

УДК 630\*(453+22)

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.116

## ВЛИЯНИЕ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА НА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ПИХТОВЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ \*

*Н.М. Дебков, канд. с.-х. наук, науч. сотр.*

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, д. 10/3, г. Томск, Россия, 634055; e-mail: nikitadebkov@yandex.ru

Проблема инвазий насекомых в лесные экосистемы является широко распространенной в мире. В предлагаемой статье рассматривается воздействие инвайдера – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. – на онтогенетическую структуру лесов с доминированием пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. Исследования проведены в западносибирском очаге инвазии в 2016–2017 гг. Установлено, что наименее подвержены воздействию уссурийского полиграфа насаждения с левосторонней онтогенетической структурой. Пихтачи с правосторонней структурой менее устойчивы и за редким исключением достаточно быстро деградируют. Насаждения со смешанным типом онтогенетической структуры занимают промежуточное положение. Отмечена высокая резистентность пихтовых лесов с постгенеративным типом и в целом сообществ с долевым участием деревьев постгенеративного онтогенетического состояния выше 30...40 %. Показано, что существует единый механизм инвазии уссурийского полиграфа для насаждений всех типов онтогенетической структуры, который заключается в первоочередной атаке короедов на поздние виргинильные и молодые генеративные пихты. С течением времени эти деревья могут полностью выпадать из состава сообществ, а средневозрастные и старые генеративные деревья – повреждаться в значительной степени. Во время массового размножения полиграфа наблюдается значительная гибель также ранних виргинильных пихт (до 50 %), что приводит к эффекту искусственного омоложения подроста и снижению его морфологических параметров.

*Ключевые слова:* пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb., уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf., онтогенетическая структура, инвазия, Западная Сибирь.

### *Введение*

Вопросам влияния растительноядных насекомых на лесные экосистемы уделяется очень много внимания как в отечественной науке [6, 9], так и за рубежом [12, 18, 19]. Особую актуальность приобретают работы по оценке воздействия инвазивных (чужеродных) насекомых на древесные виды [1, 5, 11, 13, 16]. Изучаются многие аспекты этого влияния, вплоть до видообразования у растений в результате избирательного воздействия насекомых [17]. В немногочисленных публикациях, в основном энтомологической направленности и близких по тематике к предлагаемой статье [14, 20], рассматривается влияние

---

\*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-44-700782 p-a).

*Для цитирования:* Дебков Н.М. Влияние уссурийского полиграфа на онтогенетическую структуру пихтовых лесов Западной Сибири // Лесн. журн. 2018. № 5. С. 116–125. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.116

растений на насекомых, по большей части в аспекте привлекательности деревьев разных онтогенетических состояний в качестве кормового субстрата.

Наши исследования направлены на оценку воздействия дальневосточного инвайдера – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf., на онтогенетическую структуру пихтовых насаждений на территории вторичного (инвазивного) ареала в пределах Западной Сибири.

#### *Объекты и методы исследования*

Исследования проводились в 2016–2017 гг. на территории Томской области – в одном из регионов-реципиентов инвазии уссурийского полиграфа. Экспедиционными работами были охвачены 8 из 16 административных районов области (Томский, Асиновский, Первомайский, Тегульдетский, Шегарский, Кривошеинский, Бакчарский и Чаинский). В ходе выполнения полевых работ были обследованы пихтовые насаждения, расположенные как в эксплуатационных лесах, так и в лесах разных категорий защитности, включая особо охраняемые природные территории (Ларинский, Поскоевский, Томский и Калтайский заказники).

Методика работ заключалась в закладке пробных площадей (ПП) общепринятыми методами и определении онтогенетических состояний деревьев и подроста пихты сибирской в очагах инвазии короеда (уссурийского полиграфа) с учетом разработанной периодизации онтогенеза пихты сибирской [7]. Для изучения онтогенетических спектров древесного яруса заложено 14 ПП, на которых измерено 1035 деревьев пихты, исследование влияния инвайдера на онтогенетическую структуру подроста пихты проведено на 11 ПП, где измерено 1042 экземпляра.

