

Влияние инвазии уссурийского полиграфа на состав и структуру комплекса стволовых насекомых-дендрофагов пихты сибирской

И. А. КЕРЧЕВ, Э. М. БИСИРОВА, С. А. КРИВЕЦ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3
E-mail: ivankerchev@gmail.com

Статья поступила 16.12.2021

После доработки 25.12.2021

Принята к печати 27.12.2021

АННОТАЦИЯ

В регионе инвазии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) проведено исследование закономерностей формирования консорций стволовых дендрофагов, ядром которых является пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. Анализ проведен на 4835 деревьях с 46 пробных площадей в темнохвойных пихтовых лесах Томской области по следующим показателям: жизненное состояние деревьев и древостоев; таксономический состав насекомых; встречаемость, численное обилие видов и их экологическая характеристика; участие в формировании подкорных сообществ на разных этапах ослабления растения-хозяина. На пихте вместе с *P. proximus* выявлен 21 вид стволовых дендрофагов. Во всех исследованных древостоях абсолютно доминировал уссурийский полиграф, постоянным обитателем поврежденных инвайдером насаждений являлся *Monochamus urussovi* Fisch. Выявлена прямая зависимость степени совпадения видов от нарушенности древостоев и их таксационных показателей ($r_s = 0,6$). Видовое богатство популяционных консорций пихты зависит от полноты и бонитета насаждений ($r_s = 0,4$). Впервые для массовых видов стволовых дендрофагов пихты сибирской определены особенности до- и после инвазионных консорций. В многовидовых группировках *P. proximus* выступает как инициатор сукцессии подкорных обитателей, определяя состав индивидуальных консорций, последовательность заселения растения дендрофагами в соответствии со степенью ослабления дерева-хозяина. Установлено, что численность большинства аборигенных физиологических вредителей пихты находится на низком уровне, и они занимают наименее заселенные полиграфом участки деревьев. Трансформация аборигенного комплекса стволовых дендрофагов в результате инвазии уссурийского полиграфа является примером стремительного консорциогенеза, приводящего к экологическим и эволюционным преобразованиям в экосистемах.

Ключевые слова: инвазия, уссурийский полиграф, пихта сибирская, консорции, трансформация сообществ.

Инвазии дендрофильных насекомых являются одним из сильнейших факторов воздействия на лесные экосистемы. Среди инвазивных организмов, связанных с древесными растениями, особую группу составляют короеды (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae),

наносящие большой экономический ущерб и вызывающие в ряде случаев кардинальную перестройку биологического разнообразия в экосистемах-реципиентах [Vega et al., 2015].

Один из таких короедов-вселенцев – уссурийский (пихтовый) полиграф *Polygraphus*

proximus Blandford, вид дальневосточного происхождения, в последние десятилетия широко распространившийся в России за пределами своего нативного ареала.

В Сибири уссурийский полиграф как новый для территории вид и агрессивный вредитель пихты сибирской впервые был идентифицирован в 2008–2010 гг. [Баранчиков, Кривец, 2010; Баранчиков и др., 2011; Гниенко, 2011]. Крупные очаги массового размножения чужеродного короеда в сибирских пихтарниках обнаружены в эти годы в Красноярском крае и Кемеровской области, регионах, прилегающих к Транссибирской железнодорожной магистрали, сыгравшей роль инвазионного коридора при завозе короеда с лесоматериалами с Дальнего Востока. В настоящее время вторичный ареал *P. proximus* в Сибири охватывает территорию восьми субъектов Российской Федерации (Томской, Новосибирской, Кемеровской, Иркутской областей, Алтайского и Красноярского краев, республик Алтай и Хакасия) [Кривец и др., 2015а; Быстров, Антонов, 2019].

Изучение инвазии уссурийского полиграфа как уникального, впервые установленного феномена вселения дальневосточного вида стволовых насекомых в темнохвойные экосистемы Сибири и европейской части России и формирования во вторичном ареале не только устойчивых самовоспроизводящихся популяций, но и очагов массового размножения, имеет важное теоретическое и прикладное значение. К числу важнейших аспектов относится выявление экологических последствий инвазии для экосистем-реципиентов. Воздействие уссурийского полиграфа в течение ряда лет на пихтовые насаждения Сибири обусловило значительную трансформацию различных компонентов экосистем-реципиентов инвазии (микроклимата, древостоя и подчиненных ярусов растительности, мортмассы, животного населения) [Кривец и др., 2015б].

В данном контексте выполнены и настоящие исследования, цель которых – на примере стволовых насекомых-дендрофагов как типичных представителей и облигатного компонента лесного биоразнообразия детально проанализировать изменения состава и структуры консорциев пихты сибирской, обусловленные инвазией уссурийского полиграфа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методологической основой исследований послужили общетеоретические положения о консорциях как структурных единицах биоценоза, объединяющих автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей, сформулированные в 1950-х годах В. Н. Беклемишевым [1951] и Л. Г. Раменским [1952] и впоследствии получившие широкое развитие в отечественной экологической литературе, и представления о закономерностях и механизмах взаимодействия дерева и насекомых-ксилофагов [Положенцев, 1965; Исаев, Гирс, 1975; Мамаев, 1985; Berryman, 1986; Christiansen et al., 1987; Lieutier et al., 2003; Vega et al., 2015].

Применительно к цели исследования консорции, ядром которых является пихта сибирская, проанализированы на трех уровнях: 1) индивидуальная консорция – совокупность организмов, связанных с одной особью высшего растения [Беклемишев, 1951]; 2) популяционная консорция – совокупность организмов, связанных с определенной популяцией высшего растения [Лавренко, 1959]; 3) региональная консорция – совокупность организмов, связанных с видом высшего растения на территории естественного региона [Мазинг, 1976]. При этом индивидуальная консорция является конкретным понятием, а популяционная и региональная представляют собой обобщенные экологические единицы.

Исходя из биоценологических особенностей взаимодействия стволовых насекомых с растениями-хозяевами [Исаев, Гирс, 1975; Мамаев, 1985; Линдемман, 1990; и др.], для характеристики консорций использовались следующие показатели: жизненное (физиологическое) состояние деревьев и древостоев пихты; таксономический состав насекомых; встречаемость и численное обилие их видов; пищевая специализация; принадлежность к определенной фенологической группе; участие в формировании подкорных сообществ на разных этапах ослабления дерева.

Исследования проведены в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины в темнохвойных лесах бассейна р. Оби, в пределах Томской области – одного из наиболее изученных регионов-реципиентов инвазии уссурийского полиграфа. Ареал уссурийского

полиграфа в Томской области в настоящее время охватывает большую часть территории произрастания пихты сибирской [Кривец и др., 2018]. Исходные данные для сообщения получены в 2012–2018 гг. на 46 пробных площадях, заложенных нами в темнохвойных лесах в трех природных подзонах (подтайги, южной тайги и в южной части средней тайги) и образующих сеть пунктов регионального мониторинга лесных насаждений в зоне инвазии уссурийского полиграфа (рис. 1).

Насаждения на большинстве пробных площадей относятся к разнотравной группе типов леса. Для определения основных таксационных показателей древостоев (породный состав, средние диаметр, высота и возраст деревьев) на каждой пробной площади по стандартным методикам лесоводственных исследований [Чмыр и др., 2001] осуществ-

лялся пересчет не менее 100 деревьев пихты основного полога.

