

СОСНОВАЯ ВЕРШИННАЯ СМОЛЕВКА: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РОЛЬ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Ю.П. Демаков

Приведены результаты исследований, проведенных в период вспышки массового размножения сосновой вершинной смолевки, протекавшей в лесах Марийского Заволжья в 1981-1991 гг. Описаны особенности жизненного цикла насекомого и характера его взаимодействия с кормовой базой, ксилофильным энтомокомплексом и дятлами; рассмотрена роль смолевки в лесных экосистемах. Полученные данные существенно отличаются по некоторым позициям от данных других исследователей или же дополняют их.

Лес – сложная многокомпонентная система, в которой каждый вид организма, занимая своё вполне определенное место и играя вполне определенную роль, обеспечивает устойчивость функционирования и развития всего сообщества. Не исключением является и группа ксилофильных насекомых, которые, выполняя важные экологические функции по регулированию густоты древостоев в процессе их развития, способны в ряде случаев вызывать значительный хозяйственный ущерб, усиливая последствия воздействия на леса неблагоприятных факторов среды и хозяйственной деятельности человека. Объективная оценка их роли в лесных биогеоценозах и снижение возможного негативного воздействия на них возможны лишь на основе глубокого познания их биологии и экологии.

Одним из активных членов этой группы насекомых является сосновая вершинная смолевка *Pissodes piniphilus* Hrbst. – представитель семейства долгоносиков Curculionidae, многие виды которого часто входят в число доминантов ксилофильного энтомокомплекса и, участвуя в создании как исходных, так и производных экологических группировок стволовых вредителей [4, 9, 22, 27, 28, 39, 47, 49, 55-57, 61, 63, 65, 74, 76-82], вызывают значительный хозяйственный ущерб. Особенности биологии и экологии смолевки описаны многими авторами [15, 27-30, 33, 43, 57, 63, 64, 67-69, 71, 80, 82], однако некоторые вопросы всё же остаются спорными или недостаточно выясненными, особенно в региональном аспекте. Довольно мало публикаций об особенностях развития очагов её массового размножения [46, 57, 63, 67, 80–82], а приведенных в них данных явно недостаточно для объяснения причин возникновения вспышек и выявления закономерностей их протекания в различных географических зонах и экологических ситуациях. В представленной рабо-

те, которая является продолжением цикла наших публикаций [22, 27-31, 33], мы попытались обобщить обширный эмпирический материал и все имеющиеся литературные сведения, восполнив в какой-то мере имеющийся пробел знаний, необходимых для управления численностью этого довольно специфичного и хозяйственно важного вида.

Объекты и методика

Исследования проведены в период с 1978 по 2007 годы на 22 постоянных пробных площадях, заложенных в сосновых древостоях различного состояния, возраста и условий произрастания (табл. 1), где все деревья были пронумерованы, описаны и измерены. Учет текущих изменений состояния древостоя проводили ежегодно обычно дважды за сезон: в мае и августе-сентябре, когда четко проявлялись признаки заселения деревьев стволовыми насекомыми (выбросы буровой «муки» короедами, насечки усачей, подтеки живицы). В работе использованы также данные учетов на 43 временных пробных площадях, расположенных в различных частях Республики Марий Эл, в том числе и в заповеднике «Большая Кокшага», и материалы визуального обследования насаждений.

О плотности популяции сосновой вершинной смолевки в лесу судили по числу заселенных ею деревьев (экз./га и % к исходному числу) и площади поверхности кормового субстрата ($\text{м}^2/\text{га}$), оценку которой проводили по оригинальной методике [23], позволяющей значительно упростить проведение учетных работ, сведя их лишь к измерению небольшого числа исходных параметров: диаметра и протяженности ствола, а также границ поселения насекомого на дереве. Для вычислений, которые проводили на ПК в программе Excel, использовали набор эмпирических формул, полученных на основе фактических измерений 187 модельных деревьев, взятых в различных биотопах. Площадь поселения насекомого-ксилофага на дереве ($S, \text{дм}^2$) оценивали по формуле:

$$S = Q \cdot (q_k - q_n)$$

где Q – площадь поверхности ствола дерева (дм^2), q_k, q_n – относительные величины площади поверхности ствола дерева от его основания до конца (k) и начала (n) поселения ксилофага, доля единицы.

Для вычисления площади поверхности ствола дерева использовали формулу:

$$Q = a \cdot D^b \cdot H^c$$

где D – диаметр ствола дерева в коре на высоте 1,3 м, см; H – высота дерева (длина ствола), м; a, b, c – константы уравнения, значения которых представлены в табл. 2.

Таблица 1

Краткие сведения о постоянных пробных площадях и древостое на них

Шифр биотопа	Год начала наблюдений	Фактор ослабления древостоя	ТЛУ	Бонитет	Возраст древостоя, лет	Густота древостоя, экз. / га	Число пробных площадей	Число живых деревьев
1	1979	Загущенность	A ₂	II	12	9800	3	1550
2	1979	То же	A ₂	II	18	3490	1	537
3	1981	— « —	A ₂	II	60	1860 - 2760	3	424
4	1984	— « —	A ₅	V	55	8570	1	257
5	1981	— « —	A ₂	II	70	1400	1	437
6	1981	— « —	A ₂	II	75	1010	2	563
7	1983	— « —	A ₂	II	85	795	1	302
8	1984	— « —	A ₂	II	90	880	1	325
9	1980	Подъем уровня грунтовых вод	A ₅	V ^a	160-240	386 - 756	4	1316
10	1974	Пожар 1972 г.	A ₂	II	50	1200	2	156
11	1974	Пожар 1972 г.	A ₂	II	75	860	7	587

Примечание. Возраст и густота древостоя, а также число живых деревьев указаны на момент закладки пробных площадей. Древостой в биотопах 1, 2, 5 искусственного происхождения, а в остальных биотопах естественного происхождения. В биотопе 1 действует очаг корневой губки. Биотопы 7 и 8 находятся в защитных опушках вдоль автомобильных дорог Йошкар-Ола – Казань и Йошкар-Ола – Козьмодемьянск. Они удалены друг от друга на расстояние 70 км, а от остальных – на 30-50 км. Все остальные биотопы сконцентрированы в пределах одного Старожильского лесничества, которое граничит с заповедником «Большая Кокшага» с юга. В биотопе 7 в 1983-1985 гг. действовал миграционный очаг сосновых лубоедов. Биотопы 10 и 11 – сильно расстроенные низкополнотные насаждения или крупные куртины поврежденных огнем сосняков, находящиеся среди постпирогенных молодняков.

Значения параметров эмпирических уравнений, отображающих зависимость площади поверхности ствола деревьев от их размеров в различных биотопах

Характеристика древостоя	Число модельных деревьев	Значения параметров уравнения			
		a	b	c	R ²
55-65 лет, II бонитет	50	2,522	0,868	1,015	0,994
75-85 лет, II бонитет	50	2,040	0,857	1,121	0,996
160-240 лет, V бонитет	87	1,623	0,950	1,141	0,986
Сводные данные	187	2,356	0,979	0,956	0,997

Относительная величина площади поверхности ствола дерева от его основания до какой-либо отметки была вычислена по формуле:

$$q_k = 1,28 \cdot X + 0,21 \cdot X^2 - 0,49 \cdot X^3$$

где X – протяженность отрезка ствола от его основания до отметки X_k в долях единицы длины ствола.

На ряде модельных деревьев с помощью оригинальной методики [18, 24, 52] была оценена плотность поселения вершинной смолевки и других видов насекомых-ксилофагов. За весь период исследований проанализировано около 1000 отработанных насекомыми стволов деревьев.

О сроках лёта стволовых насекомых и успешности развития их потомства судили также по данным периодических осмотров ветровала, снеголома, ловчих деревьев или специально выставляемых в лесу на различные сроки отрезков стволов живых деревьев.

Для выяснения взаимоотношений между вершинной смолевкой и древостоем во многих биотопах была проанализирована динамика прироста у господствующих и угнетенных деревьев.

Морфология и биология смолевки

Жуки смолевки ржаво-коричневого или темно-сери-коричневого цвета длиной 4-5 мм с очень вытянутой головой, образующей головотрубку, на конце которой расположено ротовое отверстие. На надкрыльях расположена единственная поперечная полоса, которая состоит из светлых чешуек, расположенных сразу же за серединой тела (рис. 1). Надкрылья в последней трети заметно сужаются, покрыты бороздками пунктировки, пространство между бороздками равномерное. Задние

края щита закругленные. Оплодотворенная самка откладывает по 1-5 яиц в одну ямку в зоне тонкой коры деревьев (общая плодовитость самок неизвестна, однако по аналогии с другими близкородственными видами [25, 58] и короедами можно предположить, что численность отложенных ими за сезон яиц не превышает 30 шт.), вызывая обильное смоловыделение, которое наиболее хорошо проявляется в конце июля – начале августа. Личинки мясистые, безногие, серповидной формы, белые, питаются лубом, выедая извилистые и постепенно расширяющиеся ходы, заполненные в начальный период смолой; окукливаются в заболони в небольших углублениях (колыбельках), заполненных порошкообразной буровой мукой (рис. 2). Молодые жуки проходят дополнительное питание на молодых деревьях сосны обыкновенной, веймутовой и сибирской (кедра сибирского), реже пихты - сибирской, выгрызая в тонкой коре и лубе небольшие углубления, которые особенно опасны для древесного подроста и молодняков искусственного происхождения. Взрослые насекомые живут 3-4 года [48].

Литературные данные по фенологии сосновой вершинной смолевки скудны, отрывочны, а по ряду позиций и противоречивы. Так, большинство авторов [4, 15, 39, 49, 56, 63-65, 74] отмечает, что массовый лёт насекомого происходит в июне-июле. По данным же других исследователей лёт происходит либо в мае-июне [82], либо в течение всех летних месяцев [43, 46, 81]. Наблюдения, проведенные нами с использованием ловчих отрезков стволов, показали, что в условиях Марийского Полесья лёт жуков смолевки начинался в начале мая и заканчивался в конце июля (табл. 3). Наиболее массовый лёт приходился на конец мая. По срокам наступления весны и лета короедов 1987 и 1988 гг. нельзя назвать средними. Так, лёт большого соснового лубоеда в 1987 году начался одновременно со смолевкой лишь 2 мая, что на 10-15 дней позднее, чем обычно. В условиях же ранней и теплой весны, что отмечалось в 1975, 1983 и 2007 гг., лёт его жуков начинался в самом конце марта - начале апреля. Очевидно, что в эти годы лёт жуков вершинной смолевки мог происходить в эти же сроки или немногим позднее. В 1988 году лёт из-за более прохладной погоды начался позднее, чем в предыдущем году. Колебания интенсивности лета в 1987 году объясняются снижением температуры воздуха, которое было особенно значительным с 25 мая по 7 июня. В период лета у жуков вплоть до 8 июня отмечалось спаривание, а до начала июля – дополнительное и возобновительное питание. Низкая плотность заселения ловчих отрезков в 1988 году связана не с погодными условиями, а с продолжительностью генерации смолевки, составляющей два года.



Рис. 1. Жук, личинка и куколка *Pissodes piniphilus* Hrbst. (увеличено в 10 раз).

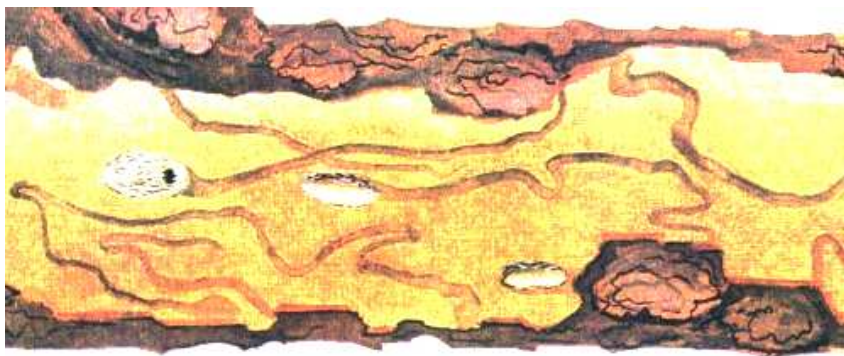


Рис. 2. Личиночные ходы и куколочные колыбельки *Pissodes piniphilus* Hrbst.

Таблица 3

Динамика откладки яиц жуками *Pissodes piniphilus* в 1987-1988 годах на ловчих отрезках деревьев сосны обыкновенной, вывешиваемых в лесу на разные сроки

Данные учетов, проведенных в 1987 году			Данные учетов, проведенных в 1988 году		
Сроки нахождения отрезков в лесу	Число отродившихся личинок, экз./м ²		Сроки нахождения отрезков в лесу	Число отродившихся личинок, экз./м ²	
	За весь период	В пересчете на 1 день		За весь период	В пересчете на 1 день
2 мая	19,8	19,8	4-10 мая	0,0	0,0
4 мая	15,9	15,9	11-16 мая	0,0	0,0
11 мая	69,9	69,9	17-23 мая	5,5	0,6
12-14 мая	51,8	17,3	24-30 мая	23,8	3,4
15-17 мая	110,9	37,0	31 мая – 12 июня	30,1	2,3
18-19 мая	193,6	96,8	13-22 июня	9,0	0,9
20-21 мая	312,8	156,4	23 июня – 1 июля	3,2	0,4
22-24 мая	318,5	106,2	2-8 июля	16,1	2,3
25 мая – 7 июня	205,9	17,7	9-20 июля	48,2	4,0
8-14 июня	222,0	31,7			
15-22 июня	175,9	22,0			
23-28 июня	46,3	7,7			
6-27 июля	73,3	3,5			

Наличие двухлетней генерации смолевки особенно рельефно отразилось на характере динамики протекания вспышки её массового размножения в сосняках Марийского Заволжья, что подробно будет изложено ниже. В данном году откладку яиц повторно производили старые дважды перезимовавшие жуки, численность и активность которых была значительно ниже, чем у молодых жуков, впервые участвующих в репродукции. Именно повторная откладка яиц старыми жуками объясняет, по нашему мнению, наличие у другого представителя рода *Pissodes* - пихтовой смолевки двух якобы разобщенных во времени популяций-«колен», выявленных Т.С. Гурьяновой [21]. В повторной откладке яиц старыми жуками смолевки, возраст которых от момента отрождения составлял уже два года, ничего удивительного нет, так как данная биологическая особенность присуща и другим представителям группы ксилофильных насекомых. Так, в частности, данный факт был экспериментально установлен у сосновых лубоедов двумя исследователями: Н.С. Грезе [20] и А.В. Яцентковским [73].

Личинки вершинной смолевки появлялись, по нашим наблюдениям, через 12-15 дней после откладки самками яиц. Продолжительность их дальнейшего развития зависела от температурного режима и состояния

кормового объекта. На большинстве заселенных деревьев они заканчивали своё развитие к концу августа, устраиваясь на зимовку без окукливания, но находясь уже в куколочных колыбельках, которые располагались либо на поверхности заболони (при высокой влажности среды под корой деревьев, находящихся в затенении), либо в древесине на глубине до 3 мм. А. Рийс [82] для условий Эстонии и В.Т. Козак [43] для условий Украины отмечают ещё большее заглубление колыбелек. На деревьях с достаточно высоким уровнем резистентности и давлением живицы развитие личинок происходило довольно медленно, и они продолжали питание вплоть до наступления холодов, оставаясь в своих ходах на зимовку, которая в 1987-1988 гг. прошла вполне успешно, так как личинки достаточно холодостойки (личинки, по наблюдениям А. Луйк [46, 81], выдерживают в сентябре отрицательные температуры до $-9...-12^{\circ}\text{C}$, а в январе до -35°C).

Сроки появления куколок зависят от температурного режима и, особенно, от состояния заселенного дерева. В большинстве случаев куколки смолевки появлялись, в зависимости от погодных условий года, в третьей декаде мая – начале июня. В это же самое время они появляются и в других регионах в пределах практически всего ареала [43, 63, 64, 82]. На сильно ослабленных и буреломных деревьях, а также на ловчих отрезках стволов куколки появлялись уже в начале августа. На отрезках стволов, выпиленных с заселенных в лесу деревьев и занесенных 10 марта в отапливаемое помещение с температурой $+18...20^{\circ}\text{C}$ личинки окукливались лишь через 33-37 дней, а на подобных отрезках, находящихся в данных условиях с осени, куколок вообще не образовывалось, хотя личинки оставались живыми до начала марта. Очевидно, что для окукливания ушедших на зиму личинок необходимо обязательное холодовое воздействие. Установлено также, что на заселенных отрезках стволов, выставленных на солнцепеке, куколки образовывались только на затененной стороне, а на освещенной личинки в результате перегрева погибли.

Стадия куколки продолжалась у смолевки около двух-трех недель. Вылет молодых жуков довольно растянут. Так, по данным А. Рийса [82], вылет жуков в условиях Эстонии продолжался в 1937 году с начала июля почти до середины октября и происходил в два этапа (рис. 3): одна волна вылета отмечалась в первой половине июля, а вторая – в сентябре. В течение июля вылетало 2/3 общего числа жуков. Массовый вылет жуков в условиях Марий Эл происходил, по нашим наблюдениям, во второй половине июня, однако к размножению они приступали лишь на

следующий год, пройдя дополнительное питание и перезимовав. Время развития данного насекомого от стадии яйца до молодого, но еще неполовозрелого жука составляло 12-13 месяцев (включая зимовку), а полный цикл, включающий дополнительное питание, - два года. Это существенно отличается от данных других исследователей [43, 46, 63, 64, 81, 82], утверждающих, что генерация у смолевки одногодовая.

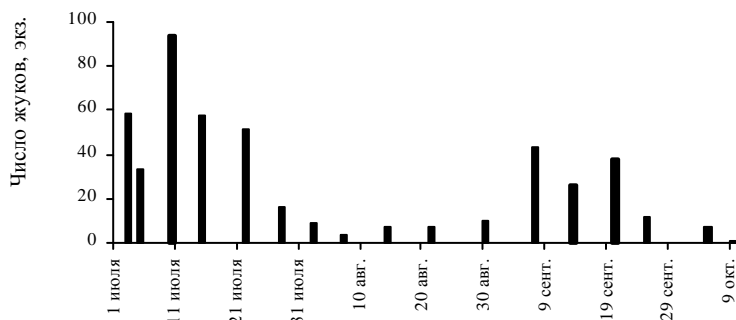


Рис. 3. Сезонная динамика вылета молодых жуков сосновой вершинной смолевки в условиях Эстонии по данным А. Рийса [82].

Развитие *Pissodes piniphilus* от яйца до неполовозрелого жука может завершиться в особо благоприятных условиях всего за 2,5 месяца. Данный факт был зафиксирован нами в эксперименте с ловчими отрезками стволов, которые мы помещали сразу же после их заселения в закрытое помещение (лабораторию), где температура достигала 28-30°C и, в отличие от природных условий, слабо изменялась в течение суток. Способствовали развитию преимагинальных стадий смолевки также отсутствие давления живицы и хорошее качество луба. Жуки в этом случае выводились уже в конце августа – начале сентября. Сложившимися условиями среды, а не наличием какой-то особой «преждевременно развивающейся формы» объясняется, скорее всего, факт раннего появления жуков у другого представителя рода *Pissodes* – точечной смолевки, отмеченный в Прибайкалье А.С. Рожковым [60].

Установлено также, что популяция вершинной смолевки по стратегии поведения, экологии и фенологии особей довольно неоднородна. В её составе присутствуют две формы, или типа (тип А и тип Б). Особи первого типа обладают низкой агрессивностью и конкурентоспособностью. Они начинают летать первыми и заселяют деревья, практически

полностью утратившие резистентность. Развитие их потомства от яйца до вылета молодых жуков завершается в течение одного вегетационного периода (в начале августа личинки окукливаются, а к концу месяца превращаются в жуков). Особи типа Б высоко агрессивны. Они могут заселять вполне жизнеспособные деревья и успешно на них развиваться. Жуки начинают летать и откладывать яйца в конце июня – начале июля, когда лёт особей типа А уже практически заканчивается, что исключает конкуренцию между ними за жизненное пространство. Их потомство зимует в стадии личинки V возраста в кукольных колыбельках. Окукливание, для которого необходимо воздействие на личинок отрицательных температур, происходит весной следующего года и завершается в течение третьей декады мая – первой декады июня. Вылет молодых жуков наблюдается во второй половине июня.