Все исследованные популяции относятся к нормальному типу онтогенетического спектра [8], т. е. представлены деревьями пихты всех онтогенетических состояний, начиная от всходов и заканчивая старыми генеративными экземплярами. В нашей работе онтогенетическая структура ценопопуляции исходя из лесохозяйственных соображений была разделена на 2 составляющие: древесный полог (включая 2-й ярус) и подрост. В свою очередь спектр древесного полога, ввиду существенного отличия долевого участия деревьев того или иного онтогенетического состояния, классифицировали с выделением типов онтогенетических спектров, увязав их с группами типов возраста: виргинильный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный, которым соответствуют средневозрастное, приспевающее, спелое и перестойное насаждения, где преобладают соответственно поздние виргинильные, молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья.

Также модифицировали для решения задач исследования общепринятую в ботанической науке классификацию онтогенетических спектров (левосторонние, правосторонние), дополнив ее смешанным онтогенетическим спектром, в котором деревья разных онтогенетических состояний имеют примерно одинаковые доли или распределение характеризуется бимодальностью. Данная классификация применялась только к древесному пологу (включая 2-й ярус).

Анализ онтогенетических спектров древесного яруса проводили, вычисляя индекс возрастности ценопопуляции (средняя возрастность ценопопуляции) [10], индекс восстановления (отношение числа прегенеративных деревьев к сумме прегенеративных и генеративных), индекс старения (отношение числа постгенеративных к общему числу деревьев) [2], индекс эффективности (средняя эффективность ценопопуляции) [4].

С определенной долей условности мы относили такие онтогенетические состояния, как проростки, ювенильные, ранние и поздние иматурные и ранние виргинильные особи, к лесоводственной категории «подрост». Поздние виргинильные считали идентичными 2-му ярусу, молодые, средневозрастные и старые генеративные – древостою.

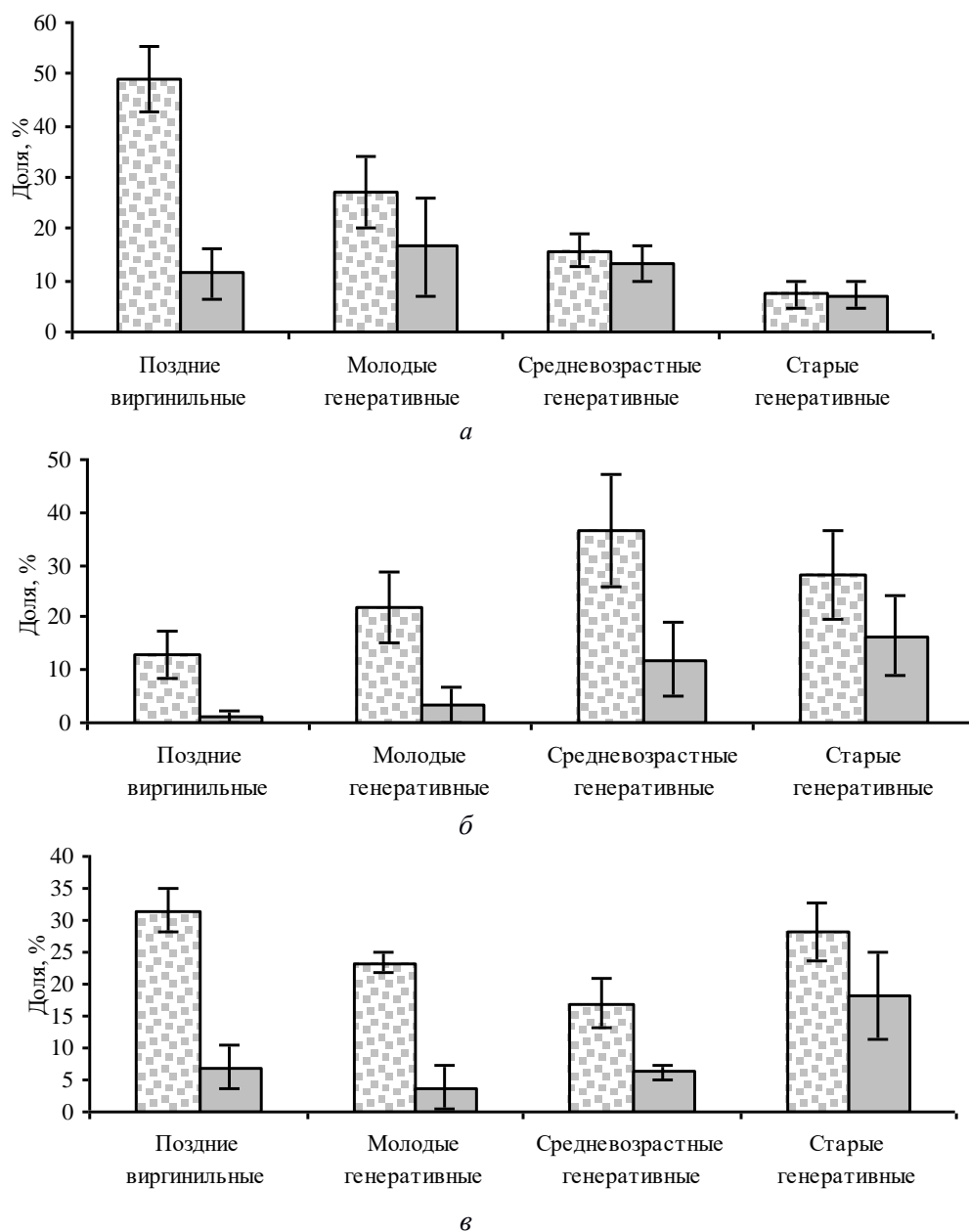
Статистическая обработка экспериментального материала проводилась общеизвестными способами. При расчетах корреляционных зависимостей, поскольку сравнивались данные как количественного характера, так и порядковые, применялась ранговая корреляция Спирмена.