В породном составе большинства исследованных древостоев преобладала пихта сибирская, также исследованы насаждения, где роль эдификатора выполняют кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), береза повислая (*Betula pendula* Roth) и осина (*Populus tremula* L.). В целом, участие пихты в составе древостоев варьировалось в широком диапазоне – от 10 до 100 %. Средний возраст деревьев пихты основного полога на пробных площадях изменялся от 65 до 135 лет, во втором ярусе – от 55 до 75 лет. Полнота древостоев на пробных площадях в зависимости от лесорастительных условий, влияния природных и антропогенных факторов изменялась от 0,5 до 1,1, преимущественно были представлены

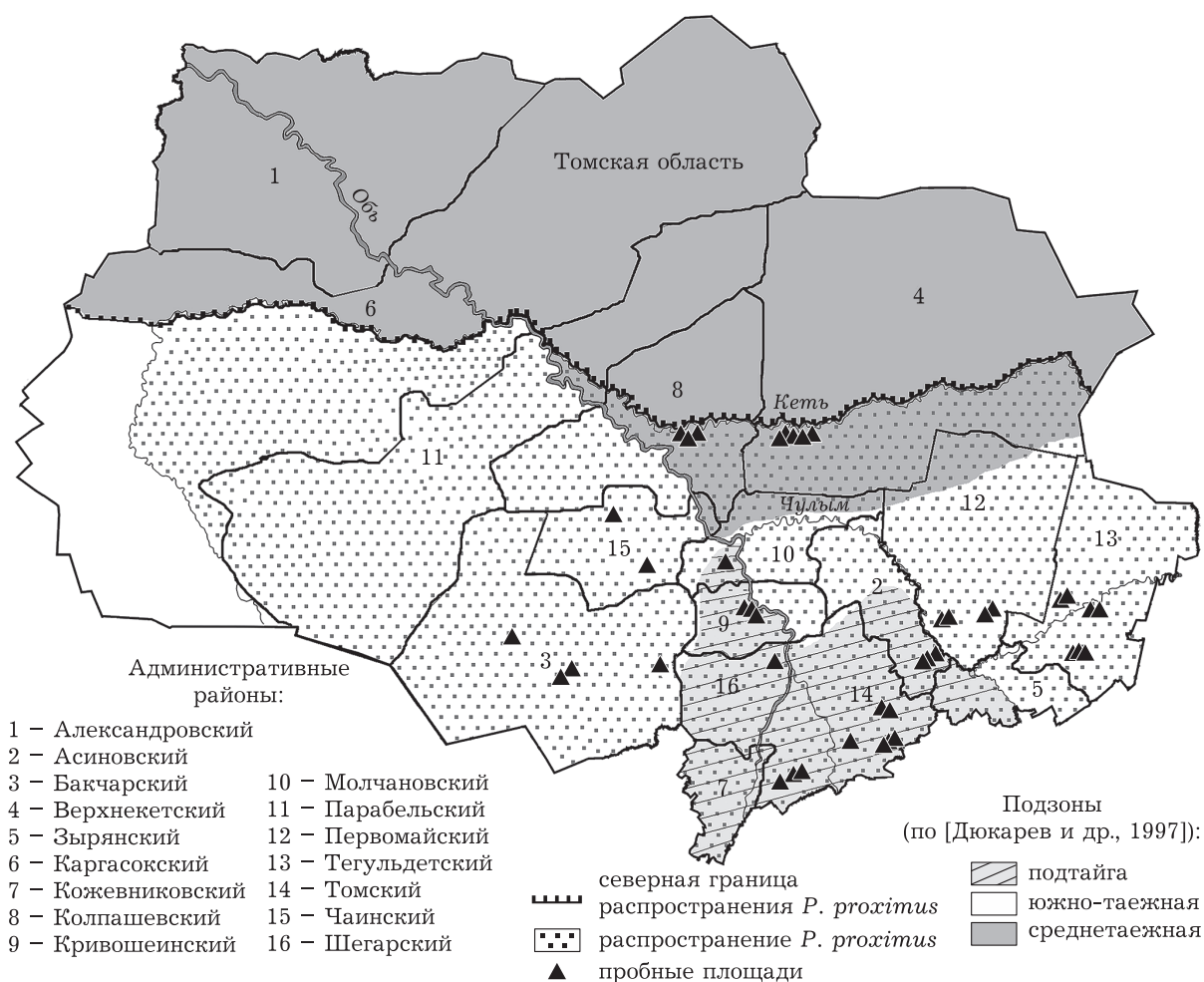


Рис. 1. Распространение уссурийского полиграфа и размещение пробных площадей в зоне его инвазии на территории Томской области

среднеполнотные древостои с полнотой 0,5–0,6. Показатель продуктивности исследованных лесов варьировал от I до IV класса бонитета в зависимости от почвенно-грунтовых и климатических условий местообитания.

Одновременно с лесоводственной таксацией на пробных площадях проводили глазомерную оценку жизненного состояния деревьев по признакам кроны и ствола с использованием 6-балльной шкалы категорий состояния, разработанной с учетом особенностей биологии уссурийского полиграфа и защитных свойств пихты сибирской [Технология..., 2018]. Для интегральной оценки древостоя на каждой пробной площади рассчитывали средневзвешенную категорию состояния, которая в исследованных насаждениях варьировалась от 1,4 балла (здоровый древостой, отсутствие деградации) до 6 баллов (погибший древостой, полная деградация).

При детальном осмотре дерева на нем отмечали стволовых дендрофагов, как живых насекомых на разных фазах развития, так и видоспецифичные следы их деятельности (насежки усачей на коре, буровая мука, входные и вылетные отверстия имаго, поврежденный луб, ходы под корой, уходы в древесину). Всего исследовано 4835 деревьев пихты, каждое из которых представляло собой индивидуальную консорцию. Обобщенные данные по индивидуальным консорциям на каждой пробной площади характеризовали популяционную консорцию, а по всем пробным площадям – региональную консорцию в пределах Томской области.

Для каждого уровня изучения консорций устанавливали таксономический состав и встречаемость стволовых дендрофагов, по экологическим характеристикам видов насекомых определяли их пищевую специализацию, принадлежность к фенологическим группам и участие в формировании подкорных группировок на разных этапах ослабления дерева.

Для оценки связи основных видов насекомых с деревьями и древостоями пихты различного жизненного состояния использовали синэкологические коэффициенты: мера Уиттекера (бета-разнообразие), отражающая изменение видового обилия по градиенту среды, и мера Ратледжа – степень совпадения сообществ в этом градиенте. По приурочен-

ности каждого вида к той или иной категории жизненного состояния обследованных деревьев проводили кластеризацию комплекса стволовых дендрофагов пихты сибирской в программном пакете Past 4.06. С учетом фенологических характеристик видов выполняли ранжирование видов для выявления последовательности заселения ими деревьев различного состояния.