Несмотря на различия в сроках развития потомства на преимагинальных стадиях, продолжительность генерации (цикл развития – от яйца до яйца) составляет у обеих жизненных форм два года. Молодые жуки типа А, прежде чем приступить к размножению, дважды зимуют и в течение полного вегетационного периода проходят дополнительное питание. Неполовозрелые жуки типа Б зимуют один раз, но дополнительное питание у них бывает дважды: во второй половине лета после рождения и весной – ранним летом следующего года.

Наличие разных жизненных форм обеспечивает исключительную способность вершинной смолевки к самосохранению как вида в природе и успешность размножения в различных экологических условиях, складывающихся в биоценозах.

Литературные сведения о характере распространения и вредоносности сосновой вершинной смолевки

Сосновая вершинная смолевка широко распространена на евроазиатском континенте в пределах практически всего ареала сосны обыкновенной от Приамурья и Восточной Сибири до Западной Европы, от Якутии и северной Лапландии до Казахстана (52° с.ш.), образуя иногда самостоятельные эпизодические очаги массового размножения в древостоях почти всех типов леса и возраста, начиная с 20 лет [4, 6, 15, 17, 28, 40, 46, 47, 49, 54-57, 61, 63, 65, 66, 71, 74, 78-82]. Изредка заселяет деревья кедра сибирского, сосны веймутовой и лиственницы даурской, а также неокоренную древесину ели сибирской. Хорошо развивается на угнетенных и ослабленных деревьях, ветровале, снеголоме и свежих

крупных порубочных остатках (сучьях, вершиннике), но может нападать и на совершенно здоровые деревья, вызывая их отмирание.

Первые упоминания о массовых размножениях смолевки относятся ко второй половине 19 века в Германии [76]: площадь очага в одном из лесничеств составила 351 га, и было вырублено 6577 м³ сухостойной древесины (порядка 19 м³/га). В конце 19 века массовое размножение смолевки отмечалось в Латвии, которое распространилось в начале 20 столетия в южную Эстонию [80]. В литературе имеются также некоторые сведения о значительном распространении ксилофага в данное время в лесах Швеции, Финляндии, а также Ленинградской и Мурманской областей СССР, где он часто заселял деревья без внешних признаков ослабления [57, 74, 75].

Очаги этого насекомого вновь возникли в Эстонии в 1932 году и действовали в 20 лесничествах вплоть до 1939 года на площади около 3,2 тыс. га [80, 82]. Непосредственных наблюдений за смолевкой исследователи не проводили, а судили о динамике её массового размножения по отчетным документам о санитарных рубках леса (табл. 4), в процессе которых было вырублено более 55 тыс. м³ сухостойной древесины или в среднем 20 м³ с 1 га (рубки в то время проводили только в зимний период). Очаги смолевки действовали в сосняках всех классов бонитета, но наибольшую площадь они охватили в древостоях II-III классов бонитета (табл. 5). Исследователями было установлено, что с возрастанием бонитета древостоев увеличивался и их возраст. Численность смолевки в этих же районах Эстонии вновь повысилась в середине 80-х годов 20 столетия [46, 81], однако масштабы повреждений были меньшими: очаги вредителя отмечены на площади порядка 600 га в густых сосняках 30...70-летнего возраста, растущих на бедных почвах и пораженных корневой губкой.

Значительное распространение *Pissodes piniphilus* в лесах Литвы отмечает в своих работах В.Т. Валента [9, 10]. Экологическая ниша смолевки характеризуется, по его данным, широким возрастным диапазоном сосняков в брусничниковом и черничниковом типах леса.

В конце 70-х – начале 80-х годов 20 века вершинная смолевка была широко распространена в лесах Польши [78, 79], где заселяла деревья в поврежденных ураганом лесах и в зоне воздействия песчаного карьера, выработка которого привела к снижению уровня грунтовых вод. Отмечено её присутствие в эти годы также в сосновых лесах Украины [43].

Таблица 4

**Данные об интенсивности вырубki сухостойных деревьев в очагах
сосновой вершинной смолевки, действовавших в сосняках
южной Эстонии в 1932-1939 гг. [по 80, 82]**

Годы	Объем вырубki древесины в различных лесничествах по годам			
	Лесной массив Ahja, м ³ /га	Лесной массив Kiidjärve, м ³ /га	В среднем	
			м ³ /га	%
1928 / 1929	0,25	0,61	0,43	2,1
1929 / 1930	0,57	0,33	0,45	2,2
1930 / 1931	0,40	0,74	0,57	2,8
1931 / 1932	0,72	0,76	0,74	3,6
1932 / 1933	1,11	1,23	1,17	5,7
1933 / 1934	1,28	1,60	1,44	7,0
1934 / 1935	2,27	2,20	2,23	10,9
1935 / 1936	2,44	2,49	2,46	12,0
1936 / 1937	4,47	3,29	3,88	19,0
1937 / 1938	7,17	6,94	7,06	34,6
Итого	20,68	20,19	20,43	100

Таблица 5

**Характер распределения площади очагов вершинной смолевки,
действовавших в сосняках южной Эстонии в 1932-1939 гг.,
по классам бонитета древостоев [по 80, 82]**

Показатель	Значения показателей по классам бонитета древостоя					
	I	II	III	IV	V	Итого
Площадь очагов, га	193	1391	915	595	104	3198
Площадь очагов, %	6,0	43,5	28,6	18,6	3,3	100
Средний возраст, лет	48	57	67	76	80	-

Широкое распространение вершинной смолевки в 1980-х годах отмечено исследователями [7, 8, 67-75] и в центральной части России (Московская и Брянская области). Встречаемость этого насекомого изменялась по типам леса и группам возраста древостоя от 33,7 до 77,8% (рис. 4). Величина отпада деревьев за два года (1984-1985), происходящего в большинстве случаев по вершинному и стволловому типам, составляла 2,6...18,3% по их числу (табл. 6).

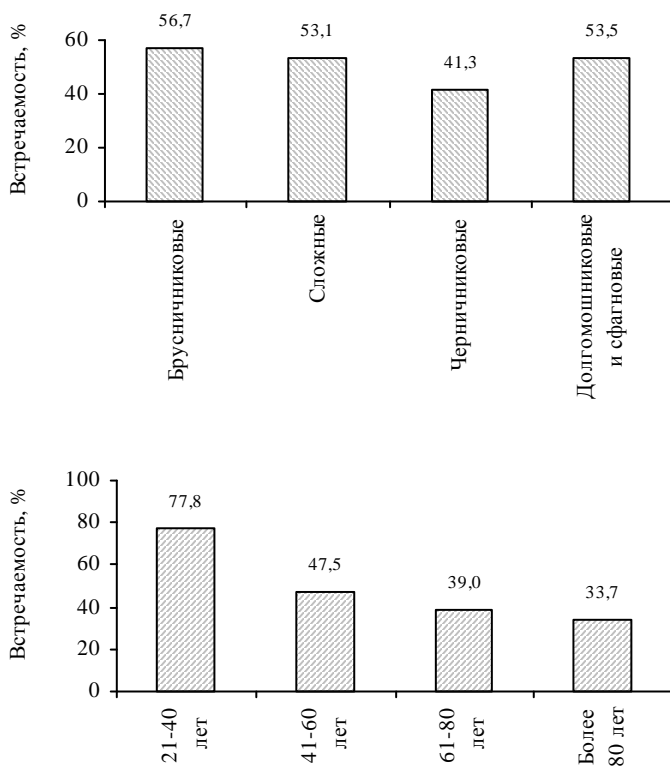


Рис. 4. Встречаемость *Pissodes piniphilus* Hrbst. в 1983-1985 гг. в сосновых лесах Московской области различных типов леса и возраста [по 7, 8].

Таблица 6

Величина отпада деревьев за 1984-1985 гг. в сосновых лесах Московской области различных типов леса и возраста [по 7, 8]

Группа типов леса	Величина отпада (%) по группам возраста, лет				
	21-40	41-60	61-80	Более 80	В среднем
Лишайниковая	19,3	13,3			16,3
Брусничниковая и сложная	9,0	6,4	8,4	3,4	6,8
Черничниковая	12,7	5,5	6,0	2,4	6,7
Долгомошниковая и сфагновая		6,8	6,5	7,4	6,9
В среднем	13,7	8,0	7,0	4,4	9,2

Встречаемость смолевки в лесах Брянской области достигала в ряде случаев 83% [67-69]. Наибольшее её распространение отмечено в высокополнотных древостоях свежих и влажных типов леса. В сосняках, подвергшихся воздействию щелочных загрязнителей, встречаемость насекомого убывала по мере удаления от источника выбросов (рис. 5).

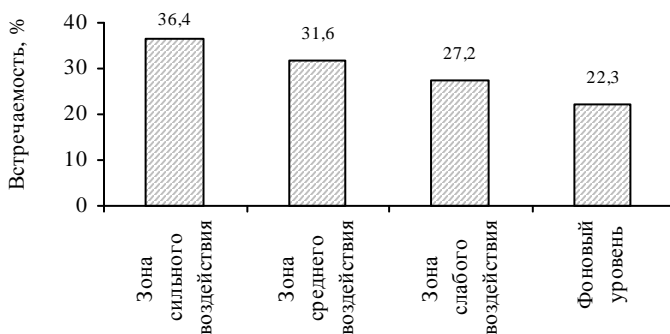


Рис. 5. Встречаемость *Pissodes piniphilus* в сосновых лесах Брянской области, подвергшихся воздействию выбросов цементного завода [по 72].

В литературе имеются также сведения о том, что роль вершинной смолевки в отпаде деревьев и сложении структуры ксилофильных энтомокомплексов не всегда была весомой. Так, Б.И. Ковалев [42], проводивший свои наблюдения в рекреационных лесах Брянской области в одни и те же годы с В.П. Шелухо, отмечает, что данный ксилофаг встречался только на 1,9% отмерших деревьев III-IV классов возраста. На горях 1921 года в лесах Сибири встречаемость смолевки составляла, по данным С.С. Прозорова [59], всего 3,5%.

Особенности протекания вспышки массового размножения сосновой вершинной смолевки в Марийском Заволжье и её воздействия на древостои

Характер воздействия на древостои сосновой вершинной смолевки и протекания вспышки её массового размножения зависел от физиологического состояния, возраста и причин ослабления древостоя. Наши исследования, как было отмечено в разделе «Объекты и методика», проведены в сосняках, ослабленных различными факторами, в том числе пожарами, «вымочкой» и др., с которых и начнем разбор полученных результатов.

Древостои, поврежденные пожаром 1972 года. Вспышка массового размножения сосновой вершинной смолевки в данных биотопах началась в 1981 году и характеризовалась внезапностью, так как в предшествующий период времени здесь не проявлялось каких-либо внешних признаков повышения активности насекомого [25, 29, 35-37, 50], что вполне согласуется с данными других исследователей [1, 2, 16, 19, 53]. Максимум текущего годовичного отпада поврежденных огнем деревьев, состояние которых к 1980 г. значительно улучшилось и стабилизировалось [35], отмечался в средневозрастных сосняках в 1985 году, а в припевающих и спелых – в 1987 году (рис. 6), достигая 10% от числа живых экземпляров на начало года. Начиная с 1991 года, отпад деревьев в сильно расстроенных пожаром низкополнотных древостоях практически прекратился. Обращает на себя внимание отсутствие отпада в «четные» годы (1982, 1984, 1986 и 1988), что связано с двухгодичным циклом размножения вершинной смолевки и наличием у неё одного популяционного колена, подобного таковому у соснового подкорного клопа, которое, однако, в отличие от этого вида начинает свое развитие в «нечетные» годы.

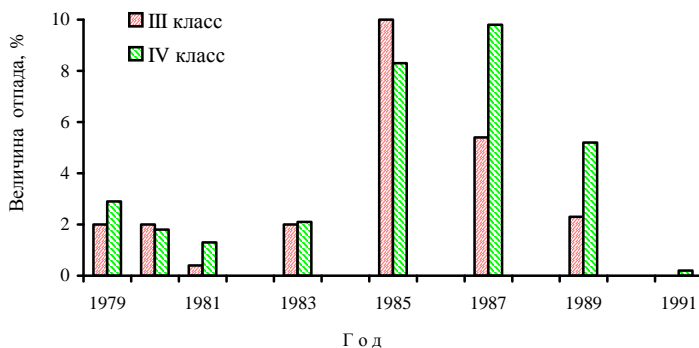


Рис. 6. Динамика текущего годовичного отпада деревьев в сосняках разных классов возраста, поврежденных пожаром 1972 года (биотопы 10 и 11).

Сосняки сфагновые, ослабленные воздействием климатогенной «вымочки». В перестойных сосняках сфагновых, ослабленных действием избыточного увлажнения вследствие поднятия уровня грунтовых вод из-за погодных аномалий 1978-1980 гг., протекание вспышки размножения смолевки имело свои особенности (рис. 7). В первый период по-

сле воздействия климатогенного стресса, когда деревья были наиболее ослаблены, заселение происходило по ярко выраженному комлевому типу, первопоселенцем при котором был большой сосновый лубоед *Tomicus piniperda* L. [25, 26, 34]. В дальнейшем же стал доминировать стволовый тип заселения деревьев, обусловленный нападением на них в «нечетные» годы сосновой вершинной смолевки, нарастание численности которой, несмотря на оздоровление древостоя (рис. 8), наблюдалось в течение трех поколений. В динамике отпада деревьев четко прослеживается определенная закономерность, свойственная очагам массового размножения стволовых вредителей, выражающаяся в прохождении фаз роста численности, ее максимума и разреживания.

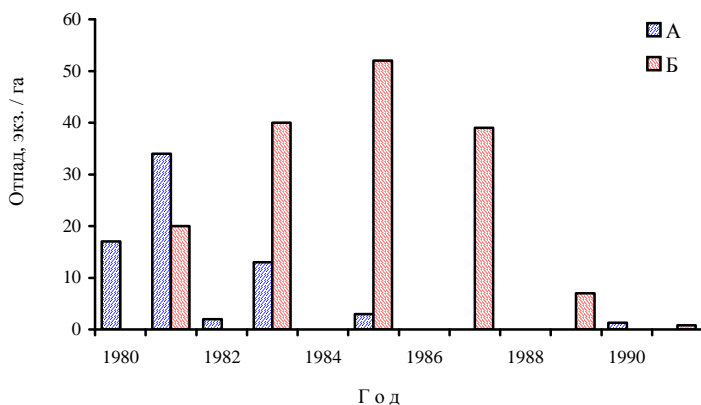


Рис. 7. Динамика текущего годовичного отпада деревьев в сосняках сфагновых, подвергшихся климатогенной «вымочке» (биотоп 9): А – деревья, заселенные сосновыми лубоедами по комлевому и одновременному типам, Б – деревья, заселенные сосновой вершинной смолевкой по стволовому типу.

В средневозрастных загущенных сосняках сфагновых, произрастающих на окраине болота с небольшой мощностью торфяной залежи (до 0,5 м), динамика отпада деревьев была во многом сходной (рис. 9), хотя максимум пришелся уже на 1987 год. Абсолютная величина отпада в данном биотопе была на порядок большей, чем в перестойном насаждении, однако относительные величины были сопоставимы между собой (15,0% и 10,2% соответственно).

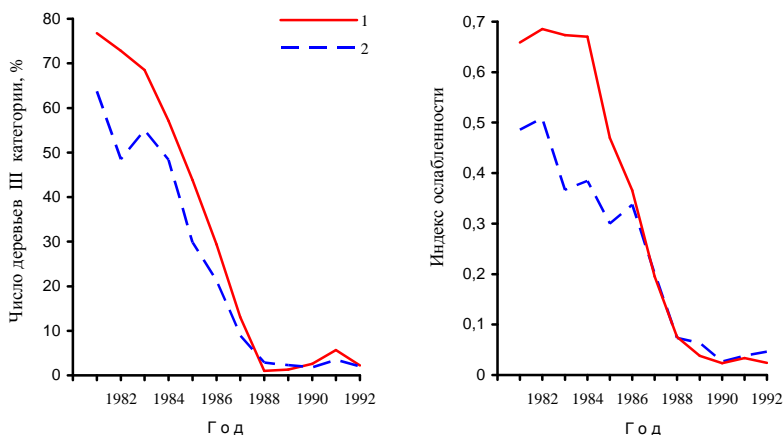


Рис. 8. Динамика состояния древостоя в сосняках сфагновых, подвергшихся климатогенной «вымочке»: 1 – воздействие сильное, 2 – воздействие умеренное.

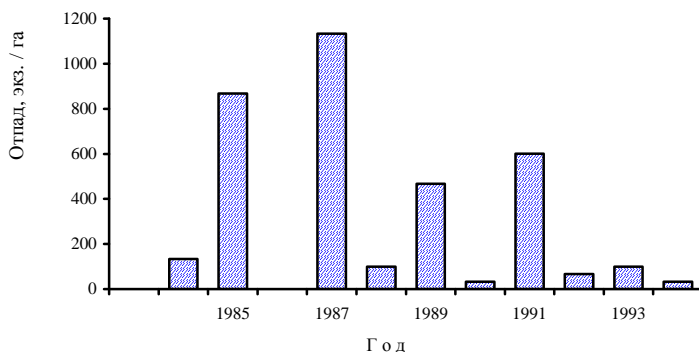


Рис. 9. Динамика текущего годичного отпада деревьев в загущенном средневозрастном сосняке сфагновом (биотоп 4).

Отпад деревьев в перестойном древостое происходил практически в пределах всего размерного диапазона диаметра стволов со слабо выраженной тенденцией снижения его величины по мере увеличения их размера (табл. 7). В средневозрастном древостое зависимость величины отпада деревьев от их диаметра выражена очень четко (рис. 10), что свидетельствует о перевесе в этом процессе фактора перегущенности над «вымочкой».

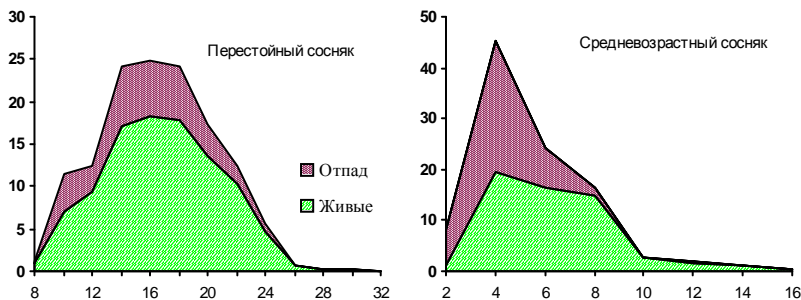


Рис. 10. Изменение размерной структуры древостоя в сосняках сфагновых в период вспышки массового размножения сосновой вершинной смолевки: по оси абсцисс - ступени толщины деревьев, см; по оси ординат - доля от общего числа деревьев, %.

Анализ полученных данных показал, что роль сосновых лубоедов в отпаде деревьев в данных насаждениях, подвергшихся «вымочке», была несущественной, так как его величина всецело зависела от состояния древостоя (рис. 11), а вершинной смолевки, наоборот, довольно значительной. При отсутствии в лесных биогеоценозах данного насекомого, вспышки массового размножения которого отмечаются сравнительно редко, последствия воздействия климатогенного стресса на древостои были бы, вероятно, менее ощутимыми. Вершинная смолевка во время вспышки её массового размножения осваивала потенциальную кормовую базу далеко не в полной мере, постоянно преодолевая резистентность деревьев, значительная часть которых успешно отражала атаки этого ксилофага (рис. 12).