#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Обследованные пихтовые насаждения являются типичными (фоновыми) для южной тайги Западной Сибири и относятся к двум основным типам леса: мшистому (зеленомошному) и разнотравному. Одна из характерных особенностей пихтовых лесов в равнинной тайге заключается в том, что из-за их довольно узкой экологической амплитуды топически они приурочены к местобитаниям с повышенной трофностью и оптимальным режимом увлажнения. Это подтверждается небольшим варьированием классов бонитета (II-III). По составу насаждения представляют собой смешанные древостои с участием пихты от 4 до 7 единиц (модальное значение 4-5). Возрастная структура более гетерогенна и колебания ее составляют от 60 до 110 лет по основному поколению пихты. В целом для пихтовых лесов типична разновозрастность, как и для обследованных насаждений.

Санитарное состояние изученных пихтовых насаждений сильно варьирует. Средневзвешенная категория состояния (СКС) колеблется от 1,4 (отсутствие деградации) в пихтовом древостое, расположенном в Калтайском заказнике (ПП № 60-17), до 5,2 (полная деградация) в насаждении с доминированием пихты, находящемся на территории Чаинского лесничества (ПП № 53-17). Рассматривая санитарное состояние пихтачей в разрезе типов онтогенетических структур, отмечаем, что в насаждениях с левосторонним спектром СКС составляет  $3,0 \pm 0,6$  (с размахом от 1,6 до 4,6), с правосторонним –  $3,6 \pm 0,8$  (от 1,4 до 5,2), со смешанным –  $3,8 \pm 0,5$  (от 2,3 до 5,1).

*Трансформация онтогенетической структуры древесного полога.* Обследованные пихтовые насаждения с левосторонним онтогенетическим спектром (см. рисунок) представлены ПП № 50-17 (Кривошеинское лесничество), № 54-17 (Поскоевский заказник), № 61-17 (Тимирязевское лесничество), № 62-17 и 63-17 (Калтайский заказник). Все насаждения относятся к виргинильному типу онтогенетической структуры, за исключением ПП № 50-17, где она прегенеративная. Доля погибших деревьев достаточно сильно варьирует (от 23 до 92 %), но имеется связь с давностью инвазии. В частности, достоверно известно, что уссурийский полиграф начал массовое размножение на территории Калтайского заказника (и смежного с ним Тимирязевского лесничества) в 2011 г., несколько позднее он появился в Кривошеинском лесничестве и только недавно в Поскоевском заказнике. При этом инициальная стадия инвазии сопровождается, как правило, отпадом исключительно поздних виргинильных и молодых генеративных деревьев. Далее увеличивается доля погибших деревьев этих онтогенетических состояний и к ним добавляются средневозрастные и старые генеративные особи. В нашем случае для данных насаждений среди средневозрастных и старых генеративных особей существенный отпад,