Дескриптивные статистики, характеризующие выборочное распределение данных (среднее значение признака, ошибки, размах изменчивости и др.), рассчитаны в программе MS Excel 2003. В пакете Statistica 10 осуществляли проверку гипотезы нормальности распределения с помощью критериев Шапиро – Уилка и Колмогорова – Смирнова. Нормальность распределения в большинстве случаев не подтвердилась, поэтому в математической обработке использовали непараметрические методы. При расчете корреляции использовали коэффициент Спирмена. При сравнении средних диаметров и среднего возраста заселенных и отработанных деревьев стволовыми дендрофагами применяли непараметрический критерий Краскела – Уоллиса. Взаимосвязь жизненного состояния деревьев пихты и способности стволовых насекомых их атаковать выявляли с помощью анализа таблиц сопряженности, с использованием критерия хи-квадрат (χ^2), силу связи между данными признаками рассчитывали с применением критерия V Крамера. В процедурах статистического анализа критический уровень значимости (p) принимался равным 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основной комплекс стволовых насекомых-дендрофагов, наиболее тесно связанных с *A. sibirica* в ее ареале, включает представителей отряда жесткокрылых (Coleoptera) из семейств усачей (Cerambycidae), долгоносиков (Curculionidae, в том числе подсемейство короедов Scolytinae), златок (Buprestidae), тенелюбов (Melandryidae) и сверлил (Lymexylonidae), а также семейства рогахвостов (Siricidae) из отряда перепончатокрылых (Hymenoptera). Особенности региональных консорций пихты проявляются в таксономическом разнообразии комплекса и соотношении разных групп по количеству видов и их

численному обилию, обусловленных лесорастительными условиями, породным и возрастным составом лесного покрова и спецификой действия факторов ослабления древостоев, приводящих к формированию очагов размножения стволовых насекомых (климатогенных, дефолиационных, пирогенных и др.) [Мамаев, 1985].

Состав и структура комплекса стволовых дендрофагов пихты сибирской в Томской области до инвазии уссурийского полиграфа

Исходная региональная консорция пихты сибирской реконструирована по данным исследований скрытостволовых вредителей в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных во время вспышки сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv.

в 1953–1957 гг. [Криволуцкая, 1965], дополненных данными многолетних фаунистических исследований вредителей леса в Томской области [Киселева, 1952] и рогахостов Сибири [Строганова, 1968].

Согласно этим работам в лесах Томской области обитает 32 вида насекомых, питающихся тканями ствола пихты, в том числе 14 видов усачей, 10 видов короедов, по 3 вида златок и рогахостов, по одному виду тенелюб и один вид сверлил. Наиболее многочисленные и практически важные виды, составляющие базовую часть консорции, приведены в табл. 1.

После вспышки размножения сибирского шелкопряда фоновыми константными видами стволовых дендрофагов в пихтовых древостоях являлись полосатый древесинник (*Trypodendron lineatum*), черный пихтовый усач (*Monochamus urussovi*), ребристый ра-

Т а б л и ц а 1
Таксономический состав и экологические характеристики основных видов стволовых дендрофагов пихты сибирской в лесах Томской области, поврежденных сибирским шелкопрядом

Таксон, частота встречаемости	Трофическая группа	Кормовой субстрат	Фенологическая группа
Scolytinae – короеды			
<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratz.) ++	Широкий олигофаг*	Луб	Весенняя
<i>Trypodendron lineatum</i> (Oliv.) +++	Широкий олигофаг*	Древесина	Весенняя
<i>Pityogenes chalcographus</i> (L.) +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
<i>Orthotomicus suturalis</i> (Gyll.) +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
Cerambycidae – усачи			
<i>Monochamus urussovi</i> (Fisch.) +++	Полифаг*	Луб, древесина	Летняя
<i>M. sutor</i> (L.) ++	Широкий олигофаг*	Луб, древесина	Летняя
<i>M. saltuarius</i> Gebl. +	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Весенне-летняя
<i>Acanthocinus griseus</i> (F.) ++	Полифаг*	Луб	Летняя
<i>Tetropium castaneum</i> (L.) +	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Весенне-летняя
<i>Pogonocherus fasciculatus</i> Deg. ++	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Весенне-летняя
<i>Rhagium inquisitor</i> (L.) +++	Широкий олигофаг*	Луб	Весенняя
<i>Clytus arietoides</i> Rtt. ++	Монофаг на пихте	Луб, древесина	Летняя
Buprestidae – златки			
<i>Melanophila acuminata</i> (Deg.) ++	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Летняя
<i>Buprestis rustica</i> L. +	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Летняя
<i>Chrysobothris chrysostigma</i> (L.) +	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Летняя
Lymexylonidae – сверлила			
<i>Elateroides flabellicornis</i> Schn. +++	Широкий олигофаг*	Древесина	Весенне-летняя
Melandryidae – тенелюб			
<i>Serropalpus barbatus</i> (Schal.) ++	Широкий олигофаг	Древесина	Летняя
Siricidae – рогахосты			
<i>Urocera gigas taiganus</i> Bens. +	Широкий олигофаг	Древесина	Летняя
<i>Sirex juvencus</i> (L.) +	Широкий олигофаг*	Древесина	Летняя
<i>S. ermak</i> (Sem.) ++	Широкий олигофаг*	Древесина	Летне-осенняя

П р и м е ч а н и е. Частота встречаемости (по оценкам Г. О. Криволуцкой, [1965]): +++ – в массе; ++ – часто; + – спорадически. * – из хвойных пород вид предпочитает пихту.

гий (*Rhagium inquisitor*) и хвойное сверлило (*Elateroides flabellicornis*). Довольно часто встречались пальцеходный лубоед (*Xylechinus pilosus*), малый черный усач (*Monochamus sutor*), малый серый длинноусый дровосек (*Acanthocinus griseus*), сосновый вершинный усачик (*Pogonocherus fasciculatus*), усач (*Clytus arietoides*), златка пожарищ (*Melanophila acuminata*), древесный толстощупик (*Serropalpus barbatus*) и черно-синий рогохвост (*S. ermak*).

В экологической структуре консорции по трофической специализации абсолютно преобладали широкие олигофаги – виды, питающиеся на растениях разных родов сем. Pinaceae, многие из которых предпочитают пихту в качестве кормового растения (см. табл. 1).

Лишь два вида (*M. urusovi* и *A. griseus*), способные развиваться не только на различных хвойных породах, но и на березе, могут считаться полифагами. Единственным узкоспециализированным видом на пихте в поврежденных сибирским шелкопрядом насаждениях оказался усач *Clytus arietoides* – технический вредитель, питающийся в стволах усохших деревьев, в мертвой и гнилой древесине [Криволуцкая, 1965].

Стволовые дендрофаги используют пихту в качестве источника разного кормового субстрата (см. табл. 1) – как исключительно луба либо древесины, так и смешанного питания, характерного для усачей и златок, когда личинки на ранней стадии питаются лубом, а затем затрагивают поверхностные слои древесины или внедряются в нее на разную глубину для завершения развития.

Различие в фенологии, приуроченности массового лета насекомых и времени заселения дерева к определенному сезонному периоду и физиологическому состоянию дерева усиливает разнообразие консортивного комплекса и позволяет, с одной стороны, избегать конкуренции экологически близких видов, а с другой, полностью использовать ресурсы, предоставляемые кормовым растением.

После повреждения сибирским шелкопрядом на пихте в лесах Западной Сибири формировались три типа индивидуальных консорций стволовых дендрофагов. В наиболее обычном варианте усыхающие деревья первыми заселяли *M. urusovi* и *T. lineatum*, к ко-

торым присоединялись *Rh. inquisitor* и *E. flabellicornis*, а несколько позднее – *A. griseus* и *X. pilosus*. Вторая экологическая группировка образовалась при высокой численности и доминировании *M. urusovi*, спутниками которого являлись лишь *T. lineatum* и *E. flabellicornis*. Третья экологическая группировка формировалась при изначальном массовом поселении на дереве рогахвостов, которым сопутствуют *S. barbatus* и в небольшой численности *M. urusovi* и *A. griseus*.