Таблица 7

Величина отпада деревьев различных ступеней толщины в сосняках сфагновых

Ступень толщины, см	Величина отпада деревьев на пробных площадях, %				
	№ 25	№ 26	№ 27	№ 28	В среднем
10-12	67	66	45	60	60
14-16	48	54	33	47	46
18-20	35	55	30	20	35
22-24	28	51	20	9	27
26-28	43	52	0	4	25
В целом	36	58	34	22	38

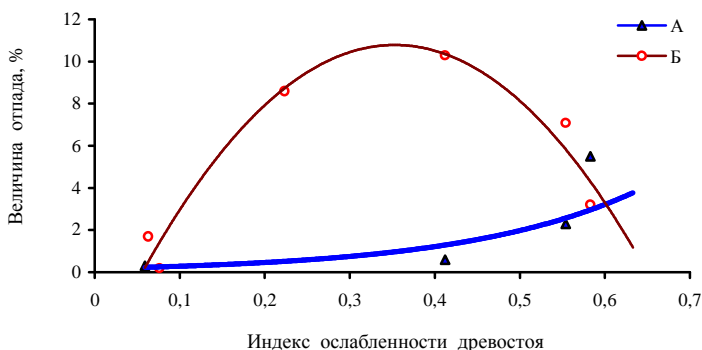


Рис. 11. Влияние состояния древостоя на величину текущего годовичного отпада деревьев в сосняках сфагновых, подвергшихся климатогенной «вымочке» (биотоп 9): А – деревья, заселенные сосновыми лубоедами по клеветному и одновременному типам, Б – деревья, заселенные сосновой вершинной смолевкой по стволовому типу.

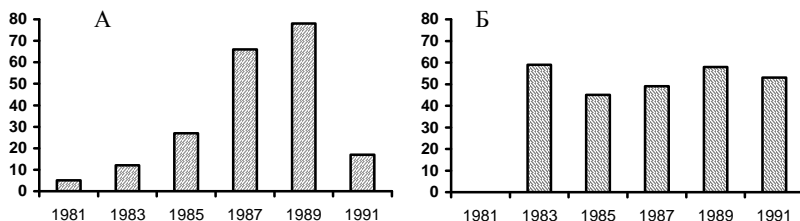


Рис. 12. Изменение активности вершинной смолевки в перестойных сосняках сфагновых в период вспышки её массового размножения: ось абсцисс – годы, ось ординат – доля заселенных деревьев от числа ослабленных (А) и подвергшихся её нападению (Б), %.

Полученные нами результаты существенно отличаются в этом аспекте от данных исследователей, занимавшихся изучением последствий «вымочек» леса в других регионах России и/или в другие годы [45]. Так, в частности, на олиготрофном болоте в Московской области близ Звенигорода в 1982-1992 гг. также отмечалось массовое отмирание деревьев сосны, однако основным фактором отпада выступал, по мнению А.А. Маслова [48], большой сосновый лубоед *Tomicus piniperda* L., а вершинная смолевка в состав ксилофильного энтомокомплекса вообще не входила. А.И. Воронцов и Т.И. Машнина [14, 51], проводившие исследования в сфагновых сосняках Белоруссии во второй половине 1950-х годов, отмечают довольно высокую встречаемость *Pissodes piniphilus*

Hrbst., доходящую до 67%, однако в качестве основной причины ослабления и отпада деревьев называют короеда *Dendroctonus micans* Kugl., который на объектах наших исследований в период их проведения не имел значительного распространения.

Протяженность и площадь районов поселений смолевки на деревьях в сосняках сфагновых были очень значительными (табл. 8), составляющими 64...69% площади поверхности ствола и занимающими практически всю зону тонкой коры (рис. 13). На отрезке 0,4...0,8 длины ствола встречаемость поселений составляла 100%. В 1985 году, когда отмечалась кульминация вспышки массового размножения смолевки, значения параметров её поселений несколько снизились по сравнению с предыдущим годом, а степень их изменчивости, наоборот, увеличилась, что можно объяснить повышением резистентности деревьев, улучшение состояния которых протекало у разных особей неодинаково.

Таблица 8

Параметры поселений *Pissodes piniphilus* на стволах заселенных ею деревьев в перестойных сосняках сфагновых

Параметр	Значения статистических показателей					
	min	max	M_x	m_x	S_x	V
1983 год; абсолютные значения						
Начало поселения, м	1,0	6,0	3,18	0,30	1,51	47,5
Конец поселения, м	9,0	14,6	12,67	0,31	1,53	12,1
Протяженность, м	4,7	12,2	9,49	0,35	1,74	18,3
Площадь, dm^2	106	640	345	24,0	119,9	34,7
1983 год; относительные значения, доли ствола						
Начало поселения	0,074	0,406	0,229	0,020	0,101	44,0
Конец поселения	0,797	0,999	0,921	0,012	0,062	6,7
Протяженность	0,400	0,889	0,692	0,025	0,124	17,9
Площадь	0,393	0,894	0,673	0,027	0,137	20,3
1985 год; абсолютные значения						
Начало поселения	1,5	6,0	3,30	0,21	1,24	37,5
Конец поселения	6,4	15,7	12,20	0,37	2,16	17,7
Протяженность	2,5	13,1	8,90	0,40	2,34	26,3
Площадь, dm^2	79	607	312	22,4	132,6	42,4
1985 год; относительные значения, доли ствола						
Начало поселения	0,124	0,571	0,260	0,018	0,104	40,2
Конец поселения	0,552	0,999	0,945	0,014	0,083	8,7
Протяженность	0,216	0,854	0,685	0,022	0,129	18,8
Площадь	0,252	0,826	0,641	0,024	0,143	22,3

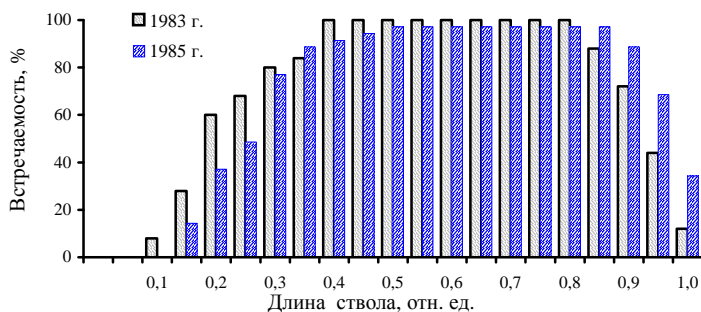


Рис. 13. Характер встречаемости поселений *Pissodes piniphilus* в пределах ствола заселенных ею деревьев в перестойных сосняках сфагновых.

Абсолютная и относительная протяженность поселений смолевки, а также относительная их площадь слабо зависели от диаметра деревьев, особенно в 1983 году (рис. 14). Связь же между абсолютной величиной площади поселения (S , дм^2) и диаметром деревьев (D , см) была, наоборот, довольно тесной (рис. 15), аппроксимируемой следующими линейными уравнениями регрессии:

$$\text{в 1983 году } S = 19,2 \cdot D - 6,7; R^2 = 0,668;$$

$$\text{в 1985 году } S = 27,2 \cdot D - 177,2; R^2 = 0,562.$$

Характер протекания вспышки массового размножения смолевки лучше отображает не динамика отпада деревьев, размеры которых во многом зависят от возраста насаждений и условий их произрастания, а площадь заселенной ею поверхности стволов. Расчеты показали, что в перестойных сосняках сфагновых данный вид насекомого заселил за все годы вспышки 615 м^2 луба в переводе на 1 га леса, а в момент кульминации – $171 \text{ м}^2/\text{га}$ (рис. 16).

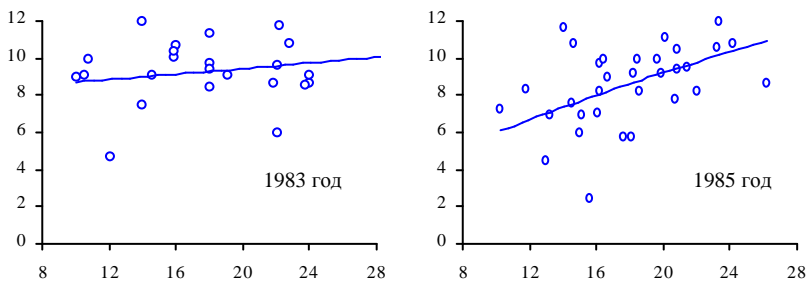


Рис. 14. Характер связи между протяженностью поселений смолевки (ось ординат, м) и диаметром ствола заселенных ею в разные годы деревьев (ось абсцисс, см).

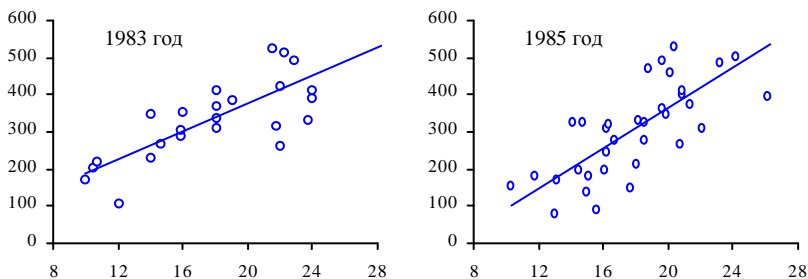


Рис. 15. Характер связи между площадью поселений смолевки (ось ординат, дм^2) и диаметром ствола заселенных ею в разные годы деревьев (ось абсцисс, см) в перестойных сосняках сфагновых Марийского Полесья.

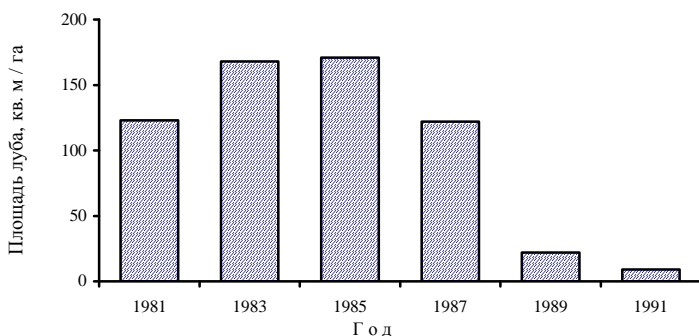


Рис. 16. Динамика освоения сосновой вершинной смолевкой площади кормового субстрата в перестойных сосняках сфагновых Марийского Полесья.

Заподсоченные древостои. Литературные сведения о воздействии сосновой вершинной смолевки на заподсоченные древостои крайне скудны и противоречивы. Так, А.В. Яцентковский [75] отмечает присутствие данного вида насекомого в этих биотопах на 95% усохших деревьев, а В.П. Шелуха [70] – только на 36%. В Республике Марий Эл, где подсочка сосновых древостоев велась давно и до 1985 года осуществлялась в довольно значительных масштабах, встречаемость смолевки составляла, по нашим данным [32], от 90 до 100%. Воздействие ксилофага привело к значительным изменениям размерной структуры древостоя (рис. 17). Наибольший отпад произошел в группе незаподсоченных

деревьев (43,3%), доля которых в насаждении составляла 56,8% от общего их исходного числа (табл. 9). В группе заподсоченных деревьев, диаметр которых изменялся от 16 до 40 см, отпад был в три раза меньше. Общее количество сухостоя в насаждении составило около 30% по числу стволов, в том числе 5,6% свежего. Наиболее значительный отпад от воздействия смолевки произошел среди тонкомерных деревьев диаметром от 8 до 16 см. Подсочка, если рассматривать отпад в одинаковых ступенях толщины деревьев, оказывала дополнительное ослабляющее воздействие, способствующее их заселению смолевкой. Так, в ступени толщины 16 см из числа заподсоченных деревьев погибло 100% особей, а среди незаподсоченных – 60,5%; в ступени толщины 20 см отпад составил соответственно 44,4 и 26,3%.

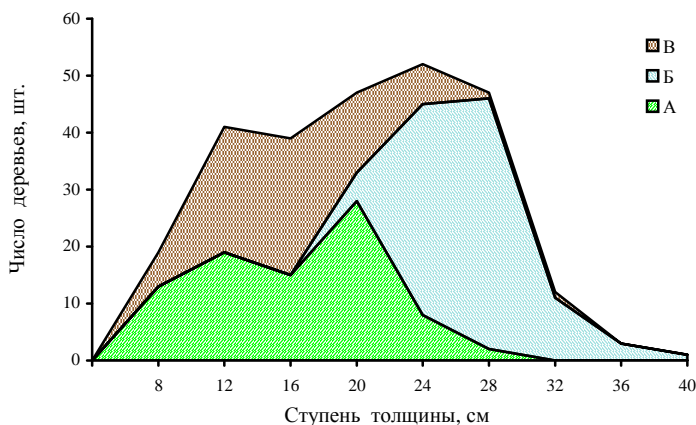


Рис. 17. Изменение размерной структуры заподсоченного древостоя в результате воздействия на него сосновой вершинной смолевкой: А – живые незаподсоченные деревья, Б – живые заподсоченные деревья, В – сухостой.

Параметры поселений смолевки на деревьях в заподсоченных сосняках изменялись в значительно больших пределах по сравнению с древостоями, подвергшимися климатогенной «вымочке» (табл. 10). Значительно большими из-за размера деревьев были здесь протяженность и площадь поселений. Несколько иным был и характер встречаемости поселений насекомом в пределах длины ствола деревьев (рис. 18).

Таблица 9

Характер и степень воздействия *Pissodes piniphilus* на перестойные заподсоченные древостой в сосняке лишайниково-мшистом (кв. 87 Визимьярского лесничества)

Степень толщины, см	Доля заподсоченных деревьев, %	Доля заселенных и отработанных смолевкой деревьев, %		
		Заподсоченных	Незаподсоченных	Всего
8	0,0		31,6	31,6
12	0,0		56,8	56,8
16	2,6	100,0	60,5	61,5
20	19,1	44,4	26,3	29,8
24	82,7	14,0	11,1	13,5
28	95,7	2,2	0,0	2,1
32	100,0	8,3		8,3
36	100,0	0,0		0,0
40	100,0	0,0		0,0
В целом	43,2	11,4	43,3	29,5

Таблица 10

Параметры поселений *Pissodes piniphilus* на стволах заселенных ею деревьев в перестойных заподсоченных сосняках лишайниково-мшистых

Параметр	Значения статистических показателей					
	min	max	M_x	m_x	S_x	V
Абсолютные значения						
Начало поселения, м	2,6	17,3	6,1	0,77	3,70	60,4
Конец поселения, м	10,0	29,0	22,1	0,89	4,26	19,3
Протяженность, м	4,6	22,3	15,9	1,16	5,56	34,9
Площадь, дм ²	255	1421	833	64,9	311,4	37,4
Относительные значения, доли ствола						
Начало поселения	0,105	0,641	0,238	0,027	0,131	55,1
Конец поселения	0,375	1,000	0,868	0,031	0,150	17,2
Протяженность	0,159	0,875	0,630	0,045	0,216	34,3
Площадь	0,156	0,859	0,624	0,043	0,207	33,2

Примечание: здесь и далее: M_x – среднее арифметическое, min max – минимальное и максимальное значения, m_x – ошибка среднего, S_x – среднее квадратическое отклонение, V – коэффициент вариации.

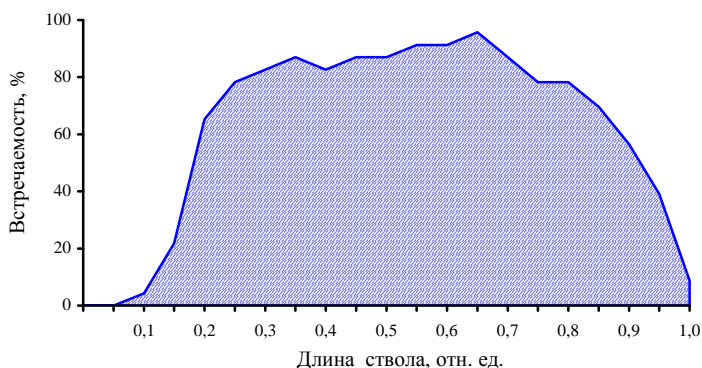


Рис. 18. Встречаемость поселений *Pissodes piniphilus* в пределах ствола заселенных ею деревьев в перестойных заподсоченных сосняках Марийского Заволжья.

Связь длины поселений смолевки и относительной величины их площади с диаметром заселенных ею деревьев была обратной слабой (рис. 19), а начала поселений и абсолютной величины их площади, наоборот, прямой слабой (рис. 20). Это свидетельствует о некотором возрастании резистентности деревьев с увеличением их размера и смещении зоны ослабления ствола к его вершине.

Роль вершинной смолевки в отпаде заподсоченных деревьев была в целом довольно высокой.

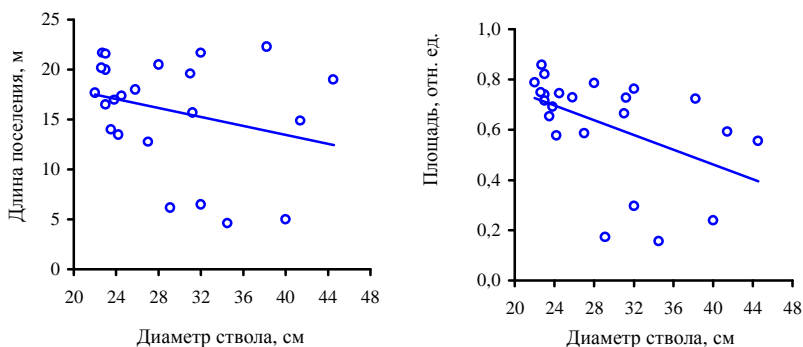


Рис. 19. Характер связи между длиной, относительной площадью поселений вершинной смолевки и диаметром ствола заселенных ею деревьев в перестойных заподсоченных сосняках Марийского Заволжья.

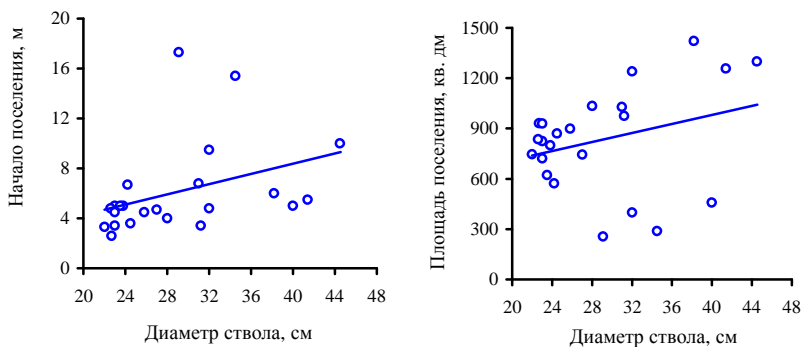


Рис. 20. Характер связи между началом, площадью поселений вершинной смолевки и диаметром ствола заселенных ею деревьев в перестойных заподсоченных сосняках.

Сосняки, пораженные корневой губкой. В сосняках, пораженных корневой губкой (возбудитель – гриб *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), создаются, по данным многих исследователей [5, 11, 13, 14, 38], благоприятные условия для развития популяций насекомых-ксилофагов, заселение деревьев которыми происходит в основном по комлевому типу представителями весенней или летней фенологических групп. Первопоселенцем чаще всего является большой сосновый лубоед *Tomicus piniperda* L., реже – синяя сосновая златка *Phaenops cyanea* F. Сосновая вершинная смолевка выступает, по данным отмеченных выше авторов, лишь в качестве сопутствующего вида, не оказывая значительного влияния на процесс отпада деревьев и формирование структуры ксилофильного энтомокомплекса; встречаемость её изменяется от 32 до 70%.

Во время вспышки массового размножения вершинной смолевки площадь выявленных в Марийском Заволжье очагов корневой губки, действующих в основном в культурах, созданных в 1960-х годах в очагах восточного майского хруща и в 1970-х на гарях, была незначительной. В настоящее время она составляет около 7 тыс. га, неуклонно с каждым годом возраста (рис. 21) и оказывая всё большее влияние на состояние популяций насекомых-ксилофагов в лесах региона.

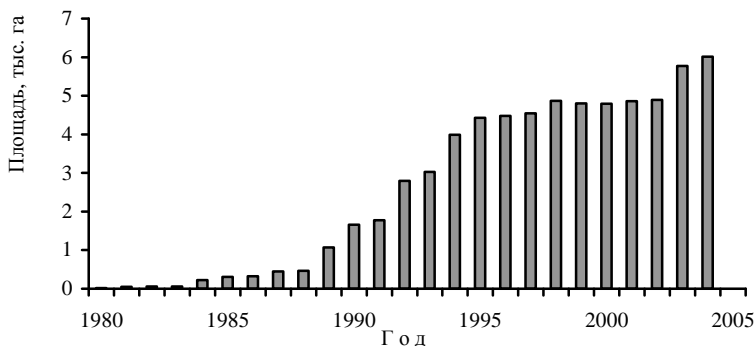


Рис. 21. Динамика площади очагов корневой губки в сосняках Марийского Заволжья.

