Norsk inst. skogforsk. – V. 31. – № 11. – 1975. – P. 569–580.

Rainey, R. C. Insect flight: new facts – and old fantasies? / R. C. Rainey // Insect Locomot. Proc. Simp. 4.5. 17 Int. Congr. Entomol. – Berlin, Hamburg, 1985. – P. 241–244.

Richter, D. Erfahrungen und Erkenntnisse zur Anwendung von Lockstoff-Fallen bei der Borkenkäferbekämpfung. / D. Richter // Soz. Forstwirtschaft, 3, 1987. – S. 85–88.

Rudinsky, J. A. Chemoacoustically induced behavior of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) / J. A. Rudinsky // Z. angew. Entomol., 1979. – V. 88. – № 5. – P. 537–541.

Rudinsky, J. A. Atraktivita lykozrouta smrkoveho (*Ips typographus* L.) k terpenum a feromonum / J. A. Rudinsky, V. Novak, P. Švihra // Lesnictví, V. 16. – Č. 12. – P. 51–62.

Sanders, W. Ein Beitrag zum Verhalten des Buchdruckers *Ips typographus* L. während Flugphase / W. Sanders // Anz. Schädlingsk., Pflanzenschutz, Umweltschutz, 1984. – Bd. 57. – № 7. – S. 131–134.

Sanders, W. Untersuchungen über die Aktivitätsdichte des Buchdruckers *Ips typographus* in Laubwäldern und in offener Landschaft. / W. Sanders // Z. angew. Entomol., 1987. – Bd. 103. – № 3. – S. 240–249.

Schlyter, F. Pheromone production and research governing attack dynamic in *Ips typographus* / F. Schlyter, O. Anderbrant // Proc. 18th Inter. Congr. – Entomol. Vancouver, 1988. – P. 409.

Schneider-Orelli, O. Weitere Untersuchungen in Schweizerischen Borkenkäferherden / O. Schneider-Orelli, W. Kuhn // Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, Jg. 99. – № 9/10. – 1948. – S. 510–542.

Schönherr, J. Importance of visual stimuli in the selection behavior of bark beetles / J. Schönherr // Collog. int. CNRS, 1977. – № 265. – P. 187–193.

Schopf, A. Zum Einfluss der Fotoperiode auf die Entwicklung und Kalteresistenz des Buchdruckers *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) / A. Schopf // Anz. Schädlingsk., Pflanzenschutz, Umweltschutz, 1985, B. 58. – № 4. – S. 73–75.

Schwerdtfeger, F. Patogenese der Borkenkäfer-Epidemie 1946–1950 in Nordwestdeutschland. / F. Schwerdtfeger // Schr. Forst. Fak. Univ. Göttingen u. Mitt. Niedersachs. Forst. Versuchs-Anst., Bd. 13/14. – 1955. – 135 S.

Skogsinsekter och skogsskydd. Sveriges Skogsvårdsförbunds Tidskrift, № 2. – 1985. – 75 S.

Skuhravy, V. Lykozrout smrkovy (*Ips typographus* L.) a jeho calamity / V. Skuhravy. – Agropoj, 2002. – 196 pp.

Solbreck, Ch. Insect migration strategies and population dynamics / Ch. Solbreck // Contrib. Mar. Sci., 1985, 27. – P. 641–662.

Stenseth, N. Chr. Observations on dispersal in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) / N. Stenseth // Fauna norv., 1984. – B. 31. – № 2. – P. 106.

Švihra, P. Možno predvídať rojenie lykozrúta smrekového? / P. Švihra // Les (Bratislava), 1970. – R. XXVI, 4. – P. 170–173.

Švihra, P. K populacnej dynamike lykozrúla smrekového *Ips typographus* L. v oblasti Horehronia / P. Švihra. – Ved. pr. Vysk. Ustavu lesn. // Zvolene, 1973. – R. 18. – S. 227–258.

Thalenhorst, W. Grundzuge der Populationsdynamik des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. / W. Thalenhorst // Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und Mitteilungen der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, B. 21, Frankfurt. – M., 1958. – S. 1–126.

Wellington, W. G. Biometeorology of dispersal / W. G. Wellington // Bull Entomol. – Soc. Amer., 1983. – V. 29. – № 3. – P. 24–29.