Вселение в сибирские темнохвойные леса уссурийского полиграфа привело к значительным перестройкам в этом консортивном комплексе.

Особенности постинвазивных консорций

Согласно дендрохронологическим данным в Томской области самые ранние датировки гибели деревьев пихты от уссурийского полиграфа относятся к 2000-м годам, а вероятный срок инвазии предполагается в середине 1990-х годов [Демидко, 2014]. Очаги массового размножения *P. proximus* в регионе фиксируются с 2010 г. [Кривец и др., 2011]. Многие из очагов полиграфа к началу наших исследований являлись затухающими или затухшими на финальной стадии динамики комплекса стволовых дендрофагов, что позволяет дать достаточно полную картину новой сформировавшейся консорции, инициатором и основным кормобионтом которой явился инвазивный дендрофаг.

За период исследований на пихте был выявлен 21 вид стволовых дендрофагов, в том числе 8 видов короедов, 5 видов усачей, 5 видов рогахвостов, по одному виду из семейств долгоносиков, златок и тенелюбов (табл. 2).

Группа фоновых константных видов представлена пихтовым монофагом-инвайдером (*P. proximus*), доминирующим среди стволовых дендрофагов, полосатым древесинником (*T. lineatum*) и черным пихтовым усачом (*M. urusovi*). Заметное участие в формировании постинвазивной региональной консорции принимают бархатнопятнистый усач (*M. saltuarius*), малый серый длинноусый усач (*A. griseus*), ребристый рагий (*Rh. inquisitor*), древесный толстощупик (*S. barbatus*), фиолетовый (*S. noctilio*) и черный (*X. spectrum*) рогахвосты.

**Таксономический состав и экологические характеристики стволовых дендрофагов пихты сибирской в лесах
Томской области, поврежденных уссурийским полиграфом**

Таксон, численное обилие и частота встречаемости	Трофическая группа	Кормовой субстрат	Фенологическая группа
Scolytinae – короеды			
<i>Polygraphus proximus</i> Blandf. +++	Монофаг на пихте	Луб	Весенняя
<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratz.) +	Широкий олигофаг*	Луб	Весенняя
<i>Trypodendron lineatum</i> (Oliv.) +++	Широкий олигофаг*	Древесина	Весенняя
<i>Pityogenes chalcographus</i> (L.) +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll. +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
<i>Ips sexdentatus</i> Boern. +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
<i>Ips typographus</i> L. +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
<i>Crypturgus cinereus</i> Hbst. +	Широкий олигофаг	Луб	Весенняя
Cerambycidae – усачи			
<i>Monochamus urusovi</i> (Fisch.) +++	Полифаг*	Луб, древесина	Летняя
<i>M. saltuarius</i> Gebl. ++	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Весенне-летняя
<i>Acanthocinus griseus</i> (F.) ++	Полифаг*	Луб	Летняя
<i>Tetropium castaneum</i> (L.) +	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Весенне-летняя
<i>Rhagium inquisitor</i> (L.) ++	Широкий олигофаг*	Луб	Весенняя
Buprestidae – златки			
<i>Anthaxia quadripunctata</i> (L.) +	Широкий олигофаг	Луб, древесина	Летняя
Melandryidae – тенелюбцы			
<i>Serropalpus barbatus</i> (Schall.) ++	Широкий олигофаг Широкий олигофаг	Древесина	Летняя
Curculionidae – долгоносики			
<i>Hylobius excavatus</i> (Laich.) +	Широкий олигофаг	Луб	Весенне-летняя
Siricidae – рогохвосты			
<i>Urocerus gigas taiganus</i> Bens. +	Широкий олигофаг	Древесина	Летняя
<i>Sirex juvencus</i> (L.) +	Широкий олигофаг*	Древесина	Летняя
<i>S. ermak</i> (Sem.) +	Широкий олигофаг*	Древесина	Летне-осенняя
<i>S. noctilio</i> F. ++	Широкий олигофаг*	Древесина	Летняя
<i>Xeris spectrum</i> (L.) ++	Широкий олигофаг*	Древесина	Летняя

П р и м е ч а н и е. +++ – фоновый константный вид; ++ – обычный второстепенный вид; + – малочисленный случайный вид.

Остальные приведенные в таблице виды, как правило, предпочитают в темнохвойных лесах Западной Сибири другие породы хвойных [Криволуцкая, 1965], встречались единично и являются случайными, не играющими заметной роли в пихтовых консорциях.

За весь период исследований ни на одном дереве не были отмечены такие часто встречающиеся виды на пихте в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом, как малый черный усач (*M. sutor*) и усач (*C. arietoides*), златка (*M. acuminata*) и хвойное сверлило (*E. flabellicornis*).

От консорции, формирующейся в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом, постинвазивная региональная консорция отличается не только уменьшением

общего количества видов стволовых дендрофагов, но и качественными изменениями, обусловленными спецификой ослабления пихтовых древостоев, заселенных уссурийским полиграфом.

Инвайдер значительно потеснил своих основных конкурентов – черного пихтового усача и пальцеходного лубоеда, ранее имевших большое значение в аборигенных сообществах.

В насаждениях, поврежденных уссурийским полиграфом, чаще стал встречаться на пихте усач (*M. saltuarius*), до этого считавшийся малочисленным в лесах Западной Сибири [Криволуцкая, 1965; Мамаев, 1985].

В заметной численности появились рогохвосты (*S. noctilio* и *X. spectrum*), ранее не отмечавшиеся в Томской области, по-види-

Участие видов стволовых дендрофагов в популяционных консорциях, инициированных уссурийским полиграфом

Вид	Заселенность*	Встречаемость**
<i>Polygraphus proximus</i>	100,0	30,4–100,0
<i>Monochamus urusovi</i>	100,0	8,3–86,2
<i>Xeris spectrum</i> + <i>Sirex noctilio</i>	97,8	3,3–46,7
<i>Trypodendron lineatum</i>	69,6	1,0–28,6
<i>Monochamus saltuarius</i> + <i>Acanthocinus griseus</i>	63,0	1,0–16,8
<i>Xylechinus pilosus</i>	45,6	0,8–36,4
<i>Rhagium inquisitor</i>	28,3	0,9–9,9
<i>Urocercus gigas taiganus</i>	39,1	1,1–15,7

* Процент заселенных насаждений (пробных площадей).

** Процент заселенных деревьев пихты в разных насаждениях, min–max.

тому, из-за низкой их численности, и фактически вытеснившие черно-синего рогохвоста (*S. ermak*), что обусловлено изменением светового режима в насаждениях из-за гибели деревьев. По наблюдениям В. К. Строгановой [1968], в Западной Сибири *S. noctilio* предпочитает светлыхвойные леса, а *X. spectrum* населяет осветленные насаждения и в здоровом, неповрежденном лесу встречается редко.

Участие видов стволовых дендрофагов в популяционных консорциях на пихте значительно варьируется (табл. 3). Во всех исследованных древостоях абсолютно доминировал уссурийский полиграф, постоянным обитате-

лем поврежденных инвайдером насаждений являлся черный пихтовый усач.