Процесс отпада деревьев в очагах корневой губки, приводящий к образованию в насаждении «окон», имел свои особенности (рис. 22), связанные как с характером протекания их поражения возбудителем болезни, так и колебаниями погодных условий, которые отражались на динамике радиального их прироста (рис. 23). Наиболее значительное падение прироста деревьев произошло в 1981 году, что связано с погодными аномалиями 1978-1980 годов, которые привели, как свидетельствуют приведенные данные, не только к «вымочке» древостоев. Начиная с 1982 года, у деревьев низших классов развития по Крафту, особенно у деревьев 5 класса, началось неуклонное падение прироста, что с неизбежностью привело к их отмиранию.

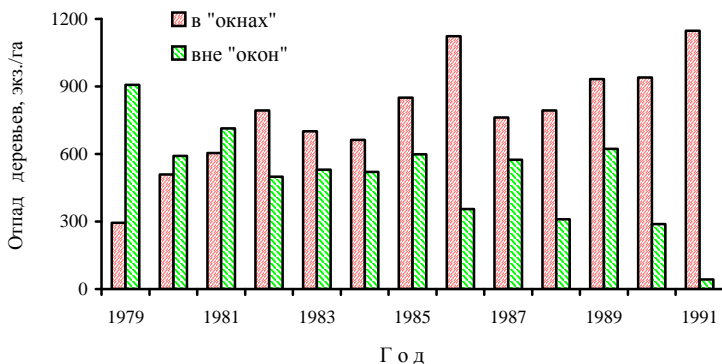


Рис. 22. Динамика отпада деревьев в загущенных культурах сосны 1968 года создания, пораженных корневой губкой.

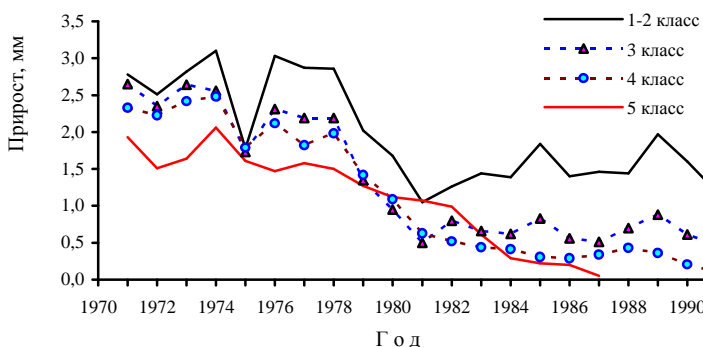


Рис. 23. Динамика радиального прироста деревьев разных классов Крафта в культурах сосны, пораженных корневой губкой.

Размер деревьев, отмирающих в очагах корневой губки, был небольшим, особенно вне очажков поражения болезнью, но неуклонно возрастающим во времени (рис. 24). Основной причиной ослабления и гибели деревьев было поражение их болезнью, приводящее, по данным многих исследователей [3, 12, 62], к отмиранию корней и ухудшению водоснабжения кроны, что проявляется, в частности, в снижении влажности заболонной древесины. Внешние признаки заболевания проявляются у деревьев сосны лишь при поражении более 60% корней. Роль ксилофильных насекомых в отмирании деревьев является, таким образом, невысокой и заключается лишь в ускорении этого процесса.

Результаты проведенных нами исследований показали, что влажность заболони у здоровых деревьев во всех точках ствола достоверно выше, чем у ослабленных (рис. 25). Величина данного показателя у здоровых деревьев составляет более 120%, у ослабленных – 111...120%, у безнадежно ослабленных – 100...110%, у отмирающих – менее 100% по отношению к абсолютно сухому весу древесины.

Размеры поселений вершинной смолевки на деревьях в очагах корневой губки в абсолютных показателях были гораздо меньшими, чем в других биотопах (табл. 11), а в относительных – отличались незначительно (табл. 12). Встречаемость поселений насекомого была очень высокой в пределах большей длины ствола деревьев (рис. 26). Параметры поселений смолевки изменялись на деревьях прямо пропорционально их диаметру (рис. 27, табл. 13). Расчеты показали, что зависимость площади поселений вершинной смолевки (S , дм^2) от диаметра (D , см) и высоты (H , м) дерева аппроксимируют следующие нелинейные уравнения:

$$S_1 = 1,42 \cdot D^{0,66} \cdot H^{1,30}; R^2 = 0,876;$$

$$S_2 = 5,63 \cdot D^{0,98} \cdot H^{0,32}; R^2 = 0,763;$$

$$S_3 = 1,06 \cdot D^{0,65} \cdot H^{1,44}; R^2 = 0,967;$$

где $S_1, 2, 3$ – площадь поселений соответственно на 20-25-летних деревьях естественного отпада вне очажков поражения, на 20-25-летних и на 30-50-летних деревьях, пораженных корневой губкой.

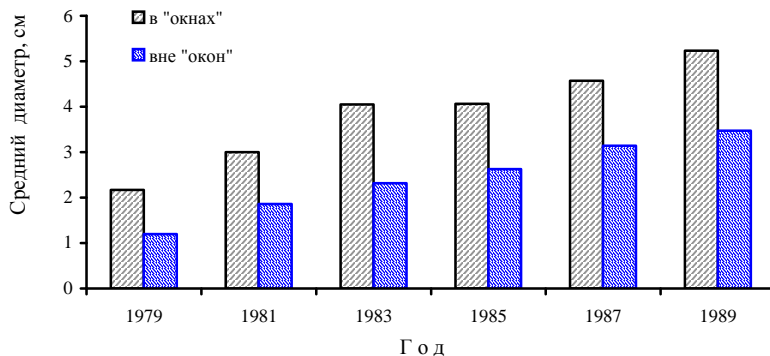


Рис. 24. Изменение во времени диаметра отмирающих деревьев в культурах сосны, пораженных корневой губкой.

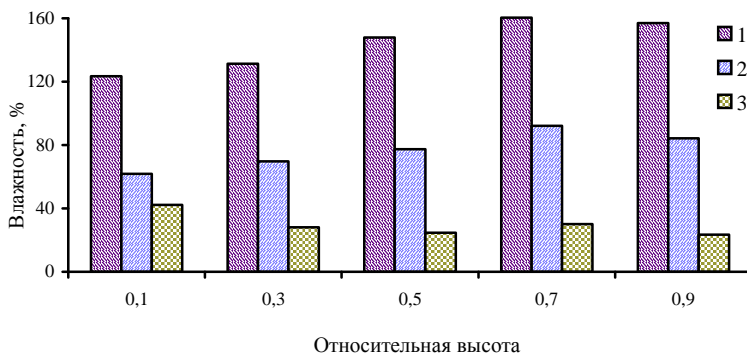


Рис. 25. Изменение влажности заболонной древесины по градиенту высоты ствола у деревьев сосны различного физиологического состояния в очаге корневой губки: 1 – здоровые деревья; 2 – отмирающие, но незаселенные деревья; 3 – заселенные вершинной смолевкой в предыдущем году.

Таблица 11

**Изменчивость абсолютных значений параметров поселений вершинной смолевки
на стволах заселенных ею деревьев сосны в очагах корневой губки**

Параметр	Значения статистических показателей					
	min	max	M_x	m_x	S_x	V
20-25-летние деревья естественного отпада вне очажков поражения						
Начало поселения, м	0,3	2,4	1,0	0,06	0,41	40,0
Конец поселения, м	2,2	7,6	5,3	0,16	1,08	20,3
Протяженность, м	1,5	6,0	4,3	0,15	1,02	23,6
Площадь, dm^2	7	64	38	1,90	12,9	33,7
20-25-летние деревья, пораженные корневой губкой						
Начало поселения, м	0,2	5,5	1,3	0,10	0,83	65,2
Конец поселения, м	2,7	10,0	5,9	0,20	1,64	27,9
Протяженность, м	1,4	7,0	4,6	0,17	1,40	30,4
Площадь, dm^2	10	147	61	4,2	33,6	54,7
30-50-летние деревья, пораженные корневой губкой						
Начало поселения, м	1,5	5,6	2,8	0,21	0,95	33,6
Конец поселения, м	9,0	20,5	13,3	0,75	3,36	25,2
Протяженность, м	4,0	17,5	10,5	0,78	3,50	33,4
Площадь, dm^2	85	808	321	40,6	181,5	56,6

Таблица 12

**Изменчивость относительных значений параметров поселений вершинной смолевки
на стволах заселенных ею деревьев сосны в очагах корневой губки**

Параметр	Значения статистических показателей					
	min	max	M_x	m_x	S_x	V
20-25-летние деревья естественного отпада вне очажков поражения						
Начало поселения	0,045	0,436	0,164	0,010	0,068	41,5
Конец поселения	0,500	0,967	0,842	0,013	0,088	10,4
Протяженность	0,364	0,909	0,678	0,016	0,110	16,3
Площадь	0,411	0,928	0,714	0,016	0,108	15,1
20-25-летние деревья, пораженные корневой губкой						
Начало поселения	0,028	0,597	0,179	0,012	0,097	54,1
Конец поселения	0,245	0,960	0,845	0,014	0,110	13,0
Протяженность	0,127	0,887	0,666	0,018	0,142	30,4
Площадь	0,166	0,936	0,694	0,019	0,150	21,5
30-50-летние деревья, пораженные корневой губкой						
Начало поселения	0,103	0,509	0,206	0,021	0,093	45,1
Конец поселения	0,800	0,992	0,916	0,013	0,060	6,6
Протяженность	0,364	0,834	0,709	0,026	0,116	16,3
Площадь	0,310	0,847	0,701	0,027	0,123	17,5

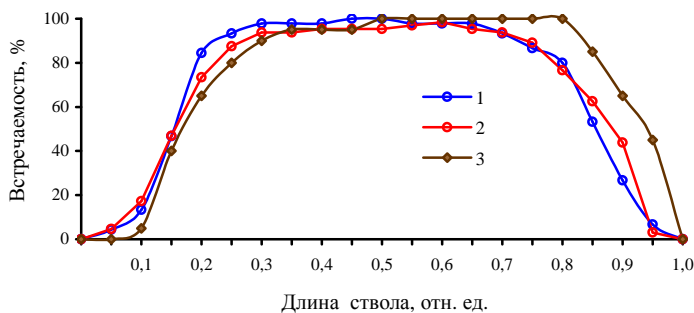


Рис. 26. Встречаемость поселений *Ipsodendron piniphilus* в пределах ствола заселенных ею деревьев сосны в очагах корневой губки: 1 — естественный отпад вне очагов поражения; 2 — 20...25-летние деревья, пораженные корневой губкой; 3 — 30...50-летние деревья, пораженные корневой губкой.

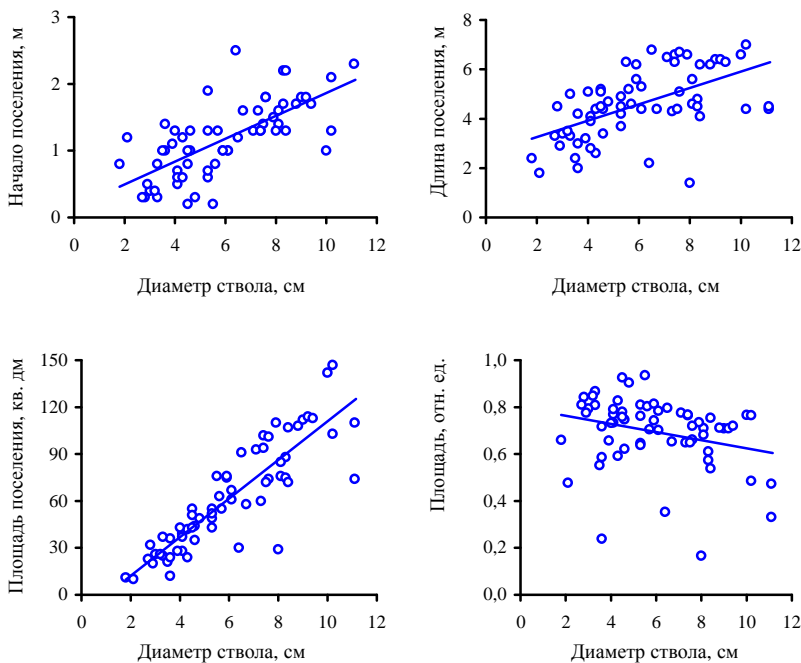


Рис. 27. Характер связи между параметрами поселений вершинной смолевки и диаметром ствола деревьев сосны в очагах корневой губки.

Таблица 13

Значения констант функции, отображающей зависимость параметров поселений вершинной смолевки от диаметра деревьев в очагах корневой губки

Параметр поселения	Значения констант функции $Y = a \cdot D + b$		R^2
	a	b	
20-25-летние деревья естественного отпада вне очажков поражения, N = 45			
Начало поселения	0,28	-0,03	0,28
Протяженность	0,78	1,35	0,36
Площадь	14,1	-15,2	0,73
20-25-летние деревья, пораженные корневой губкой, N = 64			
Начало поселения	0,20	0,07	0,33
Протяженность	0,33	2,60	0,32
Площадь	12,4	-12,8	0,76
30-50-летние деревья, пораженные корневой губкой, N = 20			
Начало поселения	0,04	2,16	0,05
Протяженность	0,31	5,40	0,22
Площадь	29,1	-152,4	0,69

Загущенные древостой. Многие сосняки Марийского Заволжья излишне загущены из-за недостаточного лесоводственного ухода, проведение которого в молодняках убыточно, так как он не дает прямого экономического эффекта. Чрезмерно высокая густота древостоев является вместе с тем негативным фактором, снижающим их жизнеспособность и способствующим развитию патологических процессов, в том числе возникновению эпифитотий и вспышек массового размножения насекомых-ксилофагов.

Исследования показали, что вспышка размножения вершинной смолевки наиболее мощно протекала в загущенных сосняках брусничниковых III класса возраста (рис. 28, табл. 14), соответствующих, по данным многих исследователей [8, 67, 82], зоне экологического оптимума этого вида. Протекание вспышки во всех биотопах проходило сходным образом по обычному сценарию, характерному для эпизодических очагов массового размножения стволовых вредителей. Число заселенных деревьев в начале вспышки достигало в некоторых биотопах 218 экз./га, что составляло 8,8% от общего их числа в древостое (8 м³/га). Кульминация вспышки отмечена в 1985 году, когда к размножению приступило только второе «очаговое» поколение насекомого. Доля заселенных смолевкой деревьев в этот период достигала 14,7-16,8% от числа живых на начало года, заселенная площадь поверхности стволов – 609 м²/га

(рис. 29), а их объем – $12...17 \text{ м}^3/\text{га}$. Численность молодых жуков насекомого в эту фазу вспышки достигала 270 тыс. особей на 1 га, что в 30 раз превысило средний уровень вида в резервациях [8]. После этого начался резкий и неуклонный спад численности, закончившийся глубокой депрессией на шестой год с момента начала вспышки генерации ксилофага, которая продолжается до настоящего времени (заселения смолевкой деревьев на объектах исследований сейчас не происходит).

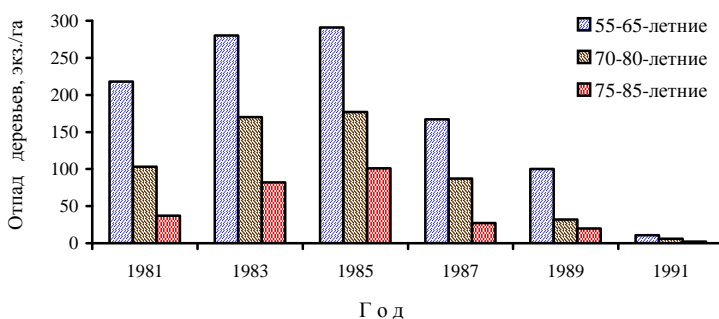


Рис. 28. Динамика отпада деревьев в загущенных сосняках брусничниковых.

Таблица 14

Динамика относительной величины отпада деревьев на стационарных объектах

Годы	Величина отпада деревьев в биотопах в % от числа живых на начало сезона					
	№ 3	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	В среднем
1981	8,9	7,3	3,7	-	-	6,6
1982	2,2	1,5	2,2	-	-	1,6
1983	15,8	16,5	10,4	5,5	6,3	10,9
1984	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,3
1985	17,7	18,3	12,7	10,4	16,8	15,2
1986	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,1
1987	11,1	8,7	4,1	4,0	14,2	8,4
1988	1,4	0,3	1,9	1,1	0,5	1,0
1989	8,7	4,3	3,1	1,5	7,6	5,0
1990	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,2
1991	2,3	0,7	0,5	0,8	2,7	1,4
1992	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1993	3,0	0,4	0,3	0,8	1,1	1,1
1994	1,9	0,7	0,0	0,8	-	0,9
1995	0,0	0,4	0,0	-	-	0,1
В целом	53,9	49,0	32,7	23,4	41,7	40,1

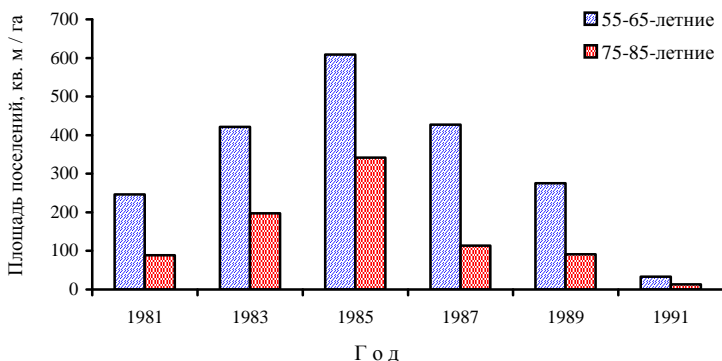


Рис. 29. Динамика размера кормовой базы сосновой вершинной смолевки, освоенной ею во время вспышки массового размножения в загущенных сосняках брусничниковых.

Процесс накопления сухостоя на пробах, несмотря на некоторые различия в величине отпада, протекал, как свидетельствуют приведенные данные, практически синхронно (различий по критерию лямбда Колмогорова-Смирнова не выявлено) и не был связан с возрастными этапами изреживания древостоев. Это свидетельствует об общности причин, среди которых ведущее место занимала сосновая вершинная смолевка, заселившая в общей сложности от 23,4 до 53,9% деревьев относительно их исходного числа к началу вспышки массового размножения ($40...50 \text{ м}^3/\text{га}$). Наиболее значительный отпад от воздействия смолевки произошел среди тонкомерных деревьев (рис. 30), которые составляли основу её кормовой базы (табл. 15) и погибали в первую очередь (табл. 16). Ксилофаг в ходе вспышки постепенно «съедал» различные кормовые ресурсы, и доля угнетенных деревьев, составляющая на начало 1981 года от 41 до 56% от числа стволов, неуклонно снижалась (рис. 31), а их размер увеличивался (рис. 32). Истощение кормовой базы и снижение доступности пищи привели к снижению темпов прироста популяции смолевки и затуханию вспышки её размножения.

Снижение площади сечения стволов и, естественно, запаса древостоя в результате отпада деревьев, обусловленного воздействием на древостой насекомых и подобного в этих условиях проведению рубок ухода по низовому методу, не только довольно быстро компенсировалось усиленным приростом оставшихся живых особей, но и превысило исходные показатели (табл. 17). Причем наивысший прирост как в абсолютных, так и относительных показателях дали деревья не высших, а средних размеров.