Пихтовые насаждения с левосторонним (а), правосторонним (б) и смешанным (в) онтогенетическими спектрами до  и после  воздействия уссурийского полиграфа  
Fir plantations with a left-sided (a), right-sided (б), mixed (в) ontogenetic spectrum before  and after  four-eyed fir bark beetle pressure

превышающий естественный (фоновый) уровень, не зафиксирован ( $2,0 \pm 0,7$  и  $1,2 \pm 0,7$  % соответственно), отпад более молодых деревьев – от  $10,0 \pm 2,9$  % среди молодых генеративных до  $38,0 \pm 10,4$  % у поздних виргинильных пихт. При этом значительный отпад среди средневозрастных и особенно старых генеративных деревьев наблюдается в тех насаждениях, где деревья этих онтогенетических состояний составляют незначительную величину (менее 5...10 %).

Обследованные пихтовые насаждения с правосторонним онтогенетическим спектром представлены ПП № 51-17 (Кривошеинское лесничество), № 53-17 (Чаинское лесничество), № 57-17 (Бакчарское лесничество) и № 60-17 (Томский заказник). Все насаждения относятся к генеративному типу онтогенетической структуры, за исключением ПП № 60-17, где она постгенеративная. Доля погибших деревьев также достаточно сильно варьирует (от 18 до 89 %), но имеется связь с типом онтогенетической структуры. В частности, доля погибших деревьев в насаждениях с генеративным типом составляет 80...89 %, а с постгенеративным – 18 %. При этом отпад деревьев в насаждениях с генеративным типом охватывает все онтогенетические состояния и характеризуется полным отпадом поздних виргинильных и молодых генеративных деревьев, в живых остается  $6,0 \pm 2,1$  % средневозрастных генеративных и  $10,7 \pm 1,2$  % старых генеративных пихт. Совершенно иная картина в насаждении с постгенеративным типом, где поздние виргинильные особи погибли на 69 %, молодые генеративные – на 28 %, а среди средневозрастных и старых генеративных особей отпад не существенен (6 %). Стоит отметить, что встречаемость пихтовых насаждений постгенеративного типа невелика и они приурочены в основном к защитным лесам, как, например, в данном случае к категории ООПТ «Томский заказник».

Обследованные пихтовые насаждения со смешанным онтогенетическим спектром представлены ПП № 52-17 (Кривошеинское лесничество), № 55-17 (Шегарское лесничество), № 56-17, 58-17 и 59-17 (Бакчарское лесничество). Большая часть насаждений относится к виргинильному типу онтогенетической структуры, за исключением ПП № 52-17, где она постгенеративная, и № 56-17, где она генеративная. Доля погибших деревьев также достаточно сильно варьирует (от 27 до 94 %). При этом отпад деревьев в насаждении с постгенеративным типом охватывает все онтогенетические состояния и характеризуется почти полным отпадом поздних виргинильных и молодых генеративных деревьев, живыми выявлено 50 % средневозрастных генеративных и практически все старые генеративные пихты, т. е. характер воздействия аналогичен выше описанному в Томском заказнике. В насаждении с генеративным типом, где также полностью погибли поздние виргинильные и молодые генеративные деревья, в живых осталась только часть средневозрастных (10 %) и старых генеративных (15 %) пихт. Этот характер аналогичен таковому в насаждениях с генеративным типом в других местах. В насаждениях виргинильного типа преимущественно наблюдается гибель поздних виргинильных и молодых генеративных деревьев от 25 до 100 %, среди средневозрастных и старых генеративных особей либо существенный отпад не зафиксирован, либо в живых остается 25...50 % средневозрастных и 70 % старых генеративных пихт.

В рамках анализа полученного материала сформулировали гипотезу, опираясь на работу [15], согласно которой пихтовые насаждения с виргинильным типом онтогенетической структуры и/или левосторонним онтогенетическим спектром более устойчивы к воздействию уссурийского полиграфа. Корреляционный анализ показал, что действительно умеренная положительная связь между онтогенетической структурой (спектром) пихтовых лесов и степенью повреждения имеется ( $r = +0,40...0,41$ ).