Состав и структура комплексов стволовых дендрофагов специфичны в насаждениях разного породного состава. Характерно увеличение совместного участия уссурийского полиграфа и черного пихтового усача в популяционных консорциях с увеличением доли пихты в составе древостоя (рис. 2). От доли пихты в древостое в прямой зависимости находится также степень совпадения видов (мера Ратледжа) ксилофильных энтомокомплексов ($r_s = 0,61$), характеризующая стабильность консорций в разных насаждениях,

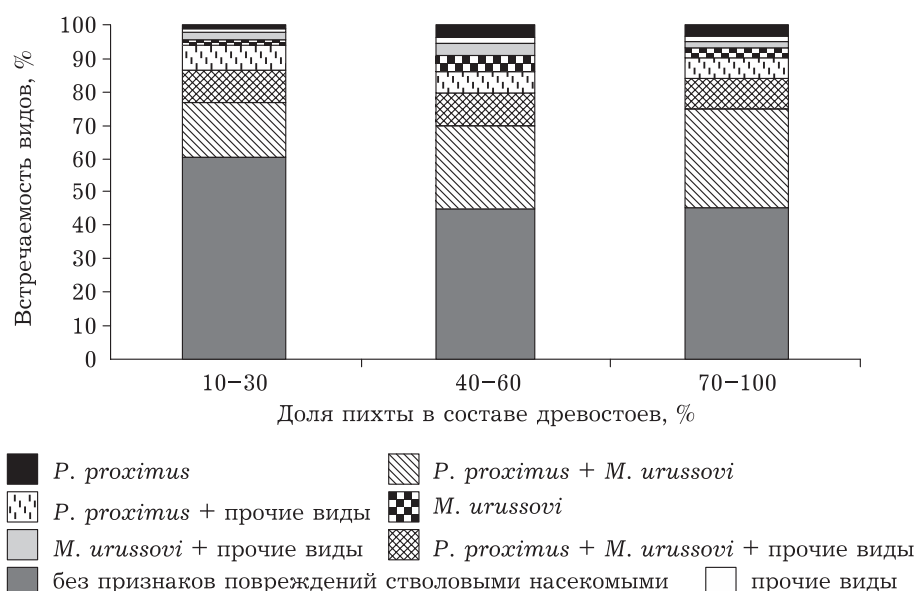


Рис. 2. Встречаемость различных видов стволовых дендрофагов в популяционных консорциях в зависимости от доли пихты в составе древостоев

поврежденных уссурийским полиграфом. При этом в насаждениях с более разнообразным породным составом комплекс дендрофагов пополняется за счет случайных видов, способных переходить с других хвойных пород.

Бета-разнообразие стволовых дендрофагов (мера Уиттекера) в исследованных насаждениях имеет прямую зависимость ($r_s = 0,61$) от степени нарушенности (средневзвешенной категории состояния) пихтовых древостоев и их таксационных показателей (среднего диаметра и высоты деревьев).

Видовое богатство популяционных консорциев пихты находится также в средней зависимости от полноты и бонитета насаждений ($r_s = 0,4$). Можно допустить, что число ослабленных деревьев в насаждении прямо пропорционально полноте древостоя из-за конкуренции между деревьями за питательные вещества и постоянного присутствия специфичных фитопатогенов. Вследствие этих причин высокополнотные насаждения пихты более подвержены нарастанию численности популяции дендрофагов. В эволюционно устоявшейся системе густота насаждения и плотность популяции насекомых должны автоматически взаимно регулироваться, достигая со временем какого-то типичного равновесного уровня [Berryman, 1986]. Наличие агрессивного чужеродного вида делает эту систему взаимодействий между пихтой сибирской и уссурийским полиграфом, как главным консортом, неадаптированной. Дальнейшее функционирование такой системы в длительной перспективе может стабилизироваться за счет элиминации агрессивных генотипов инвайдера и его симбионтов, естественного отбора более эффективных защитных механизмов у пихты и снижения монопородности фитоценозов.

Состав и структура индивидуальных консорциев стволовых дендрофагов, которым в значительной степени свойственна эволюционно сложившаяся олигофагия, определяются характеристиками дерева, как детерминанта, возникающего на нем подкорного сообщества. К числу таких характеристик относится степень устойчивости дерева к заселению дендрофагов, обусловленная эффективностью защитных механизмов, тип усыхания, физиологическое состояние дерева и химический состав его тканей на разных этапах ослабления, размеры дерева, структура и толщина коры

и ряд других [Исаев, Гирс, 1975; Bayers, 2007].

Большую роль в формировании индивидуальных консорциев играют массовые виды дендрофагов, первыми заселяющие дерево и определяющие дальнейшие сукцессионные процессы его разрушения с участием производных и заключительных группировок насекомых. В изученных насаждениях к таким видам относятся черный пихтовый усач и уссурийский полиграф. Оба вида в личиночной стадии питаются лубом – усач на ранних стадиях, короед в течение всего личиночного развития, так что их трофические ниши частично перекрываются.

Массовый анализ всех отмирающих и погибших деревьев пихты ($n = 2699$, т. е. 55,7 % от числа деревьев, учтенных на пробных площадях) в насаждениях, заселенных уссурийским полиграфом, выявил 66 индивидуальных консорциев с разным (от 1 до 7) количеством видов стволовых дендрофагов и их сочетаний. Абсолютно преобладали консорции с участием уссурийского полиграфа (91,9 %), в том числе на 54,6 % таких деревьев встречался только инвайдер, на 26,2 % – *P. proximus* вместе с *M. urusovi*, на 5,1 % – *P. proximus* вместе с *M. urusovi*, *X. spectrum* и *S. noctilio*, на 3,1 % – *P. proximus* вместе с *X. spectrum* и *S. noctilio*. Консорции с другими сочетаниями видов составляли менее 1 % каждая. Из них наиболее разнообразной в видовом отношении была консорция с участием *P. proximus*, *M. urusovi*, *M. saltuarius*, *A. griseus*, *X. spectrum*, *S. noctilio* и *T. lineatum*.

Индивидуальные консорции без уссурийского полиграфа составили 8,1 %, в том числе 78 % таких деревьев были заселены и обработаны черным пихтовым усачом самостоятельно (45 % деревьев) или в комплексе с другими стволовыми насекомыми. Среди последних чаще представлены группировки, включающие *M. urusovi*, *X. spectrum* и *S. noctilio* (на 8,8 % деревьев), а также *M. urusovi* и *T. lineatum* (на 5,9 % деревьев) и *M. urusovi* совместно с *X. pilosus* (на 4,7 % деревьев). Наиболее разнообразна по видовому составу индивидуальная консорция с участием *M. urusovi*, *M. saltuarius*, *A. griseus*, *X. spectrum*, *S. noctilio* и *T. lineatum*, встречавшаяся в исследованных насаждениях единично.