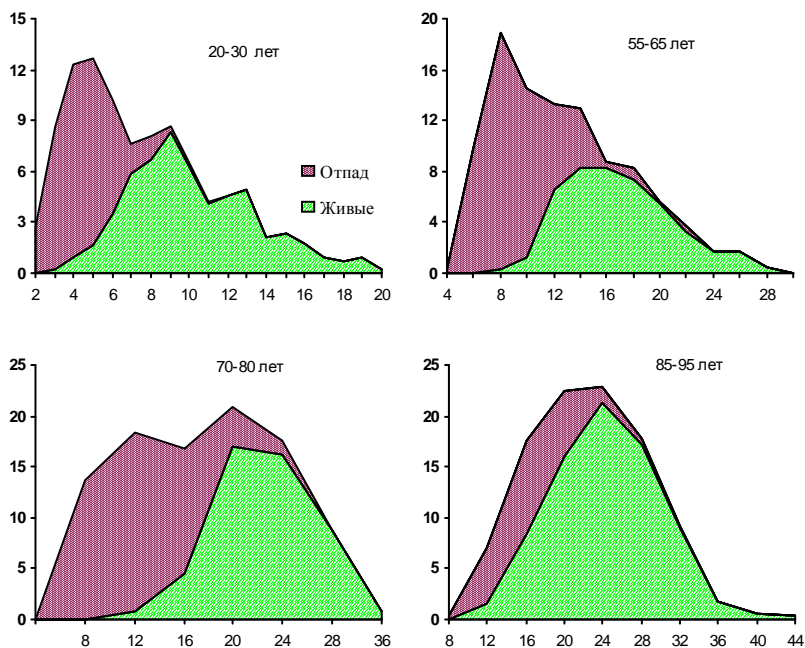


Рис. 30. Изменение размерной структуры древостоя в загущенных сосняках брусничниковых разного возраста в период вспышки массового размножения сосновой вершинной смолевки: по оси абсцисс - ступени толщины деревьев, см; по оси ординат - доля от общего числа деревьев, %.

Таблица 15

Структура кормовой базы вершинной смолевки в загущенных сосняках по классам развития заселенных ею деревьев

Класс развития по Крафту	Доля заселенных деревьев, %: числитель - биотоп 3, знаменатель - биотоп 6		
	в пределах класса развития	в пределах всех классов развития	
		по числу стволов	по площади боковой поверхности стволов
I	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0
II	2,3 / 1,2	1,0 / 1,2	2,4 / 2,6
III	7,7 / 9,5	3,6 / 8,7	5,9 / 13,3
IV	70,7 / 52,5	50,5 / 39,2	62,6 / 45,0
V	97,8 / 92,1	44,9 / 50,9	29,1 / 39,1

Таблица 16

Распределение площади заселенной смолевкой поверхности стволов деревьев по ступеням их толщины и годам вспышки в загущенных сосняках брусничниковых

Ступень толщины деревьев, см	Площадь кормовой базы смолевки по годам заселения: числитель - % от суммы данного года, знаменатель - % от суммы i-той ступени толщины				
	1981	1983	1985	1987	1989-1991
Биотоп 3 (55-65-летний древостой)					
6	43/52	15/33	4/12	1/3	
8	40/16	53/37	33/33	13/9	9/5
10	12/6	16/12	32/37	39/30	22/15
12	5/4	16/19	14/25	32/36	16/16
14			11/32	15/28	24/40
16			6/100		0/0
18					13/100
20					7/100
22					9/100
Итого	100/12	100/21	100/30	100/20	100/17
Биотоп 6 (75-85-летний древостой)					
8	1/19	2/81			
10	9/15	19/66	3/17	1/2	
12	49/18	33/25	40/50	12/5	4/2
14	23/10	17/16	36/56	22/11	13/7
16	9/7	0/17	12/33	30/28	16/15
18	6/7	8/20	4/17	23/32	17/24
20	3/6	5/21	2/17	10/22	15/34
22		3/22	2/18	2/8	13/52
24		2/21	1/17		11/62
26		1/21			7/79
28					4/100
Итого	100/11	100/24	100/39	100/13	100/13

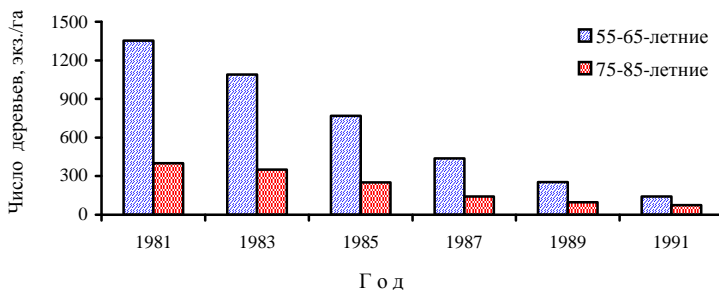


Рис. 31. Динамика численности угнетенных деревьев IV-V классов Крафта в загущенных сосняках брусничниковых Марийского Заволжья.

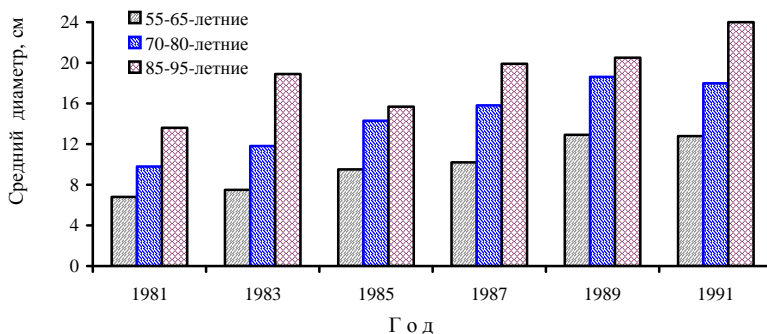


Рис. 32. Изменение во времени диаметра отмирающих деревьев в загущенных сосняках брусничниковых.

Таблица 17

Изменение числа и площади сечения стволов деревьев в загущенном 75-85-летнем сосняке брусничниковом (биотоп б) за период вспышки размножения смолевки

Исходная ступень толщины, см	Значения параметров в различные годы					
	Число стволов, экз./га			Площадь сечения стволов, м ² /га		
	в 1981 г.	в 2003 г.	Отпад, %	в 1981 г.	в 2003 г.	прирост
8	7	0	100	0,049	0,000	-0,049
12	180	3	98	2,280	0,032	-2,248
16	242	110	55	4,946	2,993	-1,953
20	223	184	17	7,209	8,922	1,713
24	194	184	5	8,799	12,490	3,691
28	98	92	6	5,948	8,291	2,343
32	40	40	0	3,568	4,457	0,889
36	21	21	0	2,074	2,709	0,635
40	4	4	0	0,471	0,633	0,162
Итого	1009	638	36,8	35,344	40,527	5,183

Исследования показали, что процесс отпада деревьев был жестко детерминирован во времени (рис. 33), подчиняясь строгой закономерности, описываемой следующими нелинейными уравнениями регрессии:

$$Y_{55} = 100 \cdot \exp[-0,186 \cdot (D/10)^{5,576}] \cdot [1 - \exp(-0,394 \cdot t)]^{1,451}; \quad R^2 = 0,925;$$

$$Y_{75} = 100 \cdot \exp[-0,039 \cdot (D/10)^{5,943}] \cdot [1 - \exp(-0,616 \cdot t)]^{1,511}; \quad R^2 = 0,961;$$

где Y – величина отпада деревьев относительно их исходного числа соответственно в 55 и 75-летних древостоях, %; D – ступень толщины деревьев, см; t – год от начала вспышки ($t = T - 1980$, где T – календарный год).

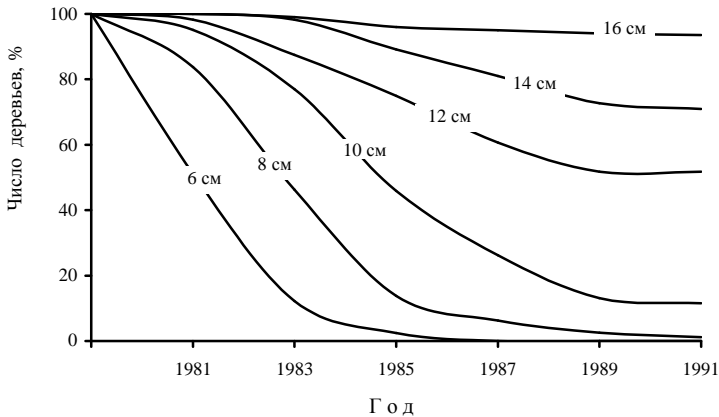


Рис. 33. Изменение числа живых деревьев различных ступеней толщины (отметки цифрами на линиях) в загущенном сосняке брусничниковом (биотоп 3) за период вспышки массового размножения вершинной смолевки.

Закономерность выживаемости деревьев различного исходного размера в сосняках брусничниковых III-IV классов возраста за 25-летний период описывают следующие уравнения:

$$W = 100 \cdot \{1 - \exp[-5,89 \cdot (d_i / d_{\text{ср.}} - 0,32)]\}^{12,31}; R^2 = 0,95;$$

$$W = 100 \cdot \{1 - \exp[-11,8 \cdot (d_i / d_{\text{max}} - 0,16)]\}^{13,98}; R^2 = 0,96;$$

где W - сохранность (выживаемость) деревьев, %; d_i - численное значение исходной i -й ступени толщины деревьев, см; $d_{\text{ср.}}$ - средний диаметр деревьев в биотопе, см; d_{max} - максимальный диаметр дерева в биотопе, см; R^2 - коэффициент детерминации. Данная зависимость наглядно представлена на рис. 34.

Величина отпада деревьев зависела, как показали исследования, не только от их исходного размера, но и густоты древостоя. Математическая модель, учитывающая влияние этих двух параметров имеет вид:

$$Y = 100 / \{1 + 1039,3 \cdot [(d - 0,2) / 2,2]^{6,228} \cdot \exp(9,01 \cdot N^{-6,40})\}; R^2 = 0,99;$$

где Y - величина отпада деревьев, в % от их исходного числа; d - значение исходной ступени толщины деревьев, выраженное в долях от среднего диаметра древостоя; N - густота древостоя, выраженная по отношению к «норме», найденной из таблиц хода роста для соответствующего возраста и класса бонитета древостоя.

Последствия деятельности сосновой вершинной смолевки, как следует из приведенного уравнения, более значительны в загущенных дре-

востоях по сравнению с изреженными. Наглядным подтверждением этого положения являются два соседствующих биотопа, находящихся в кв. 66 ГПЗ «Большая Кокшага». В наиболее густом из них, представляющем собой культуры сосны 1905 года (пп 66-1-95), отпало 54,8% деревьев (табл. 18), которые в настоящее время превратились в массовый валеж (рис. 35). В редком древостое (пп 66-2-05) отпало деревьев в 3 раза меньше и захламленность практически отсутствует.

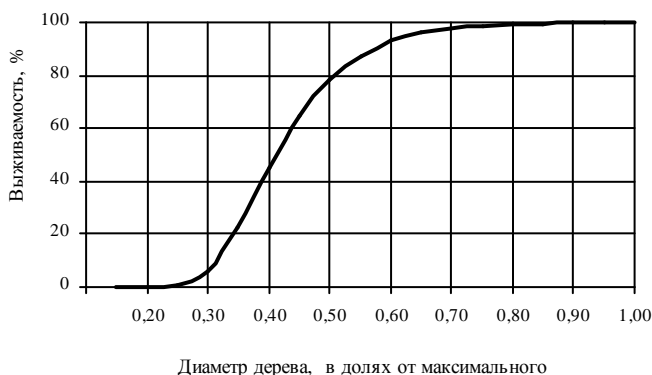


Рис. 34. Вероятность выживания деревьев различного исходного размера в процессе изреживания сосняков брусничниковых III-IV классов возраста под влияние деятельности вершинной смолевки.

Таблица 18

**Изменение числа деревьев в загущенном и редком сосняках заповедника
за время вспышки размножения вершинной смолевки**

Степень толщины, см	Число деревьев (экз./га) и величина их отпада					
	ПП 66-1-95, возраст 100 лет			ПП 66-2-05, возраст 70 лет		
	Живые	Сухие	Отпад, %	Живые	Сухие	Отпад, %
8	0	72	100	2	68	96,9
12	0	266	100	26	26	50,0
16	10	243	96,1	35	18	33,3
20	141	95	40,3	79	2	2,7
24	211	33	13,5	79	2	2,7
28	125	0	0,0	86	0	0,0
32	76	0	0,0	73	0	0,0
36	16	0	0,0	53	0	0,0
40	7	0	0,0	26	0	0,0
44	0	0	0,0	11	0	0,0
Итого	586	711	54,8	470	116	19,9



Рис. 35. Общий вид загущенного (слева) и редкого древостоя в ГПЗ «Большая Кокшага» после вспышки массового размножения вершинной смолевки.

Исследования показали, что на величину отпада деревьев сосны от воздействия вершинной смолевки оказывает влияние не только густота, но и состав древостоя (табл. 19). Наименьший отпад как общий, так и в период кульминации вспышки размножения ксилофага в 1985 году был отмечен в сосняках с небольшой (10...20%) примесью березы. В смешанных древостоях, где доля участия сосны была менее 40%, отпад её деревьев вследствие их угнетения лиственными породами, главных образом березы, был почти в два раза большим, чем в чистых сосновых. Оптимальными, с позиций экологической устойчивости, являются, исходя из этого факта, смешанные сосновые древостои с небольшой примесью в их составе березы.

Таблица 19

Влияние состава 80-летнего древостоя в черничниковом типе леса на величину отпада деревьев сосны от воздействия вершинной смолевки

Доля участия деревьев сосны, %	Количество пробных площадей	Величина отпада деревьев сосны, %	
		Общая	1985 года
100	3	25,9	6,0
80...90	2	20,1	4,2
40...60	5	28,7	8,3
30	1	55,6	12,5
< 10	2	47,2	10,0

Размеры поселений смолевки на деревьях в загущенных средневозрастных, а особенно приспевающих и спелых сосняках были довольно значительными (табл. 20). Так, длина поселений составляла 2,7...17,6 м, или 0,255...0,925 относительно протяженности ствола дерева (табл. 21), а площадь поселений – 40...594 дм² (0,327...0,903 относительно площа-

ди поверхности ствола дерева). Коэффициент вариации абсолютных значений показателей изменялся от 11,3 до 40,5%, а относительных – от 2,6 до 34,5%. Поселения насекомого встречались в пределах большей части длины ствола деревьев (табл. 22). Значения всех параметров поселений во многом определялись размерами деревьев (рис. 36, табл. 23).

Таблица 20

**Изменчивость абсолютных значений параметров
поселений вершинной смолевки на стволах заселенных ею деревьев
в загущенных 55-65-летних сосняках брусничниковых**

Параметр	Значения статистических показателей					
	min	max	M_x	m_x	S_x	V
1981 год						
Начало поселения, м	1,1	4,1	1,9	0,12	0,67	34,2
Конец поселения, м	4,0	14,5	9,6	0,42	2,28	23,7
Протяженность, м	2,7	11,3	7,7	0,40	2,17	28,2
Площадь, dm^2	40	257	113	8,3	45,7	40,5
1983 год						
Начало поселения, м	0,9	3,0	1,8	0,11	0,54	30,6
Конец поселения, м	8,3	13,6	11,7	0,30	1,40	12,0
Протяженность, м	7,0	11,6	9,9	0,29	1,34	13,6
Площадь, dm^2	82	299	148	9,82	46,0	31,1
1985 год						
Начало поселения, м	1,4	3,7	2,3	0,12	0,65	27,9
Конец поселения, м	10,0	16,0	13,3	0,28	1,50	11,3
Протяженность, м	8,4	13,4	11,0	0,25	1,30	11,8
Площадь, dm^2	110	368	206	10,8	57,0	27,7
1987 год						
Начало поселения, м	1,6	4,3	2,6	0,13	0,63	23,8
Конец поселения, м	9,0	20,6	14,4	0,53	2,49	17,2
Протяженность, м	6,6	17,6	11,8	0,53	2,48	21,1
Площадь, dm^2	109	400	249	16,5	77,2	30,9
1989 год						
Начало поселения, м	1,8	4,3	3,1	0,14	0,67	21,3
Конец поселения, м	10,0	20,6	14,4	0,45	2,13	14,8
Протяженность, м	7,0	17,6	11,3	0,45	2,11	18,8
Площадь, dm^2	111	564	285	23,2	108,9	38,3

**Изменчивость относительных значений параметров поселений
вершинной смолевки на стволах заселенных ею деревьев
в загущенных 55-65-летних сосняках брусничниковых**

Параметр	Значения статистических показателей					
	min	max	M_x	m_x	S_x	V
1981 год						
Начало поселения, м	0,096	0,360	0,178	0,011	0,061	34,5
Конец поселения, м	0,377	0,999	0,861	0,023	0,127	14,7
Протяженность, м	0,255	0,857	0,684	0,024	0,134	19,6
Площадь, dm^2	0,327	0,845	0,700	0,022	0,119	17,1
1983 год						
Начало поселения, м	0,075	0,224	0,149	0,009	0,043	28,9
Конец поселения, м	0,905	0,999	0,984	0,005	0,025	2,6
Протяженность, м	0,768	0,925	0,835	0,010	0,049	5,9
Площадь, dm^2	0,708	0,903	0,801	0,012	0,056	7,0
1985 год						
Начало поселения, м	0,100	0,256	0,166	0,008	0,042	25,1
Конец поселения, м	0,861	0,999	0,954	0,006	0,033	3,5
Протяженность, м	0,699	0,871	0,788	0,009	0,048	6,1
Площадь, dm^2	0,661	0,850	0,770	0,010	0,053	6,9
1987 год						
Начало поселения, м	0,079	0,272	0,168	0,009	0,041	24,2
Конец поселения, м	0,730	0,981	0,902	0,016	0,075	8,3
Протяженность, м	0,562	0,884	0,735	0,018	0,085	11,6
Площадь, dm^2	0,619	0,858	0,742	0,014	0,067	9,1
1989 год						
Начало поселения, м	0,112	0,253	0,189	0,009	0,040	21,2
Конец поселения, м	0,736	0,985	0,865	0,016	0,073	8,4
Протяженность, м	0,541	0,838	0,676	0,019	0,089	13,2
Площадь, dm^2	0,597	0,834	0,696	0,015	0,070	10,0

Таблица 22

Встречаемость поселений вершинной смолевки в различных точках ствола на заселенных ею деревьях в загущенных сосняках

Относительная протяженность ствола	Встречаемость смолевки по биотопам и годам вспышки размножения, %								
	55-65-летний древостой, биотоп 3					75-85-летний древостой, биотоп 6			
	1981	1983	1985	1987	1989	1981	1983	1985	1987
0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,05	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,10	13,3	18,2	3,6	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,15	50,0	40,9	46,4	31,8	26,1	0,0	0,0	14,3	9,5
0,20	70,0	90,9	78,6	63,6	65,2	28,0	40,0	46,4	61,9
0,25	90,0	100,0	96,4	95,5	91,3	64,0	60,0	78,6	85,7
0,30	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	80,0	76,0	89,3	95,2
0,35	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	96,0	84,0	96,4	100,0
0,40	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	96,0	96,4	100,0
0,45	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	96,0	96,4	100,0
0,50	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
0,55	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
0,60	96,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
0,65	93,3	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
0,70	93,3	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
0,75	86,7	100,0	100,0	95,5	91,3	100,0	96,0	96,4	95,2
0,80	80,0	100,0	100,0	90,9	82,6	92,0	88,0	96,4	95,2
0,85	70,0	100,0	100,0	68,2	52,2	88,0	84,0	92,9	85,7
0,90	50,0	100,0	96,4	52,3	34,8	68,0	84,0	82,1	76,2
0,95	20,0	86,4	64,3	36,4	13,0	48,0	64,0	53,6	57,1
1,00	6,7	54,5	7,1	0,0	0,0	4,0	20,0	3,6	0,0

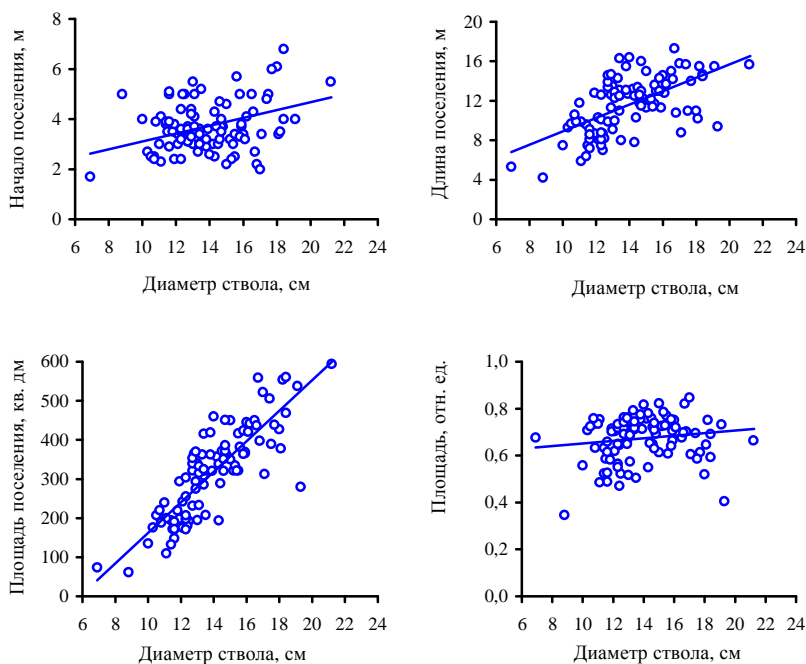


Рис. 36. Характер связи между параметрами поселений вершинной смолевки и диаметром ствола деревьев в загущенном 75-85-летнем сосняке брусничниковом.