В то же время отмечено отсутствие связи с индексами средней возрастной (+0,04), восстановления (+0,01), старения (-0,09) и эффективности ценопопуляции (+0,09). Тем не менее, определенные тенденции в варьировании ценопопуляционных индексов (см. таблицу) в зависимости от онтогенетических спектров, имеются.

**Индексы ценопопуляций пихты сибирской в насаждениях  
с разной онтогенетической структурой**

№ ПП	Индекс возрастности	Индекс восстановления	Индекс старения	Эффективность ценопопуляции
<i>Левосторонняя структура</i>				
50-17	0,26	0,33	0,04	68,21
54-17	0,32	0,41	0,12	69,34
61-17	0,28	0,50	0,10	64,33
62-17	0,29	0,51	0,12	63,43
63-17	0,2	0,71	0,03	54,48
<i>Правосторонняя структура</i>				
51-17	0,44	0,18	0,23	80,11
53-17	0,47	0,07	0,27	84,74
57-17	0,47	0,11	0,29	82,39
60-17	0,48	0,16	0,34	79,61
<i>Смешанная структура</i>				
52-17	0,47	0,23	0,44	72,65
55-17	0,37	0,35	0,29	67,89
56-17	0,40	0,24	0,22	76,30
58-17	0,35	0,34	0,16	71,17
59-17	0,37	0,41	0,30	66,08

Установлено, что значения индекса возрастности у насаждений с левосторонней структурой достоверно ниже ( $0,27 \pm 0,02$ ) по сравнению с древостоями, имеющими правосторонний ( $0,46 \pm 0,01$ ) и смешанный ( $0,39 \pm 0,02$ ) спектр. Аналогичная закономерность отмечена и для показателя эффективности ценопопуляции, который нарастает при переходе от насаждений с левосторонним спектром ( $63,96 \pm 2,62$ ) к смешанному ( $70,81 \pm 1,80$ ) и правостороннему ( $81,71 \pm 1,18$ ). Но по индексу восстановления ситуация диаметрально противоположная: наибольшее значение имеют насаждения с левосторонней онтогенетической структурой ( $0,49 \pm 0,06$ ), наименьшее – с правосторонней ( $0,13 \pm 0,02$ ). Древостои со смешанным спектром занимают промежуточное положение ( $0,08 \pm 0,02$ ). Выявлено достоверное отличие значений индекса старения ценопопуляций пихты с левосторонней онтогенетической структурой ( $0,28 \pm 0,02$ ) от древостоев со смешанным ( $0,31 \pm 0,03$ ) и правосторонним ( $0,28 \pm 0,05$ ) спектром.

*Трансформация онтогенетической структуры подроста.* Исследования, проведенные нами ранее [3], показали, что во время массового размножения уссурийского полиграфа доля насаждений с погибшим подростом может достигать 82 %. В пересчете на крупную категорию подроста отпад варьирует от 10 до 50 %. Выявленная положительная связь между его количеством и категорией состояния пихтового элемента леса (коэффициент корреляции  $+0,36$ ) показывает обусловленность гибели подроста санитарным состоянием древостоя. Увеличение отпада древесного яруса приводит к сокращению кормовой базы полиграфа, который начинает осваивать подрост. При этом основная доля погибшего подроста приходится на крупную категорию (95 %) и лишь 5 % составляет средний подрост. Такой подрост относится к раннему виргинильному состоянию. В результате избирательного воздействия инвайдера на подрост происходит снижение его средних таксационных показателей (высота, возраст, диаметр) и густоты, что в свою очередь приводит к уменьшению их амплитуды.