Пальцеходный лубоед *Xylechinus pilosus*, ранее один из наиболее многочисленных видов короедов на пихте в темнохвойных лесах Западной Сибири [Криволуцкая, 1965], с которым ошибочно связывали массовое усыхание пихтарников в 2000-х годах [Баранчиков, Кривец, 2010], в насаждениях, заселенных уссурийским полиграфом, был обнаружен лишь на 15 деревьях пихты (0,6 % от общего числа отработанных стволовыми дендрофагами деревьев). На юге Томской области его свежие поселения наблюдались на пихте лишь в припоселковых кедровниках. Здесь ему, видимо, удается выживать на других видах хвойных либо занимать на пихте пригодные, не заселенные полиграфом микростанции, или использовать для заселения более ослабленные деревья (к примеру, тонкомерные деревья с подсушенным лубом). В древостоях с преобладанием пихты сибирской *X. pilosus* не встречался, здесь он вытесняется агрессивным инвайдером, способным атаковать здоровые деревья, заселять их весной в более ранний период и быстрее завершать развитие.

Приведенные данные однозначно свидетельствуют о первостепенной роли *P. proximus* в организации сообществ стволовых насекомых и деградации пихтовых древостоев в районах инвазии. Если раньше черный пихтовый усач был единственным агрессивным стволовым дендрофагом, способным самостоятельно образовывать очаги размножения в сибирских пихтовых лесах за счет дополнительного массового питания жуков в кроне,

что ослабляло дерево и облегчало заселение ствола [Исаев и др., 1988], то с вселением уссурийского полиграфа и его грибных ассоциантов ситуация кардинально изменилась. Способность атаковать деревья разного жизненного состояния оказалась разной у *P. proximus* и *M. urussovi* (рис. 3).

Выявлено статистически значимое различие между атаками внешне здоровых и ослабленных деревьев ($\chi^2 = 113,7$; $p < 0,0001$ и $\chi^2 = 68,8$; $p < 0,0001$ для уссурийского полиграфа и черного пихтового усача соответственно), однако сила связи, рассчитанная с помощью V-критерия Крамера, оказалась средней (0,23) для *P. proximus* и слабой (1,83) для *M. urussovi*, что говорит о большей агрессивности инвайдера по сравнению с местным видом.

Для уссурийского полиграфа и черного усача при выборе деревьев для заселения большое значение имеют их размеры (рис. 4). Средний диаметр деревьев, поврежденных только уссурийским полиграфом, составил $15,62 \pm 6,8$ см, а совместного повреждения *P. proximus* и *M. urussovi* – $24,4 \pm 8,2$ см. Деревья, в комлевой части которых наблюдались поселения только *M. urussovi*, имели несколько больший диаметр – $25,2 \pm 8,7$ см. Пространственное разделение экологических ниш позволяет сосуществовать *M. urussovi* с *P. proximus* на довольно крупных деревьях в относительно длительной перспективе.

В целом видовое богатство консортов пихты показывает слабую значимую отрицательную

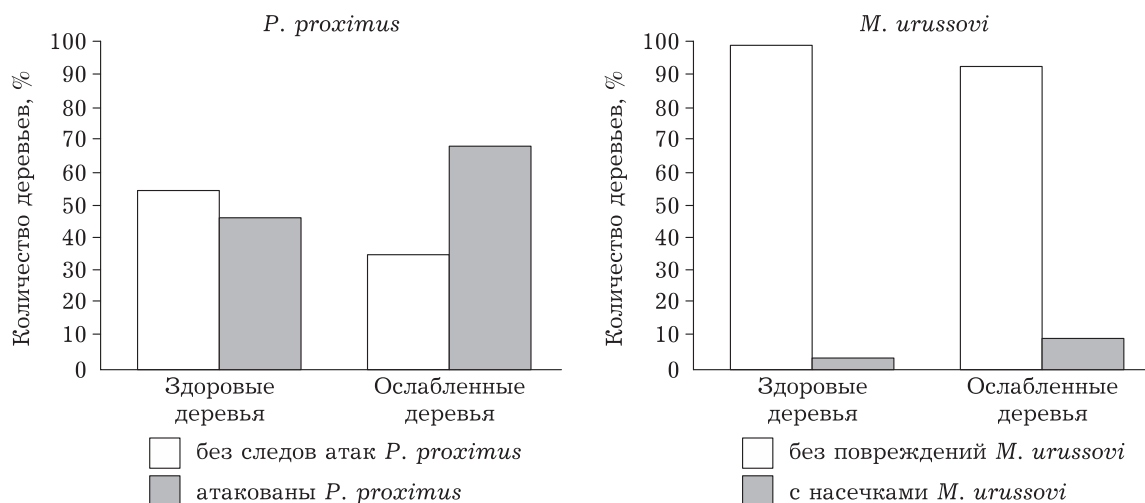


Рис. 3. Попытки поселения уссурийского полиграфа и черного пихтового усача на здоровых и ослабленных деревьях

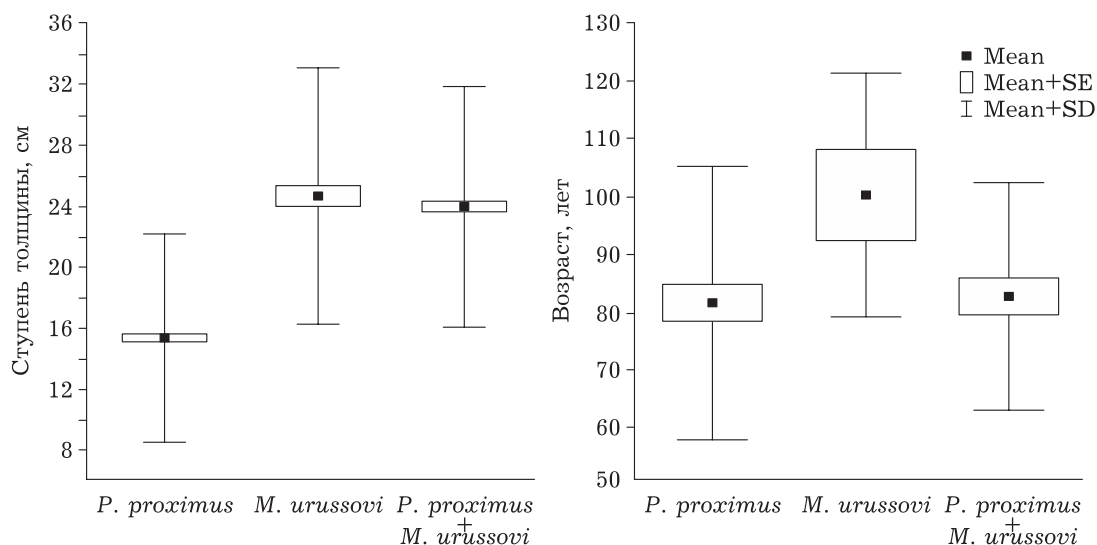


Рис. 4. Встречаемость уссурийского полиграфа и черного пихтового усача на деревьях разных ступеней толщины и возраста

связь ($r_s = -0,2$) с диаметром ствола, что, вероятно, объясняется изменением емкости экологической ниши, обусловленной снижением количества видов, способных преодолеть при заселении на крупных деревьях кору, толщина которой находится в сильной корреляционной связи с диаметром дерева ($r_s = 0,7$).

Заселению дендрофагами преимущественно подвергаются деревья в определенном возрастном диапазоне, характеризующемся прекращением активной наработки статических средств защиты (смоляного барьера). Образование и рост смолеместилищ у пихты прекращаются в 60–80 лет [Исаев и др., 1988]. Средний возраст деревьев пихты, атакованных и заселенных исключительно *P. proximus*, составляет $82 \pm 26,4$ года. *M. urussovi* в среднем заселял деревья почти на 20 лет старше ($100 \pm 20,8$ лет) (см. рис. 4). Колонизация полиграфом более молодых особей пихты обеспечивает инвайдеру определенное конкурентное преимущество.