Таблица 23

Значения констант функции, отображающей зависимость параметров поселений вершинной смолевки от диаметра деревьев в загущенных сосняках брусничниковых

Параметр поселения	Значения констант функции $Y = a \cdot D^b$		
	a	b	R ²
55-65-летний древостой, биотоп 3, N = 125			
Начало поселения	0,503	0,688	0,448
Протяженность	3,650	0,463	0,398
Площадь	10,09	1,311	0,863
75-85-летний древостой, биотоп 6, N = 99			
Начало поселения	0,970	0,498	0,106
Протяженность	0,921	0,957	0,414
Площадь	1,602	1,968	0,717

Расчеты показали, что параметры поселений вершинной смолевки на деревьях, особенно их площади, лучше аппроксимируют уравнения множественной нелинейной регрессии $Y = a \cdot D^b \cdot H^c$ (табл. 24).

Таблица 24

Значения констант множественного нелинейного уравнения, отображающего зависимость параметров поселений вершинной смолевки от диаметра и высоты деревьев в загущенных сосняках брусничниковых

Параметр поселения	Значения констант функции $Y = a \cdot D^b \cdot H^c$			
	a	b	c	R ²
55-65-летний древостой, биотоп 3, N = 125				
Начало поселения	0,39	0,60	0,17	0,452
Протяженность	0,84	-0,14	1,08	0,690
Площадь	1,83	0,72	1,15	0,954
75-85-летний древостой, биотоп 6, N = 99				
Начало поселения	0,67	0,41	0,22	0,129
Протяженность	0,64	-0,20	1,22	0,689
Площадь	1,35	0,60	1,37	0,864

Плотность куколочных колыбелек смолевки, т.е. её молодого поколения, изменялась в заселенной части ствола от 0,1 до 17,5 экз./дм²; среднее значение показателя составило $4,30 \pm 0,31$ экз./дм². Вариабельность показателя была довольно высокой ($V = 78,9\%$), а распределение (рис. 37) характеризовалось значительной асимметрией и большим эксцессом ($A = 1,573$; $E = 3,128$).

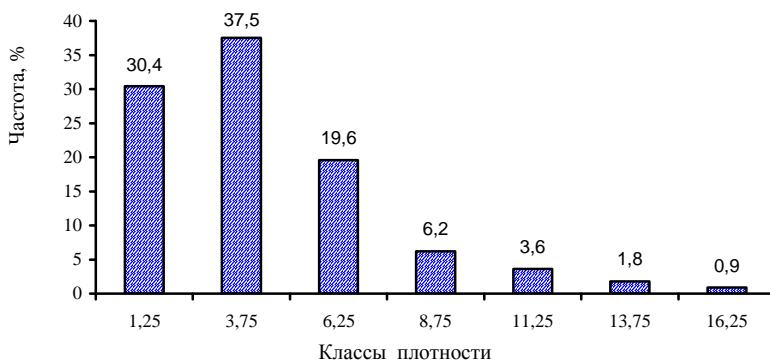


Рис. 37. Гистограмма распределения плотности куколочных колыбелек смолевки.

Наивысшая плотность продукции смолевки в 29,4% случаев отмечалась в первой трети района её поселения на дереве, в 44,1% - во второй трети и 26,5% - последней трети, которая располагалась на участке ствола, занятого кроной. Положение зоны оптимума во многом определялось состоянием заселяемых смолевкой деревьев и типом их ослабления. Об этом очень красноречиво свидетельствуют данные, полученные А. Рийсом [82] в условиях Эстонии (рис. 38).

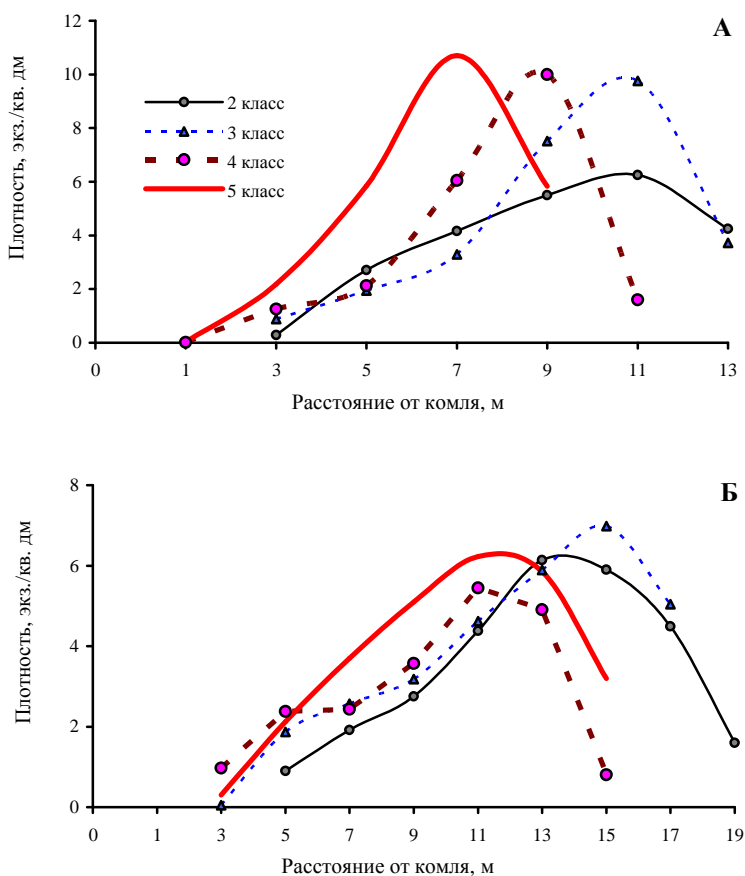


Рис. 38. Характер изменения плотности продукции смолевки по градиенту длины ствола заселенных ею деревьев различных классов Крафта в сосняках Эстонии по данным А. Рийса [82]: А – 40-летние древостой, Б – 80-летние.

Анализ представленных данных показывает, что оптимальные условия для своего развития потомство смолевки находит в последней четверти района поселения на дереве (0,7...0,8 h). Плотность потомства насекомого на наиболее угнетенных деревьях выше, чем на деревьях основного полога, особенно в 40-летних сосняках.

Численность молодого поколения смолевки на дереве (N, тыс. экз.), как показали расчеты, функционально связана в условиях Марийского Заволжья с величиной площади поселения (S, m^2), что наилучшим образом описывает уравнение $N = 0,232 \cdot \exp(0,387 \cdot S)$, $R^2 = 0,557$. Плотность же продукции не зависит от площади поселения (рис. 39).

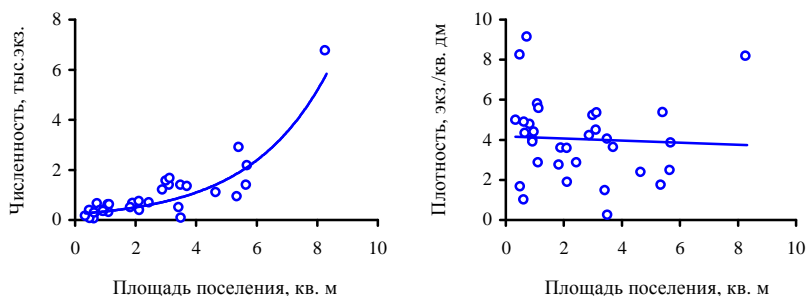


Рис. 39. Характер зависимости численности и плотности продукции смолевки от площади её поселения на деревьях в сосняках Марийского Заволжья.

Взаимодействие смолевки с ксилофильным энтомокомплексом

Вопрос о влиянии вершинной смолевки во время её массового размножения на состояние популяций насекомых-ксилофагов исследователями пока не поднимался, хотя он, как будет показано ниже, имеет не только большое научно-познавательное, но и сугубо прикладное значение. Вспышка размножения смолевки, реализовавшаяся в 1981-1991 гг. на больших площадях сосняков Марийского Заволжья, вызвала существенную перестройку лесных экосистем. Она не только коренным образом изменила структуру древостоя и естественный ход процесса отпада деревьев, но и закономерности формирования структуры ксилофильного энтомокомплекса. Комлевой и одновременный типы заселения деревьев, свойственные древостоям, ослабленным корневой губкой, подсочкой, «вымочкой» и излишней загущенностью, сменились на вершинный и стволовый, доля которых доходила до 85-90%. По вершинному типу заселялись главным образом наиболее ослабленные и тонко-

мерные деревья диаметром до 12-14 см. Более же толстые деревья заселялись в основном по стволловому типу, при котором поселения смолевки заканчивались уже в начале или в первой трети кроны.

Сложение производных группировок ксилофильных насекомых начиналось с весны следующего после нападения смолевки года и завершалось в основном к началу августа. Нижнюю часть ствола в зоне толстой коры заселяли большой и малый сосновые лубоеды (*Tomicus piniperda* L., *T. minor* Hart.), фиолетовый лубоед (*Hylurgops palliatus* Gyll.), полосатый древесинник (*Trypodendron lineatum* Ol.), серый длинноусый усач (*Acanthocmus aedilis* L.) и рагий инквизитор (*Rhagium inquisitor* L.). На тонкомере изредка встречались стволовая и точечная смолевки (*Pissodes pini* L. и *P. notatus* F.). На одном дереве в сосняке сфагновом были встречены единичные поселения малого лубоеда Холодковского (*Carphoborus chlodkovskyi* Spess.). Корневые лапы заселяли черный корнежил (*Hylastes ater* Payk.) и значительно реже большой сосновый долгоносик (*Hylobius abietis* L.). Верхнюю часть стволов деревьев осваивали малый сосновый лубоед, западный гравер (*Pityogenes monacensis* Fuchs.) и черный сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis* Ol.). На многих деревьях встречался хвойный короед-крошка (*Crypturgus hispidulus* Thoms.), обычно сопутствуя малому сосновому лубоеду и полосатому древесиннику. Очень редко встречались вершинный короед (*Ips acuminatus* Gull.) и гравер обыкновенный (*Pityogenes chalcographus* L.). Шестизубчатый короед (*Ips sexdentatus* Voern.), обычно отмечаемый исследователями в составе производных группировок ксилофагов при данном типе заселения, не был обнаружен ни в одном биотопе, что объясняется крайне низкой его численностью в лесах Марийского Заволжья в период массового размножения вершинной смолевки. Поселения некоторых ксилофагов (в основном малого соснового лубоеда и черного соснового усача) при невысокой плотности потомства вершинной смолевки на деревьях часто отмечались в пределах уже занятой ею площади ствола. Некоторая часть деревьев, отработанных вершинной смолевкой, вообще не заселялась ни одним из перечисленных видов насекомых-ксилофагов.

В ряде случаев производные группировки ксилофагов начинали складываться уже через 1-1,5 месяца после заселения сосен смолевкой. Заселение деревьев при этом происходило только в зоне толстой коры синей сосновой златкой (*Phaenops cyanea* F.), а также довольно редко отмечаемым исследователями на сосне фиолетовым рогахвостом (*Sirex noctilio* F.), к которому иногда присоединялся рогахвост-гигант (*Urocerus gigas* L.). В сложении окончательных группировок на этих деревьях принимали участие все отмеченные выше виды насекомых, только

встречаемость их на участках ствола, занятых златкой и рогохвостами, была невысокой. Данный тип заселения больше соответствовал одновременно, чем вершинному и стволловому.

Таким образом, в состав ксилофильных энтомокомплексов, сформировавшихся на заселенных смолевкой деревьях, входило 19 видов насекомых, участвующих в первичном разрушении отмирающих тканей флоэмы и ксилемы. В пределах одного биотопа богатство комплексов, однако, не превышало 8-10 видов, а на одном дереве к смолевке подсеялось не более 7 видов.

В каждом биотопе, в зависимости от ослабляющего фактора, размеров деревьев и типа их заселения сложилась своя специфичная структура ксилофильных энтомокомплексов (табл. 25). Встречаемость всех без исключения видов насекомых варьировала между биотопами в очень широких пределах, диапазон которых составлял 20...80%. Во всех биотопах доминировал большой сосновый лубоед, захватывавший кормовые объекты раньше всех других видов, опережая их по срокам лёта. За ним по мере снижения «веса» следовали прикомлевые усачи, фиолетовый и малый сосновые лубоеды, полосатый древесинник и западный гравер.

В состав энтомокомплексов всех биотопов входила большая доля (38-54%) пассивных видов (фиолетовый лубоед, полосатый древесинник, прикомлевые усачи), участвующих только в разрушении отмирающих тканей деревьев и неспособных нападать на кормовые объекты, обладающие даже невысокой резистентностью. В древостоях, ослабленных корневой губкой и подтоплением, значительное участие в энтомокомплексах принимал черный сосновый усач, приносящий значительный технический вред. В заподсоченных сосняках его деятельность усиливал, кроме того, фиолетовый рокохвост. Доля высокоагрессивных видов в энтомокомплексах была небольшой.

По степени сходства видовой структуры энтомокомплексы различных биотопов разделились на две четко выраженные группы (рис. 40). В первую, значительно удаленную от всех остальных, вошли энтомокомплексы загущенных молодых культур и жердняков в сфагновом типе леса. В них отмечалась низкая встречаемость западного гравера, фиолетового рокохвоста и черного соснового усача. Вторую, самую многочисленную группу, составили энтомокомплексы всех остальных биотопов. В этом кластере особо выделяются комплексы «подсочки» и смоляного рака, характеризующиеся большой видовой насыщенностью (ВН) и высокой встречаемостью полосатого древесинника, западного гравера, а особенно фиолетового рокохвоста.

Таблица 25

**Структура ксилофильного энтомокомплекса сосняков Марийского Заволжья
в период массового размножения вершинной смолевки**

№ п/п	Вид насекомого	Встречаемость насекомых-ксилофагов в различных биотопах, % *								
		1	1а	3	4	6	9	11	12	13
1.	<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst.	97	100	97	100	90	81	85	95	75
2.	<i>Pissodes pini</i> L.	16	10	1	10	2	3	0	9	0
3.	<i>Tomicus piniperda</i> L.	39	50	74	20	90	76	79	60	80
4.	<i>Tomicus minor</i> Hart.	11	25	28	0	59	40	68	45	70
5.	<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	6	20	43	20	28	11	3	19	20
6.	<i>Trypodendron lineatum</i> Ol.	5	20	36	0	52	25	18	55	65
7.	<i>Pityogenes monacensis</i> Fuchs.	2	5	4	0	17	12	41	52	30
8.	<i>Ips acuminatus</i> Gull.	0	5	1	0	2	0	0	4	0
9.	<i>Monochamus galloprovincialis</i> Ol.	16	50	7	5	21	54	44	49	90
10.	<i>Acanthocmus aedilis</i> L.	12	85	44	50	70	76	97	82	30
11.	<i>Sirex noctilio</i> F.	0	0	3	0	6	0	0	47	30
12.	<i>Phaenops cyanea</i> F.	1	0	0	0	0	9	6	20	0
	Число осмотренных деревьев, экз.	213	20	211	20	274	171	34	24	20

Примечание: характеристика биотопов приведена в табл. 1; дополнительно введены биотопы: 1а - очаги корневой губки в естественных 30-50-летних древостоях, 12 - заподсоченные перестойные сосняки, 13 - очаги смоляного рака в спелых сосняках.

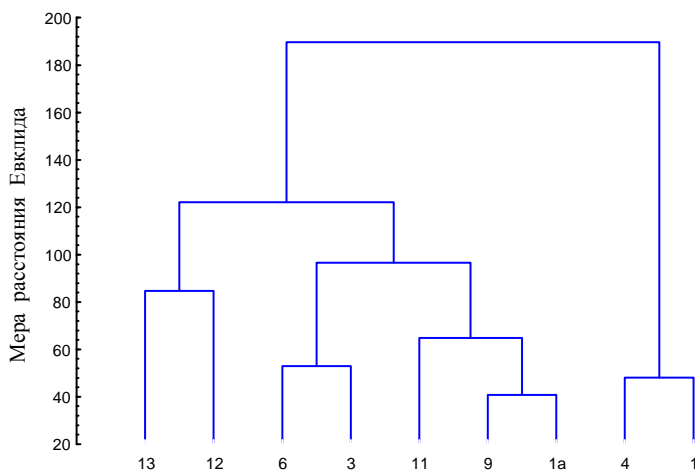


Рис. 40. Дендрограмма сходства видовой структуры ксилофильных энтомокомплексов, сформировавшихся в различных биотопах Марийского Заволжья.

Видовая структура ксилофильных энтомокомплексов не оставалась постоянной и во времени (табл. 26). В течение всей вспышки размножения смолевки встречаемость большого соснового лубоеда, а также сопутствующих ему прикомлевых усачей оставались в загущенных сосняках стабильно высокими. У малого соснового лубоеда и полосатого древесинника, обладающих узкой трофической валентностью, она была стабильно средней, а у черного соснового усача, летающего и поселяющегося на деревьях позднее всех остальных видов, — стабильно низкой из-за отсутствия подходящей кормовой базы. На завершающем этапе вспышки размножения смолевки произошло снижение встречаемости фиолетового лубоеда, питающегося загнивающим лубом, и её увеличение у фиолетового рогохвоста, для успешного развития которого необходимы живые ткани деревьев. Массовое размножение этого вида было спровоцировано вершинной смолевкой и продолжалось лишь до прекращения её воздействия на древостой.

Большое влияние на формирование видовой структуры энтомокомплексов оказывал размер заселенных смолевкой деревьев, по мере увеличения которого встречаемость насекомых, особенно малого соснового лубоеда и черного соснового усача, возрастала (табл. 27).

Таблица 26

Динамика видовой структуры ксилофильных энтомокомплексов на заселенных смолевкой деревьях в загущенных сосняках (обобщенные данные по биотопам 3 и 6)

Год	Встречаемость видов насекомых, %						
	БЛ	МЛ	ФЛ	ПД	СДУ	ЧСУ	ФР
1982	81	25	46	25	27	1	0
1984	89	54	38	61	64	5	0
1986	75	34	53	49	72	12	1
1988	68	33	40	53	91	19	25
1990	79	38	24	35	50	12	82

Примечание: БЛ – большой сосновый лубоед, МЛ – малый сосновый лубоед, ФЛ – фиолетовый лубоед, ПД – полосатый древесинник, СДУ – серый длинноусый усач, ЧСУ – черный сосновый усач, ФР – фиолетовый рогохвост.

Таблица 27

Изменение во времени видовой структуры ксилофильных энтомокомплексов на заселенных смолевкой деревьях разного размера в загущенном 55-65-летнем сосняке (биотоп 3)

Степень толщины, см	Встречаемость видов насекомых, %						
	БЛ	МЛ	ФЛ	ПД	СДУ	ЧСУ	ФР
1982 год							
8	74	12	46	12	9	0	0
12	96	44	44	41	41	0	0
16	100	50	62	50	50	12	0
1984 год							
8	86	43	41	55	43	0	0
12	90	69	22	65	82	4	0
16	90	60	35	50	100	10	0
20	100	75	0	50	100	25	0
1986 год							
8	54	17	64	26	57	7	0
12	84	39	53	59	78	14	0
16	82	48	39	58	79	21	3
20	60	60	20	80	100	40	0
1988-1990 гг.							
8	54	11	32	32	64	14	18
12	60	36	38	48	69	17	33
16	79	53	41	59	68	26	65
20	89	56	44	56	67	22	56
24	71	71	14	29	43	57	14

На заселенных смолевкой деревьях складывались различные по видовой насыщенности (ВН) экологические группировки стволовых насекомых, характер распределения которых в каждом биотопе имел свои особенности (табл. 28). Так, в 20-летних загущенных сосновых культурах на очень большом числе деревьев к смолевке не подсеялся дополнительно ни один из видов насекомых, группировки же, состоящие из 4-5 видов, встречались крайне редко. В древостоях старших возрастов, особенно в заподсоченных сосняках, где смолевка заселяла более крупные деревья, картина была обратной. Показатель ВН комплексов изменялся и в процессе развития вспышки размножения смолевки (табл. 29).