### Заключение

Пихтовые леса Западной Сибири характеризуются значительной вариативностью онтогенетической структуры. В результате исследований установлено, что наименее подвержены воздействию уссурийского полиграфа насаждения с левосторонней онтогенетической структурой. Пихтаци с правосторонней структурой менее устойчивы и за редким исключением достаточно быстро деградируют. Насаждения со смешанным типом онтогенетической структуры занимают промежуточное положение. Отмечена высокая резистентность пихтовых лесов с постгенеративным типом и в целом сообществ с долевым участием деревьев постгенеративного онтогенетического состояния более 30...40 %. Показано, что существует единый механизм инвазии уссурийского полиграфа для насаждений всех типов онтогенетической структуры, который заключается в первоочередной атаке короедов на поздние виргинильные и молодые генеративные пихты. С течением времени эти деревья могут полностью выпадать из состава сообществ, а средневозрастные и старые генеративные деревья – повреждаться в значительной степени. Во время массового размножения полиграфа наблюдается значительная гибель также ранних виргинильных пихт (до 50 %), что приводит к эффекту искусственного омоложения подроста и снижению его морфологических параметров.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Вестн. МГУЛ–Лесн. вестн. 2011. № 4. С. 78–81.
2. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
3. Дебков Н.М. Природный потенциал возобновления в пихтовых лесах, поврежденных в ходе инвазии уссурийского полиграфа // Лесотехн. журн. 2017. Т. 7, № 1(25). С. 58–68.
4. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
5. Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А. Трансформация таежных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Росс. журн. биол. инвазий. 2015. № 1. С. 41–63.
6. Лямцев Н.И., Исаев А.С. Модификация типов вспышек массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от эколого-климатической ситуации // Лесоведение. 2005. № 5. С. 3–9.
7. Махатков И.Д. Пространственная структура ценопопуляций пихты сибирской в черневых пихтовых лесах Салаира: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1998. 125 с.
8. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / отв. ред.: Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2010. 383 с.
9. Пальникова Е.Н., Метелева М.К., Суховольский В.Г. Влияние модифицирующих факторов на динамику численности лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения // Лесоведение. 2006. № 5. С. 29–35.
10. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

11. Bacon S.J., Bacher S., Aebi A. Gaps in Border Controls are Related to Quarantine Alien Insect Invasions in Europe // PLOS ONE. 2012. Vol. 7, iss. 10. Pp. 1–9. Режим доступа: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0047689> (дата обращения: 24.10.2012).

12. Bidart-Bouzat M.G., Imeh-Nathaniel A. Global Change Effects on Plant Chemical Defenses Against Insect Herbivores // Journal of Integrative Plant Biology. 2008. Vol. 50, no. 11. Pp. 1339–1354. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7909.2008.00751.x> (дата обращения: 23.10.2008).

13. Binimelis R., Born W., Monterroso I., Rodriguez-Labajos B. Socio-Economic Impact and Assessment of Biological Invasions // Ecological Studies. 2007. Vol. 193. Pp. 331–347.

14. Boege K., Marquis R.J. Plant Quality and Predation Risk Mediated by Plant Ontogeny: Consequences for Herbivores and Plants // Oikos. 2006. Vol. 115, no. 3. Pp. 559–572. Режим доступа: <http://www.oikosjournal.org/sites/oikosjournal.org/files/appendix/o15076.pdf> (дата обращения: 16.11.2006).

15. Hoque S., Avila-Sakar G. Trade-offs and Ontogenetic Changes in Resistance and Tolerance to Insect Herbivory in Arabidopsis // International Journal of Plant Sciences. 2015. Vol. 176, no. 2. Pp. 150–158.

16. Hulme P.E., Pysek P., Nentwig W., Vila M. Will Threat of Biological Invasions Unite the European Union? // Science. 2009. Vol. 324. Pp. 40–41.

17. Marquis R.J., Salazar D., Baer C., Reinhardt J., Priest G., Barnett K. Ode to Ehrlich and Raven or how Herbivorous Insects Might Drive Plant Speciation // Ecology. 2016. Vol. 97, no. 11. Pp. 2939–2951. Режим доступа: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/ecy.1534> (дата обращения: 03.11.2016).

18. Poland T.M., McCullough D.G. Emerald Ash Borer: Invasion of the Urban Forest and the Threat to North America's Ash Resource // Journal of Forestry. 2006. Vol. 104, no. 3. Pp. 118–124. Режим доступа: [https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/jrnl/2006/nc\\_2006\\_Poland\\_003.pdf](https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/jrnl/2006/nc_2006_Poland_003.pdf) (дата обращения: 11.08.2006).

19. Rozendaal D.M.A., Kobe R.K. A Forest Tent Caterpillar Outbreak Increased Resource Levels and Seedling Growth in a Northern Hardwood Forest // PLOS ONE. 2016. Vol. 11, no. 11. Режим доступа: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0167139> (дата обращения: 21.11.2016).