ОБСУЖДЕНИЕ

Очередность заселения деревьев стволовыми дендрофагами носит характер четко выраженной закономерности. Потенциальная способность каждого вида колонизировать деревья на определенном этапе ослабления их защитных механизмов, занимая определенную экологическую нишу, нашла отражение в разработке концепции скользящей (сту-

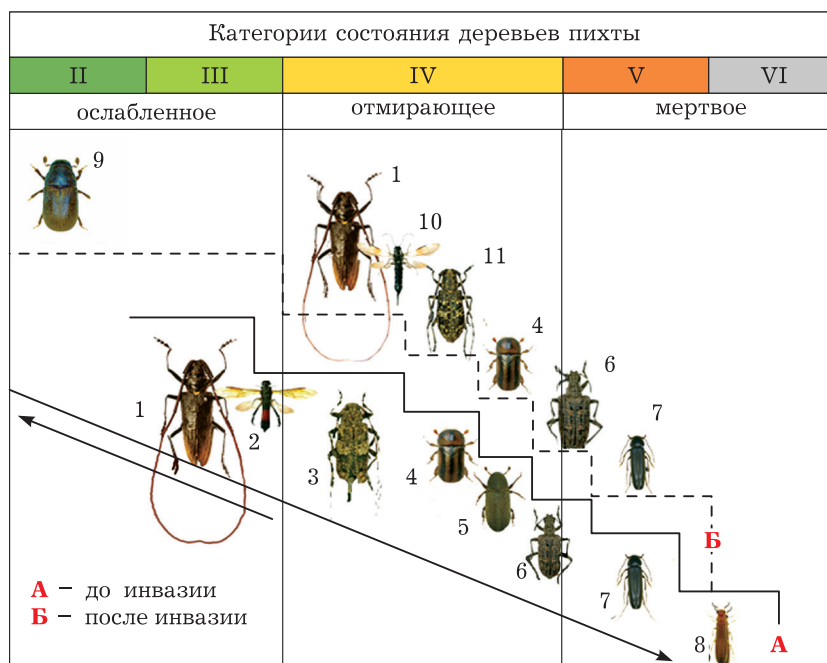
пенчатой) устойчивости дерева к ксилофагам [Исаев, Гирс, 1975]. Согласно данной концепции появление на ослабленном дереве каждого дополнительного вида стволовых вредителей свидетельствует о качественно новом этапе устойчивости самого дерева.

Проведенная нами дифференциация деревьев пихты по категориям состояния и приуроченных к ним консортов позволила впервые реализовать эту концепцию применительно к взаимоотношениям пихты и стволовых дендрофагов, определить способность каждого вида избирательно заселять деревья на определенном этапе снижения устойчивости и выявить особенности до- и послеинвазивных консорций (рис. 5).

Графическая интерпретация сукцессионного ряда группировок ксилофагов пихты сибирской отражает общие основные правила концепции скользящей устойчивости деревьев: 1) число видов, заселяющих дерево, прямо пропорционально степени его ослабления; 2) пионерные виды представлены не только наиболее агрессивными видами (т. е. способными нападать на живые деревья), но и самыми массовыми стволовыми вредителями; 3) чем агрессивнее вид дендрофагов, тем теснее его связь с данной древесной породой и уже диапазон пищевой специализации; 4) потенциальная возможность реализации вспышки массового размножения больше у тех видов насекомых, которые способны заселять деревья с меньшей степенью ослабления.

Рис. 5. Модель скользящей устойчивости пихты сибирской к стволовым дендрофагам.

Виды дендрофагов: 1 – *Monochamus urussovi*; 2 – *Sirex juvenicus*; 3 – *Acanthocinus griseus*; 4 – *Trypodendron lineatum*; 5 – *Xylechinus pilosus*; 6 – *Rhagium inquisitor*; 7 – *Serropalpus barbatus*; 8 – *Elatroides flabellicornis*; 9 – *Polygraphus proximus*; 10 – *Xeris spectrum*; 11 – *Monochamus saltuarius*. Последовательность заселения пихты дендрофагами до инвазии уссурийского полиграфа восстановлена по литературным данным [Криволицкая, 1965]



Несмотря на то что предлагаемая модель является некоторой абстракцией, а включенные в нее виды не обязательно присутствуют в каждой индивидуальной консорции, она дает наглядное представление об изменениях, обусловленных инвазией чужеродного вида.

Портрет шкалы скользящей устойчивости пихты сибирской, в результате включения в него уссурийского полиграфа, претерпел трансформацию в сторону сообщества с доминантным видом-монофагом, способным стабилизировать численность на высоком уровне.

Благодаря наличию симбионтных связей с фитопатогенной микобиотой, позволяющей снижать устойчивость здоровых и колонизировать жизнеспособные обратимо ослабленные деревья [Пашенова и др., 2018], уссурийский полиграф потеснил главного местного конкурента – черного пихтового усача – из занимаемой им ранее экологической ниши на следующую ступень шкалы; ранее многочисленный пальцеходный лубоед практически перестал встречаться на поврежденных полиграфом деревьях.

В комплексе стволовых дендрофагов пихты произошла смена не только массовых, но и обычных видов. Так, черный рогохвост, ранее встречавшийся преимущественно в очагах сибирского шелкопряда в отдельных районах Сибири, в регионе инвазии повсеместно

заместил синего рогохвоста, а бархатнопятнистый усач заменил малого черного усача.

Выявленные в результате проведенных исследований особенности постинвазивных сообществ насекомых-дендрофагов пихты сибирской дают общее представление о критериях выбора деревьев каждым компонентом консортивной группировки. В значительной степени эти закономерности мог бы уточнить биохимический анализ состава тканей деревьев на разных этапах ослабления и колонизации, как это было сделано для лиственницы и ее ксилофагов [Исаев, Гирс, 1975].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования в очагах массового размножения уссурийского полиграфа показали, что с момента появления этого вида на территории Западной Сибири аборигенные группировки стволовых дендрофагов претерпели структурные и функциональные изменения.

Установлено, что на пихте сибирской в насаждениях, заселенных инвайдером, по сравнению с насаждениями, ослабленными типичным местным вредителем – сибирским шелкопрядом, уменьшается общее число видов дендрофагов, изменяется видовая и экологическая структура стволового комплекса, сужается экологическая ниша региональных

доминантов, происходит частичное или полное вытеснение неконкурентоспособных видов.

Состав и структура популяционных консорциев дендрофагов значительно варьируются в зависимости от степени нарушенности пихтовых насаждений и их таксационных показателей (доли пихты в составе древостоев, среднего диаметра деревьев, полноты и бонитета).

Индивидуальные консорции, инициатором которых является инвазивный вид-супердоминант, также весьма разнообразны и преобладают по количеству над исходными местными. Абсолютное их большинство является однокомпонентным, когда на пихте живет лишь один чужеродный стволовый консумент – уссурийский полиграф, который доводит дерево до гибели.