Таблица 28

**Встречаемость группировок ксилофильных насекомых
различной видовой насыщенности в сосняках Марийского Заволжья
на заселенных вершинной смолевкой деревьях**

Шифр биотопа	Встречаемость группировок различной видовой насыщенности, %								Средняя ВН
	0	1	2	3	4	5	6	7	
1	45	34	15	3	2	1	0	0	0,83
1a	0	21	27	37	5	5	5	0	2,63
3+6	4	8	18	28	33	8	1	0	3,05
9	1	5	16	25	30	16	6	1	3,51
12	0	0	5	22	39	12	17	5	4,29

Таблица 29

**Динамика встречаемости группировок ксилофильных насекомых различной
видовой насыщенности в загущенных сосняках Марийского Заволжья на заселенных
вершинной смолевкой деревьях (обобщенные данные по биотопам 3 и 6)**

Год	Встречаемость группировок различной видовой насыщенности, %							Средняя ВН
	0	1	2	3	4	5	6	
1982	9,0	21,8	29,5	23,1	15,4	1,3	0,0	2,18
1984	3,4	0,9	16,2	32,5	41,9	5,1	0,0	3,24
1986	4,6	10,7	12,2	29,0	34,4	9,2	0,0	3,05
1988-1990	0,8	3,2	16,8	30,4	27,2	14,4	7,2	3,52

Одним из факторов, определяющих значение ВН группировок насекомых-ксилофагов, является размер деревьев: чем крупнее деревья, тем медленнее, как правило, шел процесс их отмирания и тем большее число видов насекомых находило себе на них приют (табл. 30). Появление на ослабленном дереве каждого нового вида свидетельствовало о качественно новом этапе падения его резистентности. Показатель ВН обладает, следовательно, высокой информативностью, отражая условия существования стволовых насекомых в лесных экосистемах. Уравнение

регрессии, аппроксимирующее зависимость ВН ксилофильных группировок (Y) от диаметра заселенных смолевкой деревьев (X, см) имеет вид:

$$Y = 5 / (1 + 90,56 X^{2,1}), R = 0,99; 2 < X < 28 \text{ см.}$$

Таблица 30

Встречаемость группировок ксилофильных насекомых различной видовой насыщенности в загущенных сосняках Марийского Заволжья на заселенных вершинной смолевкой деревьях различных ступеней толщины (обобщенные данные по биотопам 3 и 6)

Ступень толщины, см	Встречаемость группировок различной видовой насыщенности, %							Средняя ВН
	0	1	2	3	4	5	6	
6	16,7	33,3	26,2	21,4	2,4	0,0	0,0	1,60
8	6,4	10,3	32,1	30,8	19,2	1,3	0,0	2,50
10	5,0	8,3	16,7	30,0	36,7	3,3	0,0	2,95
12	1,0	4,8	14,3	39,0	38,1	2,9	0,0	3,17
14	1,4	2,9	14,3	34,3	30,0	15,7	1,4	3,41
16	0,0	2,3	6,8	15,9	52,3	15,9	6,8	3,93
18	0,0	4,0	8,0	16,0	44,0	24,0	4,0	3,88
20 и выше	0,0	0,0	0,0	18,2	31,8	31,8	18,2	4,50

Анализ обширного многолетнего материала, собранного в различных биотопах Марийского Заволжья как в период массового размножения вершинной смолевки, так и в другое время, показал, что на одном стволе дерева сосны обыкновенной может поселиться в общей сложности не более восьми видов ксилофильных насекомых, участвующих в первичном разрушении отмирающих тканей флоэмы и ксилемы. Причем этот предел достигается довольно быстро, что может быть аппроксимировано асимптотической функцией следующего вида:

$$\lim \text{ВН} = \text{int} \{ 8,1 \cdot [1 - \exp(-0,185 \cdot D)] \}$$

где $\lim \text{ВН}$ - предельное число видов насекомых-ксилофагов, которое может быть встречено на стволе одного дерева; int - целая часть числа, D - диаметр дерева, см.

Для оценки исходной жизнеспособности деревьев, исходя из данной зависимости, можно использовать индекс резистентности ϑ , вычисляемый по формуле:

$$\vartheta = N / \{ 8,1 \cdot [1 - \exp(-0,185 \cdot D)] \},$$

где N - число видов насекомых-ксилофагов, поселившихся на дереве.

Использование показателей ВН и ϑ позволяет объективно оценить степень ослабленности деревьев и роль насекомых-ксилофагов в процессе распада древостоев.

В сложении группировок различного численного состава, за исключением только одновидовых, принимали участие практически одни и те же виды насекомых (табл. 31). Почти во всех случаях доминировал большой сосновый лубоед, однако по мере усложнения группировок его позиции заметно ослабевали. Встречаемость же остальных видов, наоборот, возрастала, что постепенно приводило к выравниванию доли их участия в комплексах. Соотношение ксилофагов в группировках одной и той же видовой насыщенности заметно различалось по биотопам, что свидетельствует о дополнительном влиянии в каждом из них специфических ослабляющих факторов. Так, в частности, в «вымочке» встречаемость черного соснового усача даже в одно-двухвидовых группировках насекомых была высокой (43-50%).

Таблица 31

Встречаемость насекомых-ксилофагов в экологических группировках различной видовой насыщенности на заселенных смолевкой деревьях

Видовая насыщенность группировок	Встречаемость видов насекомых, %							
	БЛ	МЛ	ГЗ*	ФЛ	ПД	СДУ	ЧСУ	ФР
Перестойные сосняки сфагновые, подвергшиеся климатогенной «вымочке»								
1	50	0	0	0	0	0	50	0
2	57	14	7	14	14	50	43	0
3	96	48	4	9	0	78	65	0
4	89	59	19	19	41	93	74	0
5	93	100	29	7	79	93	86	0
6	100	80	40	80	100	100	80	0
Загущенные сосняки брусничниковые III-IV классов возраста								
1	61	3	0	17	3	6	8	0
2	72	30	1	36	12	34	5	7
3	82	37	3	50	48	65	3	9
4	97	46	11	53	78	91	10	12
5	94	76	29	56	68	94	47	26
6	80	60	80	60	100	100	20	100

Примечание: ГЗ – гравер западный *Pityogenes monacensis* Fuchs.; обозначения остальных видов прежние.

Сосновая вершинная смолевка в период своего массового размножения оказывала влияние не только на формирование структуры ксилофильного энтомокомплекса, но и на состояние популяций входящих в них видов. Так, к примеру, численность сосновых лубоедов и площадь освоенной ими поверхности стволов обычно возрастали на следующий после поселения смолевки год (табл. 32), а плотность поселения, продукция и энергия размножения, наоборот, снижались (табл. 33). Особенно четко это проявилось в фазу затухания вспышки размножения этого насекомого.

Таблица 32

**Динамика численности популяций сосновых лубоедов в загущенных сосняках
брусничниковых Марийского Заволжья**

Год	Значения популяционных параметров сосновых лубоедов*					
	<i>Tomicus piniperda</i> L.			<i>Tomicus minor</i> Hart.		
	S _{зас.}	N _{род.}	N _{мол.}	S _{зас.}	N _{род.}	N _{мол.}
55-65-летний древостой						
1982	37,1	8,89	-	14,5	5,10	5,6
1983	22,7	6,06	-	37,8	14,7	7,5
1984	86,6	21,0	2,31	34,9	6,90	3,8
1985	18,6	4,35	0,77	19,4	13,1	0,6
1986	40,3	4,58	2,62	13,6	2,90	6,9
1987	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0
1988	23,8	1,98	0,67	18,0	3,70	5,7
75-85-летний древостой						
1982	29,9	5,80	3,59	15,3	7,4	5,8
1983	23,1	5,92	2,58	18,3	12,6	4,9
1984	61,9	10,4	2,10	64,4	13,5	8,4
1985	5,8	1,22	0,15	12,3	6,4	0,1
1986	45,9	4,80	5,58	59,9	26,6	23,6
1987	7,2	1,50	0,93	27,2	54,4	7,7
1988	18,0	1,08	1,10	10,8	2,6	2,1

Примечание: S_{зас.} - заселенная площадь поверхности стволов деревьев, м²/га;
N_{род.} - численность жуков родительского поколения, тыс. экз./га; N_{мол.} - численность жуков молодого поколения, тыс. экз./га.

Таблица 33

**Динамика показателей состояния популяций сосновых лубоедов в загущенных
сосняках брусничниковых Марийского Заволжья**

Год	Значение популяционных параметров сосновых лубоедов*							
	<i>Tomicus piniperda</i> L.				<i>Tomicus minor</i> Hart.			
	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>c</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>c</i>	<i>l</i>
1982	1,09	1,20	0,60	85	2,08	3,84	0,95	66
1983	1,31	1,12	0,41	88	2,70	2,35	0,45	69
1984	1,03	0,31	0,15	78	1,02	1,20	0,60	75
1985	1,11	0,34	0,16	80	3,00	0,20	0,03	58
1986	0,54	0,94	0,86	101	1,65	4,52	1,63	93
1987	1,05	1,30	0,62	62	10,0	2,83	0,14	60
1988	0,36	0,45	0,67	112	1,10	2,54	1,18	72
1989	1,14	0,37	0,07	69	4,39	7,29	0,85	60
1990	0,74	0,87	0,59	104	1,99	5,02	1,26	71

Примечание: *a* - плотность поселения, семей на 1 дм²; *p* - продукция, шт./ дм²;
c - энергия размножения, отн. единицы; *l* - средняя длина маточного хода, мм.

Причины возникновения вспышки массового размножения вершинной смолевки и факторы регуляции её численности

Причиной массового размножения вершинной смолевки явилось, несомненно, наличие богатой кормовой базы в сосняках, ослабленных «вымочкой», корневыми гнилями, подсочкой, а также загущенностью многих древостоев: на начало 1981 года в лесном фонде Республики Марий Эл древостоев полнотой 0,8...1,0 в возрасте старше 40 лет насчитывалось около 54 тыс. га, или 20% от их площади. На объектах наших исследований в данных насаждениях доля угнетенных деревьев составляла от 41 до 56% по числу стволов. Усилению конкуренции между деревьями за жизненное пространство и процесса их дифференциации в древостоях способствовали также благоприятные условия роста особей основного полога (рис. 41), которые создались в Марийском Заволжье после засухи и пожаров 1972 года в результате подъема уровня грунтовых вод, что особенно резко проявилось именно в загущенных сосняках (рис. 42). Затухание вспышки размножения смолевки произошло исключительно в результате истощения кормовой базы и снижение доступности пищи. Этому способствовало также ослабление конкурентной борьбы между деревьями и повышение, вследствие этого, их жизнеспособности.

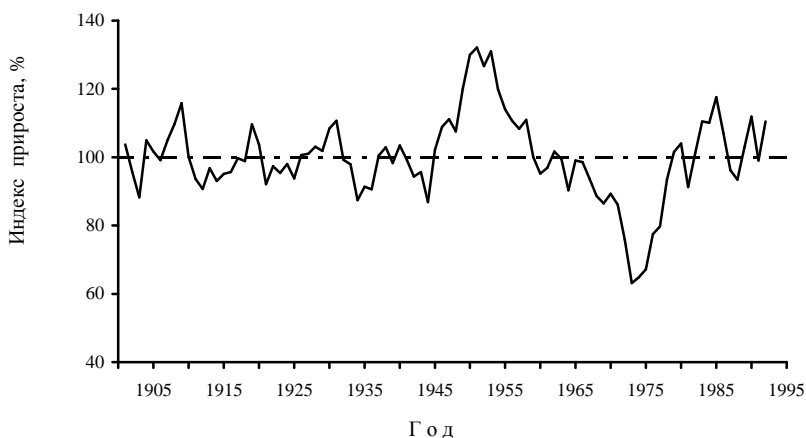


Рис. 41. Динамика радиального прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых и брусничниковых Марийского Заволжья (сводные данные по всем пробным площадям).

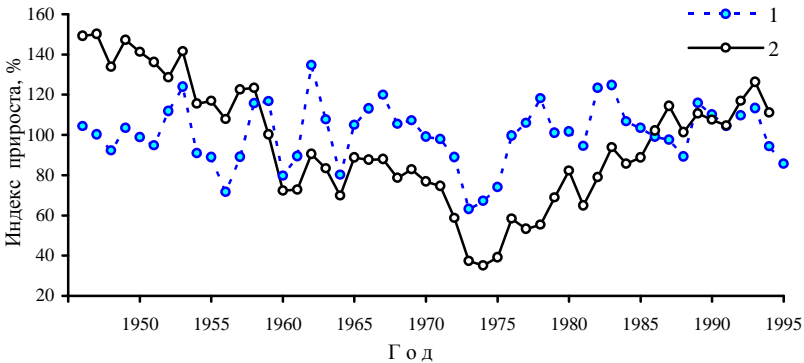


Рис. 42. Динамика радиального прироста деревьев в сосняках зеленомошниковых разной густоты в ГПЗ «Большая Кокшага»: 1 - редкий древостой; 2 - густой древостой.

Вершинной смолевке в период массового размножения приходилось постоянно преодолевать резистентность деревьев, которые хотя и были ослаблены, но не потеряли полностью своей защитной реакции. Некоторая часть их, иногда довольно значительная (до 55%), более или менее успешно отражала атаки насекомых (табл. 34). Наименьшее сопротивление поселению смолевки, как свидетельствуют приведенные данные, оказывали деревья в загущенных сосняках, что еще раз подтверждает вывод об основной роли этих биотопов в реализации вспышки её массового размножения. Неполное освоение наличной кормовой базы и резкое сокращение доли заселенных деревьев из числа ослабленных на завершающем этапе вспышки размножения является свидетельством повышения жизнеспособности деревьев в результате снижения напряженности конкурентной борьбы между ними за жизненное пространство в биотопе. Наблюдения показали, что на некоторых деревьях, усохших от воздействия смолевки и заселенных другими видами стволовых насекомых, её потомство полностью погибало от засмоления.

Скорейшему затуханию вспышки массового размножения ксилофага способствовали также насекомоядные птицы: поползень, пищуха, а особенно большой и малый пестрые дятлы. Период уничтожения ими потомства смолевки, в отличие от многих видов короедов, очень длительный — с осени, когда личинки уже закончили свое развитие и приготавились к зимовке, находясь в куколочных колыбельках, и вплоть до вылета молодых жуков, происходящего обычно во второй половине июня. Дятлы не стремились использовать каждую отдельную особь смолевки

из-за её малого размера и кормились лишь на достаточно плотно заселенных соснах, что часто наблюдается и в очагах других ксилофагов. Так, по данным Г.Е. Корольковой [44], дятлы долбили кору лишь в тех случаях, когда плотность личинок малого ясеневоего лубоеда *Leperesinus fraxinus* Panz. (наблюдения проводились именно за этим видом) составляла не менее 10 экз./дм². Наибольшая активность дятлов отмечалась при плотности поселения личинок более 20 экз./дм². Подобное явление было отмечено американским экологом Р. Бивером [77], проводившим наблюдения за заболонником *Scolytus scolytus* F. При низкой плотности поселения этих мелких насекомых энергетические затраты дятла не покрываются добытым кормом. Дятлы, по нашим наблюдениям, «обрабатывали» в среднем 35-40% заселенной смолевкой поверхности стволов, а на отдельных наиболее плотно заселенных деревьях – до 80-95%, уничтожая до 60-65% её особей в насаждениях. Деятельность дятлов сводилась не только к прямому уничтожению личинок смолевки, но и к изменению условий их развития в прилегающих к обклеванным площадкам участках ствола, где происходило более быстрое иссушение подкорового пространства, что косвенно приводило к гибели потомства насекомого. При поклевках дятла часть личинок, кроме того, падала с кусочками коры на землю и погибала. Большую роль дятлов в уничтожении потомства вершинной смолевки отмечают и другие исследователи [46, 80-82].

Таблица 34

Изменение активности смолевки в период ее массового размножения

Шифр биотопа	Доля успешно заселенных деревьев (%) в различные годы вспышки: числитель - от числа ослабленных, знаменатель - от числа атакованных					
	1981	1983	1985	1987	1989	1991
3	16 / -	26 / 64	38 / 77	38 / 75	39 / 85	8 / 60
6	9 / -	23 / 80	40 / 95	19 / 55	20 / 82	3 / 75
9	5 / -	12 / 59	27 / 45	66 / 49	78 / 58	17 / 53

Примечание: данных о числе атакованных смолевкой деревьев в 1981 году нет.

Определенную, но весьма скромную роль в уничтожении потомства смолевки имели насекомые-паразиты, главным образом наездники семейства Braconidae, деятельность которых особенно усилилась к моменту затухания вспышки. Хищные же насекомые не играли сколь-нибудь заметной роли в регуляции численности смолевки. В её поселениях они появлялись в небольшом количестве лишь к осени, переключаясь из мест обитания других ксилофагов. Незначительная роль паразитических и

хищных насекомых в уничтожении потомства данного ксилофага была отмечена и другими исследователями [80-82].

Общая смертность потомства смолевки в период подкорового развития от всех перечисленных причин может составлять, как показал анализ литературных источников [8, 46, 80-82] и материалов собственных исследований, 80% и более. Динамика численности ксилофага в процессе его онтогенеза, изученная А.А. Быковым [8], представлена на рис. 43.

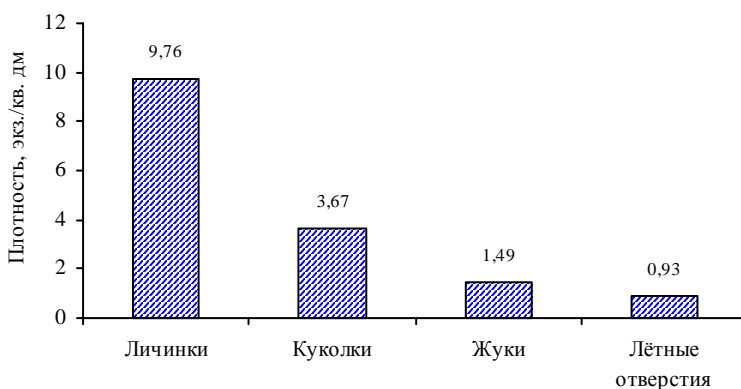


Рис. 43. Динамика численности потомства вершинной смолевки в процессе её онтогенеза.

Вершинная смолевка, несмотря на большую смертность потомства, наращивала свою численность и продолжала воздействовать на древесину до тех пор, пока не исчерпала запасы доступной для освоения пищи. Энтомофаги, в том числе и дятлы, не могли предотвратить вспышки массового размножения этого весьма активного насекомого. Результаты исследований, таким образом, убедительно свидетельствуют о доминирующей роли в регуляции численности вершинной смолевки состояния кормовой древесной породы, что в общем-то типично для насекомых-ксилофагов. Вместе с тем остается открытым вопрос о факторах поддержания её численности в межвспышечные периоды, которые весьма продолжительны. Можно пока лишь предположить, что вершинная смолевка постоянно совершает массовые миграции в пределах своего ареала, находя в том или ином районе благоприятные для своего развития условия. Такие условия, исходя из большой площади загущенных культур сосны, созданных в 1960-1970-х годах в очагах майского хруща и на гарях, могут возникнуть в Марийском Заволжье, и лесоводы должны быть к этому готовы.

Заключение

Результаты проведенных наблюдений и экспериментов, анализ литературных данных и материалов собственных исследований позволяют сделать ряд выводов, уточняющих особенности биологии и экологии сосновой вершинной смолевки, имеющих фундаментальное и прикладное значение.

1. Сосновая вершинная смолевка широко распространена на евразийском континенте в пределах практически всего ареала сосны обыкновенной от Приамурья и Восточной Сибири до Западной Европы, от Якутии и северной Лапландии до Казахстана (52° с.ш.), образуя иногда самостоятельные эпизодические очаги массового размножения в древостоях почти всех типов леса и возраста, начиная с 20 лет. Хорошо развивается на угнетенных и ослабленных деревьях, ветровале, снеголоме и свежих крупных порубочных остатках (сучьях, вершиннике), но может нападать и на внешне здоровые деревья, вызывая их отмирание.