20. Santos J.C., Fernandes G.W. Mediation of Herbivore Attack and Induced Resistance by Plant Vigor and Ontogeny // Acta Oecologica. 2010. Vol. 36, no. 6. Pp. 617–625.

Поступила 13.10.17

UDC 630\*(453+22)

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.116

#### **Four-Eyed Fir Bark Beetle Influence on the Ontogenetic Structure of Fir Forests in Western Siberia**

*N.M. Debkov, Candidate of Agricultural Sciences, Research Scientist*

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, pr. Akademicheskii, 10/3, Tomsk, 634055, Russian Federation; e-mail: nikitadebkov@yandex.ru

The problem of insect invasion in forest ecosystems is world-wide. The article considers the influence of four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandf.) on the ontogenetic structure of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) forests. The studies were held in West Siberian

---

*For citation:* Debkov N.M. Four-Eyed Fir Bark Beetle Influence on the Ontogenetic Structure of Fir Forests in Western Siberia. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2018, no. 5, pp. 116–125. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.116



invasion source in 2016–2017. It had been founded that plantations with a left-sided ontogenetic structure are least vulnerable to the influence of four-eyed fir bark beetle. Fir forests with a right-sided ontogenetic structure are more vulnerable and degrade rapidly almost without any exception. Plantations with a mixed ontogenetic structure are in-between. It was registered that fir forests with post-generative type of trees and forest communities, which consist of more than 30–40 % of trees in post-generative ontogenetic condition, have high resistance. It is shown that there is a single mode of action of four-eyed fir bark beetle invasion of plantations of all ontogenetic structure types, which primarily aims to attack the late virginal and young generative firs. Over the time, these trees will fall out of forest communities and middle-aged and old generative trees will have an extensive damage. Significant mortality of early virginal firs (up to 50 %) is observed during mass reproduction that leads to the effect of artificial rejuvenation of undergrowth and reduction of its morphological features.

*Keywords:* Siberian fir *Abies sibirica* Ledeb., four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf., ontogenetic structure, invasion, Western Siberia.

#### REFERENCES

1. Baranchikov Yu.N., Pet'ko V.M., Astapenko S.A., Akulov E.N., Krivets S.A. Usuriyskiy poligraf – novyy agressivnyy vreditel' pikhty v Sibiri [*Polygraphus proximus* – a New Aggressive Invasive Pest of Firs in Siberia]. *Lesnoy vestnik* [Forestry Bulletin], 2011, no. 4(80), pp. 78–81.
2. Glotov N.V. Ob otsenke parametrov voznrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On the Estimation of the Age Structure Parameters of Plant Populations]. *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede* [Life of Populations in a Heterogeneous Environment], Yoshkar-Ola, Periodika Mariy El Publ., 1998, vol. 1, pp. 146–149. (In Russ.)
3. Debkov N.M. Prirodnyy potentsial vozobnovleniya v pikhtovykh lesakh, povrezhdennykh v khode invazii ussuriyskogo poligrafa [Natural Potential of Fir Forest Regeneration Caused by Four-eyed Fir Bark Beetle Invasion]. *Lesotekhnicheskij zhurnal* [Forest Engineering Journal], 2017, vol. 7, no. 1(25), pp. 58–68.
4. Zhivotovskiy L.A. Ontogeneticheskiye sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsiy rasteniy [Ontogenetic States, Effective Density and Classification of Plant Populations]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2001, no. 1, pp. 3–7.
5. Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Transformatsiya tayezhnykh ekosistem v ochage invazii poligrafa ussuriyskogo *Polygraphus proximus* Blandford (Soleoptera: Curculionidae, Scolytinae) v Zapadnoy Sibiri [Taiga Ecosystem Transformation in Invasion Source of Four-Eyed Fir Bark Beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Western Siberia]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invazij* [Russian Journal of Biological Invasions], 2015, vol. 6, no. 1, pp. 41–63.
6. Lyamtsev N.I., Isayev A.S. Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo raznozheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoy situatsii [Modification of the Gypsy Moth Outbreaks Related to Environmental and Climatic Situation]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2005, no. 5, pp. 3–9.
7. Makhatkov I.D. *Prostranstvennaya struktura tsenopopulyatsiy pikhty sibirskoy v chernevykh pikhtovykh lesakh Salaira*: dis. ... kand. biol. nauk [Spatial Structure of Siberian Fir Coenopopulations in the Dark Fir Forests of Salair: Kand. Biol...Sci. Diss.]. Novosibirsk, 1998. 125 p.
8. *Metodicheskiye podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v bassejne maloy reki* [Methodological Approaches to Environmental Assessment of the Forest Canopy Cover in a Small River Basin]. Ed. by L.B. Zaugol'nova, T.Yu. Braslavskaya, Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2010. 383 p. (In Russ.)