Weslien, J. Recapture of market spruce bark beetles (*Ips typographus*) in pheromone traps using areawide mass trapping / J. Weslien, A. Lindelow // Can. J. Forests. Res., 1990. – V. 20. – № 11. – P. 1786–1790.

Wild, M. Entwicklung des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. im Hochschwarzwald (1000–1200 m.u.M.) und ihre Abhängigkeit von Klima 1947–1950 / M. Wild // Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br., 1953, 43. – № 2. – S. 121–176.

Winter, T. G. Interceptions of exotic bark beetles (Col., Scolytidae) on timber imports into Great Britain, 1980–1988 / T. G. Winter // Entomol. Mon. Mag., 1991. – V. 126. – № 1520–1523. – P. 13–18.

Zumr, V. Podklady pro prognozu jarního rojení hlavních druhů kůrovce (Coleoptera, Scolytidae) na smrku ztepilém (*Picea excelsa* L.) / V. Zumr // Lesnictví, 1982, 28. – № 11. – S. 941–960.

Zumr, V. Zum Geschlechtsverhältnis von *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) in Pheromonfallen. / V. Zumr // Anz. Schädlingsk. Pflanzenschutz, Umweltschutz., B. 55, № 5. 1982. – S. 68–71.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
1. БИОЛОГИЯ КОРоеДА-ТИПОГРАФА.....	4
1.1. Систематическое положение, распространение, кормовые породы	4
1.2. Стации обитания	5
1.3. Биология короедной семьи.....	7
1.4. Распределение короеда-типографа на дереве и в насаждении	22
1.5. Короед-типограф и типы отмирания ели	24
1.6. Факторы смертности и выживаемость короеда- типографа	28
2. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КОРоеДА-ТИПОГРАФА.....	36
2.1. Резервации короеда-типографа.....	36
2.2. Очаги массового размножения, их классификация.....	38
2.3. Миграции короеда-типографа.....	44
2.4. Факторы динамики численности короеда-типографа.....	47
2.5. Влияние условий обитания на динамику численности короеда-типографа	50
2.6. Популяционные показатели и их градологическое значение	52
3. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ КОРоеДА-ТИПОГРАФА И УСЫХАНИЯ ЕЛОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ	61
3.1. Хроника массовых размножений короеда-типографа в Восточной Европе	61
3.1.1. Обзор усыхания ельников от короеда-типографа в период до 1972 г.	61
3.1.2. Массовое размножение короеда-типографа и усыхание еловых насаждений после засух 1972– 1975 гг.	66
3.1.3. Некоторые локальные усыхания еловых насаждений	69

3.1.4. Массовое размножение короеда-типографа и усыхание ели в 1993–2003 гг.	71
3.1.5. Усыхание ельников в таёжной зоне европейской части России	83
3.2. Массовые усыхания еловых насаждений в Западной Европе	91
3.3. Зонирование европейской части России по усыханию ельников	92
3.4. Оценка факторов усыхания еловых насаждений	95
3.4.1. Лесоводственные факторы	95
3.4.2. Погодные факторы	96
3.4.3. Патологические факторы	98
3.4.4. Роль хозяйственной деятельности	104
3.5. Последствия усыхания ельников	105
4. МОНИТОРИНГ И ПРОГНОЗ РАЗМНОЖЕНИЙ КОРоеДА-ТИПОГРАФА	107
4.1. Организация мониторинга	107
4.2. Оценка состояния еловых насаждений и популяции короеда-типографа	108
4.3. Феромонный надзор	112
4.4. Прогноз размножений короеда-типографа	113
5. УПРАВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЯМИ КОРоеДА-ТИПОГРАФА И ЗАЩИТА ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ	114
5.1. Лесохозяйственные мероприятия	115
5.2. Санитарная профилактика	117
5.3. Лесопатологический мониторинг	117
5.4. Санитарно-оздоровительные мероприятия	118
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	121
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	123

**Алексей Дмитриевич
МАСЛОВ**

**КОРОЕД-ТИПОГРАФ И УСЫХАНИЕ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ
(монография)**

Редактор *М. М. Сергеева*

Корректор *Е. А. Волосникова*

Компьютерная верстка *Л. М. Харина*

Формат 60х90¹/₁₆
Тираж 300 экз.

Объем 8.5 печ. л.

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства
и механизации лесного хозяйства

141200, г. Пушкино Московской обл., ул. Институтская, д.15
Тел.: (8-253) 2-46-71 факс: 993-41-91