В многовидовых группировках уссурийский полиграф выступает как инициатор сукцессии подкорных обитателей, определяя состав индивидуальных консорциев, последовательность заселения растения видами дендрофагов в соответствии со степенью ослабления дерева-хозяина и возможностями насекомых в использовании кормового субстрата. При этом численность аборигенных физиологических вредителей пихты находится на низком уровне, и они занимают наименее заселенные полиграфом участки деревьев либо деревьев, ослабленные в результате незавершенных попыток поселения уссурийского полиграфа после периода его массового лета или в силу других причин.

В целом инвазия уссурийского полиграфа является примером стремительного консорциогенеза, приводящего к экологическим и эволюционным преобразованиям в экосистемах.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-04-00587) и в рамках государственного задания ИМКЭС СО РАН (тема № 121031300226-5).

ЛИТЕРАТУРА

- Баранчиков Ю. Н., Кривец С. А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 14. Т. 1 / отв. ред. В. В. Анюшин. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2010. С. 50–52.
- Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесн. вестн. 2011. Вып. 4 (80). С. 78–81.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 5. С. 3–30.
- Быстров С. О., Антонов И. А. Первая находка уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandorf, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Иркутской области // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98, № 1. С. 91–93.
- Гниненко Ю. И. Новые инвазивные вредители леса в России, проникшие в леса в начале XXI в. // Лесн. вестн. 2011. № 4 (80). С. 74–77.
- Демидко Д. А. Датировка инвазии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) на территории Томской области // Изв. Санкт-Петербургской лесотех. акад. 2014. Вып. 207. С. 225–234.
- Дюкарев А. Г., Пологова Н. Н., Лапшина Е. Д., Березин А. Е., Лыготин В. А., Мульдьяров Е. Я. Природно-ресурсное районирование Томской области // Экология регионального природопользования. Препр. 2. Томск: Изд-во «Спектр» ИОАСО РАН, 1997. 40 с.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов (на примере лиственницы сибирской). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 346 с.
- Исаев А. С., Рожков А. С., Киселев В. В. Черный пихтовый усач. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 272 с.
- Киселева Е. Ф. Обзор вредных насекомых Томской области и меры борьбы с ними // Тр. Том. ун-та. 1952. Т. 118. С. 47–60.
- Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Трансформация таежных экосистем в очагах инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Рос. журн. биол. инвазий. 2015а. № 1. С. 41–63.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Дебков Н. М. Современное распространение и прогноз расширения инвазионного ареала уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 в Томской области (Западная Сибирь) // Евразийск. энтомолог. журн. 2018. № 17 (1). С. 53–60.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Демидко Д. А., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Изв. Санкт-Петербургской лесотех. акад. 2015б. Вып. 211. С. 33–45.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Кизеев Ю. М., Кожурин М. А., Козак Р. Г., Филимонов М. Н., Чемоданов А. В., Чугин В. С. Уссурийский полиграф в пихтовых лесах Томской области // Болезни и вредители в лесах России: век XXI: материалы конф. с междунар. участием и V Ежегодных чтений памяти О. А. Катаева. Екатеринбург, 20–25 сентября 2011 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 53–55.
- Кривошукская Г. О. Скрытостволовые вредители в темных хвойных лесах Западной Сибири, поврежденных сибирским шелкопрядом. М.; Л.: Наука, 1965. 129 с.
- Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М., 1959. Т. 1. С. 13–75.
- Линдeman Г. В. Преодоление ксилофагами сопротивления дерева в разных природных зонах // Лесоведение. 1990. № 6. С. 26–32.

- Мазинг В. В. Проблемы изучения консорции // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов: учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1976. Вып. 150. С. 18–27.
- Мамаев Б. М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока. М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.
- Пашенова Н. В., Кононов А. В., Устьянцев К. В., Блинов А. Г., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Рос. журн. биол. инвазий. 2018. № 1. С. 65–80.
- Положенцев П. А. Энтомоустойчивость древесных пород и влияние их физиологического состояния на размножение вредных насекомых // Бюл. Гл. бот. сада. 1965. Вып. 59. С. 78–83.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной ботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 2. С. 181–201.
- Строганова В. К. Рогохвосты Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1968. 147 с.
- Технология мониторинга пихтовых лесов в зоне инвазии уссурийского полиграфа в Сибири: методическое пособие / С. А. Кривец и др. Томск: УМИУМ, 2018. 73 с.
- Чмыр А. Ф., Маркова Н. А., Сеннов С. Н. Методология лесоводственных исследований: учеб. пособие. СПб.: ЛТА, 2001. 96 с.
- Bayers J. A. Chemical Ecology of bark beetles in complex olfactory landscape. Chapter 5 // Bark and wood boring insects on living trees in Europe, a synthesis / Eds. Lieutier et al. Dordrecht: Springer, 2007. P. 41–51.
- Berryman A. A. Forest insects: principles and practice of population management. N. Y.: Plenum Press, 1986. 279 p.
- Christiansen E., Waring R., Berryman A. Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships // Forest Ecology and Management. 1987. 22. P. 89–106.
- Lieutier F. Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies. In: Mechanisms and Deployment of Resistance in Tree to Insects. Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Kluwer, 2003. P. 31–75.
- Vega F. E. Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species / Eds. F. E. Vega, R. W. Hofstetter. Amsterdam: Elsevier, Academic Press, 2015. 640 p.

Four eyed fir bark beetle invasion effect on the species composition and structure of Siberian Fir stem pest complex

I. A. KERCHEV, E. M. BISIROVA, S. A. KRIVETS

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
634055, Tomsk, Akademicheski av., 10/3
E-mail: ivankerchev@gmail.com*

In the region of *Polygraphus proximus* invasion, we studied the patterns of stem dendrophages consortia (simple structural systems in biocenosis that combine autotrophic and heterotrophic organisms based on topical and trophic relations), the core of which is host tree – *Abies sibirica* Ledeb. The analysis was carried out on 4835 trees from 46 plots in the dark coniferous fir forests of the Tomsk region according to the following indicators: the vital state of trees and stands; taxonomic composition of insects, their occurrence, abundance and ecological characteristics; participation in the formation of xylophages communities at different host tree weakening stages. On the fir trees together with *P. proximus*, 21 species of stem dendrophages were identified. In all studied stands, the four eyed fir bark beetle was absolutely dominant. *Monochamus urussovi* Fisch was a permanent inhabitant of the stands damaged by the alien bark beetle. A direct dependence of the species coincidence degree with the disturbance of forest stands and their taxation indicators was revealed ($r_s = 0.61$). The species richness of the population consortia of fir is in an average dependence on the forest density and capacity ($r_s = 0.4$). For the first time, the ability of mass species of stem dendrophages to selectively colonize fir trees at different stage of resistance decline and to reveal the features of pre- and post-invasive consortia was determined. In a multispecies group, *P. proximus* acts as an initiator of the succession of stem inhabitants, determining the composition of individual consortia, the sequence of colonization of the plant by species of dendrophages in accordance with the degree of weakening of the host tree and the ability of insects to use the forage substrate. It was found that the number of the main aboriginal physiological pests of fir is at a low level, and they populate weakened trees following the attacks of an alien bark beetle or drying out for other reasons. The transformation of the indigenous stem dendrophages complex as a result of the invasion of four eyed fir bark beetle is an example of a rapid consortiogenesis leading to ecological and evolutionary changes in ecosystems.

Key words: invasion, *Polygraphus proximus*, Siberian fir, consortia, community transformation.