9. Pal'nikova E.N., Meteleva M.K., Sukhovol'skiy V.G. Vliyaniye modifitsiruyushchikh faktorov na dinamiku chislennosti lesnykh nasekomykh i razvitiye vspyshek massovogo razmnozheniya [Influence of Modifying Factors on the Forest Insect Population Dynamics and Development of Their Outbreaks]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2006, no. 5, pp. 29–35.

10. Uranov A.A. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age Spectrum of Coenopopulations as a Function of Time and Energy Wave Processes]. *Biologicheskiye nauki* [Biological Sciences], 1975, no. 2, pp. 7–34.

11. Bacon S.J., Bacher S., Aebi A. Gaps in Border Controls are Related to Quarantine Alien Insect Invasions in Europe. *PLOS ONE*, 2012, vol. 7, iss. 10, pp. 1–9. Available at: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0047689> (accessed 24.10.2012).

12. Bidart-Bouzat M.G., Imeh-Nathaniel A. Global Change Effects on Plant Chemical Defenses Against Insect Herbivores. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, vol. 50, no. 11, pp. 1339–1354. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7909.2008.00751.x> (accessed 23.10.2008).

13. Binimelis R., Born W., Monterroso I., Rodriguez-Labajos B. Socio-Economic Impact and Assessment of Biological Invasions. *Ecological Studies*, 2007, vol. 193, pp. 331–347.

14. Boege K., Marquis R.J. Plant Quality and Predation Risk Mediated by Plant Ontogeny: Consequences for Herbivores and Plants. *Oikos*, 2006, vol. 115, no. 3, pp. 559–572. Available at: <http://www.oikosjournal.org/sites/oikosjournal.org/files/appendix/o15076.pdf> (accessed 16.11.2006).

15. Hoque S., Avila-Sakar G. Trade-offs and Ontogenetic Changes in Resistance and Tolerance to Insect Herbivory in Arabidopsis. *International Journal of Plant Sciences*, 2015, vol. 176, no. 2, pp. 150–158.

16. Hulme P.E., Pysek P., Nentwig W., Vila M. Will Threat of Biological Invasions Unite the European Union? *Science*, 2009, vol. 324, pp. 40–41.

17. Marquis R.J., Salazar D., Baer C., Reinhardt J., Priest G., Barnett K. Ode to Ehrlich and Raven or how Herbivorous Insects Might Drive Plant Speciation. *Ecology*, 2016, vol. 97, no. 11, pp. 2939–2951. Available at: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/ecy.1534> (accessed 03.11.2016).

18. Poland T.M., McCullough D.G. Emerald Ash Borer: Invasion of the Urban Forest and the Threat to North America's Ash Resource. *Journal of Forestry*, 2006, vol. 104, no. 3, pp. 118–124. Available at: [https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/jrnl/2006/nc\\_2006\\_Poland\\_003.pdf](https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/jrnl/2006/nc_2006_Poland_003.pdf) (accessed 11.08.2006).

19. Rozendaal D.M.A., Kobe R.K. A Forest Tent Caterpillar Outbreak Increased Resource Levels and Seedling Growth in a Northern Hardwood Forest. *PLOS ONE*, 2016, vol. 11, no. 11. Available at: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0167139> (accessed 21.11.2016).

20. Santos J.C., Fernandes G.W. Mediation of Herbivore Attack and Induced Resistance by Plant Vigor and Ontogeny. *Acta Oecologica*, 2010, vol. 36, no. 6, pp. 617–625.

Received on October 13, 2017

---