2. Воздействие на древостой смолевка оказывает как в стадии личинки, так и в стадии имаго, проходя дополнительное питание тканями луба деревьев и вызывая их ослабление. Кроме сосны обыкновенной, смолевка изредка заселяет деревья кедра сибирского, сосны веймутовой и лиственницы даурской, а также заготовленную неокоренную древесину ели сибирской.

3. Жуки смолевки выходят с зимовки, начинают летать и приступать к откладке яиц весной одними из первых среди группы ксилофильных насекомых практически одновременно с сосновыми лубоедами. Лёт жуков весьма растянут и заканчивается лишь в конце июля. Наиболее массовый лёт происходит во второй половине мая.

4. Личинки смолевки появляются через 12-15 дней после откладки самками яиц. Продолжительность их дальнейшего развития зависит от температурного режима и состояния кормового объекта. На большинстве заселенных деревьев они заканчивают своё развитие к концу августа, устраиваясь на зимовку, не окукливаясь, но находясь уже в куколочных колыбельках. На деревьях с достаточно высоким уровнем резистентности и давлением живицы развитие личинок происходит довольно медленно и они продолжают питание вплоть до наступления холодов, оставаясь в своих ходах на зимовку, которую они переносят весьма неплохо.

5. Сроки появления куколок зависят от температурного режима и особенно от состояния заселенного дерева. В большинстве случаев куколки смолевки появляются, в зависимости от погодных условий года, в конце мая – начале июня. На сильно ослабленных и буреломных де-

ревьях, а также на ловчих отрезках стволов куколки появляются уже в начале августа. Стадия куколки продолжается около двух-трех недель.

6. Вылет молодых жуков довольно растянут и продолжается с начала июля до конца сентября. Массовый вылет молодых жуков происходит во второй половине июня, однако к размножению они приступают лишь на следующий год, пройдя дополнительное питание и зимовку.

7. Продолжительность развития данного насекомого от стадии яйца до молодого, но еще неполовозрелого жука составляет 12-13 месяцев (включая зимовку), а полный цикл, включающий и дополнительное питание, – два года. В особо благоприятных условиях развитие потомства смолевки от яйца до неполовозрелого жука может завершиться всего за 2,5 месяца. Старые перезимовавшие жуки, участвовавшие в процессе размножения в предыдущем году, способны к повторной откладке яиц.

8. В составе популяции смолевки присутствуют две формы особей, различающиеся по особенностям биологии и экологии. Особи первой формы (тип А) обладают низкой агрессивностью и конкурентоспособностью. Они начинают летать первыми и заселяют деревья, практически полностью утратившие резистентность. Развитие их потомства от яйца до вылета молодых жуков завершается в течение одного вегетационного периода (в начале августа личинки окукливаются, а к концу месяца превращаются в жуков). Особи второй экологической формы (тип Б) высоко агрессивны. Они могут заселять вполне жизнеспособные деревья и успешно на них развиваться. Жуки начинают летать и откладывать яйца в конце июня – начале июля, когда лёт особей типа А уже практически заканчивается, что исключает конкуренцию между ними за жизненное пространство. Их потомство зимует в стадии личинки, которые уже устроились в куколочных колыбельках. Окукливание происходит весной следующего года и завершается в течение третьей декады мая – первой декады июня. Вылет молодых жуков происходит во второй половине июня. Несмотря на различия в сроках развития потомства на преимагинальных стадиях, продолжительность генерации (от яйца до яйца) у обеих жизненных форм составляет два года. Молодые жуки типа А, прежде чем приступить к размножению, дважды зимуют и в течение полного вегетационного периода проходят дополнительное питание. Неполовозрелые жуки типа Б зимуют один раз, но дополнительное питание у них бывает дважды: во второй половине лета после рождения и весной – ранним летом следующего года.

9. В сосняках Марийского Заволжья в 1981 году началось массовое размножение вершинной смолевки, которое продолжалось в течение 10 лет и оказало довольно мощное воздействие на состояние не только

древостоя в различных типах леса, возраста и состояния, но и других компонентов лесных биогеоценозов, особенно на комплекс ксилофильных насекомых, на обширной территории (порядка 300 тыс. га). Число заселенных деревьев в начале вспышки достигало в некоторых биотопах 218 экз./га, что составляло 8,8% от общего их числа в древостое ($8 \text{ м}^3/\text{га}$). Кульминация вспышки произошла в 1985 году, когда к размножению приступило только второе «очаговое» поколение насекомого. Доля заселенных смолевкой деревьев в этот период достигала 16,8% от числа живых на начало года, заселенная площадь поверхности стволов – $609 \text{ м}^2/\text{га}$, а их объем – $17 \text{ м}^3/\text{га}$. Численность молодых жуков насекомого в эту фазу вспышки доходила до 270 тыс. особей на 1 га. После этого начался резкий и неуклонный спад численности, закончившийся глубокой депрессией на шестой, с момента начала вспышки, генерации смолевки, депрессия продолжается до настоящего времени. Заселения смолевкой деревьев на объектах исследований сейчас не происходит. Смолевка заселила в общей сложности от 23,4 до 53,9% деревьев относительно их исходного числа к началу вспышки массового размножения ($40 \dots 50 \text{ м}^3/\text{га}$). Наиболее значительный отпад от воздействия смолевки произошел среди тонкомерных деревьев.

10. Причиной массового размножения смолевки явилось наличие в лесном фонде Марийского Заволжья больших площадей загущенных сосняков, где она нашла богатую кормовую базу в виде большого числа угнетенных деревьев и благоприятные условия для своего развития.

11. Протекание вспышки во всех биотопах проходило сходным образом по обычному сценарию, характерному для эпизодических очагов массового размножения стволовых вредителей. Смолевка в ходе вспышки постепенно «подъедала» наличные кормовые ресурсы и доля угнетенных деревьев, составляющая на начало 1981 года от 41 до 56% от числа стволов, неуклонно снижалась, а их размер увеличивался. Истощение кормовой базы и снижение доступности пищи привели к снижению темпов прироста популяции смолевки и затуханию вспышки её размножения. Затуханию вспышки способствовали также насекомоядные птицы, особенно большой и малый пестрые дятлы. Определенную, но весьма скромную роль в уничтожении потомства смолевки имели насекомые-паразиты, главным образом наездники семейства Braconidae. Хищные же насекомые не играли сколь-нибудь заметной роли в регуляции численности смолевки.

12. Снижение площади сечения стволов и, естественно, запаса древостоя в результате отпада деревьев, обусловленного воздействием смолевки, подобного в загущенных сосняках проведению рубок ухода

по низовому методу, не только довольно быстро компенсировалось усиленным приростом оставшихся живых особей, но и превысило исходные показатели; причем наивысший прирост как в абсолютных, так и относительных показателях дали деревья не высших, а средних размеров.

13. Процесс отпада деревьев во времени и его величина были жестко детерминированы их размером (диаметром), подчиняясь строгой закономерности, описываемой нелинейными уравнениями регрессии.

14. Параметры поселений смолевки, располагавшихся только в зоне тонкой коры ствола, часто занимавших её полностью, а особенно численность насекомого на деревьях, зависели во многом от их размера (диаметра и высоты), подчиняясь определенной закономерности, описываемой уравнениями регрессии.

15. Плотность молодого поколения смолевки изменялась в заселенной части ствола от 0,1 до 17,5 экз./дм²; среднее значение показателя составило $4,30 \pm 0,31$ экз./дм², а коэффициент вариации - 78,9%. Статистический ряд характеризовался значительной асимметрией и большим эксцессом ($A = 1,573$; $E = 3,128$). Положение зоны оптимума для развития потомства во многом определялось состоянием заселяемых смолевкой деревьев и типом их ослабления. Наивысшая плотность продукции смолевки в 29,4% случаев отмечалась в первой трети района её поселения на дереве, в 44,1% - во второй трети и 26,5% - последней трети, которая располагалась на участке ствола, занятого кроной.

16. На деревьях, «отработанных» сосновой вершинной смолевкой, создавались довольно благоприятные условия для поселения различных видов ксилофильных насекомых. Сложение производных и окончательных экологических группировок ксилофагов на данных деревьях началось в большинстве случаев на следующий после нападения смолевки год. Завершалось оно в основном в течение одного вегетационного периода. В состав группировок входили как активные виды стволовых насекомых, способные быть в ряде случаев первопоселенцами, так и пассивные, никогда не нападающие на деревья, обладающие заметно выраженной резистентностью.

17. Свита насекомых-ксилофагов, сопровождающая сосновую вершинную смолевку во время её массового размножения и участвующая в первичном разрушении отмирающих тканей ствола, ветвей и корней деревьев, насчитывала 19 видов. Ядро энтомокомплекса состояло из 5-7 массовых видов, среди которых доминировал большой сосновый лубоед, получающий преимущество благодаря ранним срокам лета и широкой трофической валентности.

18. На «отработанных» смолевкой деревьях складывались вторичные экологические группировки насекомых-ксилофагов различной видовой насыщенности (ВН). Одним из факторов, определяющих значение ВН их группировок, являлся размер деревьев: чем крупнее деревья, тем медленнее, как правило, шел процесс их отмирания и тем большее число видов насекомых находило себе на них приют. Предельными по насыщению являлись семивидовые группировки стволовых насекомых, встречающиеся довольно редко.

19. В сложении группировок различного численного состава, за исключением только одновидовых, принимали участие практически одни и те же виды насекомых, встречаемость и ранговое положение которых не оставались постоянными. Соотношение видов ксилофагов в группировках одной и той же видовой насыщенности заметно различалось по биотопам, что свидетельствует о дополнительном влиянии ослабляющих факторов.

20. По мере развития вспышки размножения смолевки происходило усложнение видовой структуры свиты насекомых-ксилофагов, увеличение степени насыщенности их экологических группировок на деревьях и возрастание доли активных видов, что объясняется повышением резистентности древостоев. Особенностью завершающей фазы вспышки смолевки явилось резкое возрастание доли участия в энтомокомплексах фиолетового рогахвоста, поселявшегося на деревьях в один год с нею.

21. Сосновая вершинная смолевка в период своего массового размножения оказывала влияние не только на формирование структуры ксилофильного энтомокомплекса, но и на состояние популяций входящих в них видов, выступая в качестве своеобразного аттрактора.

22. Смолевка является активным участником процесса изреживания древостоев и выполняет важную в экологическом плане роль, снижая напряженность конкурентных отношений между деревьями, что является особенно важным в периоды их усиленного роста. В лесных биогеоценозах, подвергшихся воздействию ослабляющих факторов, она, как и все насекомые-ксилофаги, усиливает их негативный эффект. Однако и здесь смолевка выбирает наиболее ослабленные, а значит, наименее устойчивые к воздействию среды деревья. В этом, на наш взгляд, проявляется её положительная роль в качестве одного из факторов естественного отбора, направленного в итоге на повышение жизнеспособности древостоя. Тысячелетия совместной эволюции деревьев и насекомых-ксилофагов привели к высокой сбалансированности их взаимоот-

ношений, которые больше напоминают в настоящее время симбиотические, чем хозяин-паразитарные, так как выгодны популяциям обоих видов.

23. Деятельность смолевки является в хозяйственном отношении несомненно вредной. В районах с интенсивным ведением хозяйства она нарушает порядок проведения мероприятий, намеченных лесоустройством, и наносит значительный ущерб лесовладельцам, снижая сортность древесины, переходящей, как правило, в разряд дровяной из-за запаздывания с уборкой сухостоя. Противоречия между деятельностью смолевки, как необходимостью в естественных экосистемах, и хозяйственными интересами лесовладельца могут разрешаться путем своевременного проведения оптимальных по интенсивности рубок ухода.

24. Возникновение вспышки массового размножения смолевки можно вполне успешно прогнозировать на основании анализа дендро-хронологических данных, структуры лесного фонда по полноте древостоев и размерам ослабленных деревьев. Вспышка может возникнуть лишь в том случае, если на территории имеются большие площади загущенных сосняков, средний диаметр ослабленных деревьев в которых составляет не менее 8 см при общей площади боковой поверхности их стволов не менее 1,5 тыс. м²/га. Такие условия, исходя из большой площади загущенных культур сосны, созданных в 1960-1970-х годах в очагах майского хруща и на горях, могут возникнуть в Марийском Заповье, и лесоводы должны быть к этому готовы.

25. Для повышения эффективности лесозащитных мероприятий и долгосрочного прогнозирования динамики состояния лесных экосистем необходима организация непрерывных мониторинговых наблюдений не только за состоянием популяций вредных лесных насекомых, но и за ритмикой климатических условий, ростом, изреживанием и размерной структурой древостоев.

В заключение хочется выразить сердечную благодарность другу и соратнику **Юрию Николаевичу Русову** (ныне уже покойному) за большую помощь в сборе полевого материала, а также эстонскому коллеге **Кальо Воолма** за перевод весьма интересной, насыщенной фактическими данными, но недоступной широкому кругу специалистов, а потому и малоизвестной статьи А. Рийса.

Библиографический список

1. Аверкиев И.С. Зараженность горельников энтомовредителями в лесах Марийской АССР и меры борьбы с ними // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд., 1976. С. 86-93.
2. Агафонов А.Ф., Куклин Л.В. Стволовые вредители сосны на горях // Лес. хоз-во. 1979. № 10. С.55-57.
3. Алексеев И.А. Лесохозяйственные меры борьбы с корневой губкой. – М.: Лесн. пром-сть, 1969. 76 с.
4. Барановский П.М., Тиняков Г.Г., Пашковский К.А. Насекомые – вредители лесов Казахстана и меры борьбы с ними. – Алма-Ата, 1950. 136 с.
5. Богданова Д.А. Корневая губка и насекомые-ксилофаги в культурах сосны Верхнего Приобья // Лесоведение. – 1990. № 6. С. 77-82.
6. Боголюбов А.С., Кравченко М.В. Определитель насекомых-вредителей древесных пород России. – М.: Экосистема, 2002.
7. Быков А.А. Лесопатологическая характеристика естественного отпада в сосновых насаждениях // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. науч. тр. М.: ВНИИЛМ, 1986. С. 43-48.
8. Быков А.А. Резервации стволовых вредителей сосны и регулирование их численности в центральной части зоны хвойно-широколиственных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: ВНИИЛМ, 1987. 18 с.
9. Валента В.Т. Основные экологические группы хозяйственно опасных фитофагов в хвойных насаждениях // Вопросы лесозащиты Южной Прибалтики. Каунас: ЛитНИИЛХ, 1977. С. 5-24.
10. Валента В.Т. Формирование экологических группировок стволовых вредителей сосны в зависимости от типа отмирания дерева // Науч. тр. ЛитНИИЛХ. Т. 5. – Каунас, 1960. С. 183-226.
11. Волков Н.Н. Видовой состав, экологические комплексы и оценка значимости видов стволовых вредителей в очагах корневой губки // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1984. С. 47-51.
12. Волков Н.Н. Достоверность визуальной диагностики состояния и устойчивости сосны в очагах корневой губки // Экология и защита леса. Патология леса и охрана природы: Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1983. С. 83-87.
13. Воронцов А.И. Очаги корневой губки в сосняках Хоперского заповедника // Тр. Хоперского госзаповедника. Вып. 4. – М., 1961. С. 145-152.
14. Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. – М.: Высшая школа, 1963. 324 с.
15. Воронцов А.И. Лесная энтомология. – М.: Высшая школа, 1982. 384 с.
16. Воронцов А.И., Галасьева Т.В. Прогноз размножения энтомовредителей в горельниках и методы борьбы с ними // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд., 1976. С. 94-101.
17. Вредители леса: Справочник. Т. 2. – М.-Л.: АН СССР, 1955. С. 635.

18. Временные рекомендации по методам надзора, учета и прогноза массовых размножений стволовых вредителей ели и сосны / Сост. А.Д. Маслов, Б.И. Огибин, Ю.П. Демаков и др. – М.: Гослесхоз СССР, 1982. 31 с.
19. Галасьева Т.В. Видовой состав, экологические комплексы и распространение стволовых вредителей на гарях в Московской области // Науч. тр. МЛТИ. Вып. 66. 1975. С. 168-170.
20. Грезе Н.С. К вопросу о возобновительном питании малого соснового лубоеда (*Blastophagus minor* Hart.) // Труды по лесному опытному делу Украины. Вып. 5. – Киев, 1926. С.3-31.
21. Гурьянова Т.М. Биология пихтовой смолевки // Научн. тр МЛТИ. Вып. 26. – М., 1969. С. 147-152.
22. Демаков Ю.П. Сосновая вершинная смолевка - один из активнейших ксилофагов // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. научно-практ. конф. – М., 1987. С. 43-44.
23. Демаков Ю.П. Упрощенный способ оценки площадей районов поселений стволовых вредителей сосны и ели // Организация лесохозяйственного производства, охрана и защита леса : Экспресс-информ. ЦБНТИлесхоз. Вып.11. – М, 1988. С. 8-11.
24. Демаков Ю.П. Оптимизация учета численности насекомых-ксилофагов на модельных деревьях // Лесн. хоз-во. 1989. № 10. С. 41-44.
25. Демаков Ю.П. Популяционная динамика сосновых лубоедов и оценка информативности показателей их размножения в Среднем Поволжье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1990. 20 с.
26. Демаков Ю.П. Влияние экстремальных погодных условий и колебаний уровня грунтовых вод на состояние сфагновых сосняков Республики Марий Эл // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. – М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 15-30.
27. Демаков Ю.П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику отпада в сосновых насаждениях // Лесоведение. 1994. № 4. С. 54-60.
28. Демаков Ю.П. Сосновая вершинная смолевка в лесах Республики Марий Эл // Лес. хоз-во. 1996. №2. С. 47-49.
29. Демаков Ю.П. Результаты многолетних мониторинговых наблюдений за состоянием кормовой базы ксилофильных насекомых в сосняках Марий Эл // Лесохозяйственная информация. Вып. 7. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 22-33.
30. Демаков Ю.П. Структура ксилофильных энтомокомплексов в период массового размножения сосновой вершинной смолевки // Лесоведение. 1998. № 4. С. 43-51.
31. Демаков Ю.П. Структура древесного отпада в сосновых лесах Республики Марий Эл и прогнозирование его величины // Экология и леса Поволжья. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 157-161.
32. Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). – Йошкар-Ола, 2000. 416 с.
33. Демаков Ю.П. Структура кормовой базы сосновой вершинной смолевки в сосняках Марий Эл // Лесоведение. 2002. № 3. С. 42-49.

34. Демаков Ю.П. Влияние погодных аномалий 1978 и 1980 годов на состояние древостоя в сосняках сфагновых // Науч. тр. государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. – Йошкар-Ола, 2005. С. 151-167.
35. Демаков Ю.П. Посттирогенная динамика ксилофильного энтомокомплекса в сосновых лесах Марийского Полесья // Науч. тр. государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола, 2007. С. 248-302.
36. Демаков Ю.П., Калинин К.К. Лесоводство. Ведение хозяйства в лесах, поврежденных пожарами: Учеб. пособие – Йошкар-Ола, МарГТУ, 2003. 136 с.
37. Демаков Ю.П., Русов Ю.Н. Динамика освоения ксилофагами кормовых ресурсов и изменения энтомокомплекса на гарях 1972 года в сосняках Марийской АССР // Лесовосстановление в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. – М.: ВНИИЛМ, 1984. С. 74-84 (деп. в ЦБНТИлесхоз 01.10. 1984 г., № 331 лх).
38. Здравиковский Д.И. К вопросу о диагностировании энтомоустойчивости сосны в очагах корневой губки // Науч. зап. ВЛТИ. Т. 21. – Воронеж, 1960.. С. 53-61.
39. Ильинский А.И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними // Сб. работ по лесн. хоз-ву. Вып. 36. – М.: ВНИИЛМ, 1958. С. 178-228.
40. Иоаннисиани Т.Г. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1972. 352 с.
41. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Динамика численности лесных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
42. Ковалев Б.И. Стволовые вредители в рекреационных лесах Брянской области // Экология и защита леса (лесные экосистемы и их защита): Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1984. С. 11-17.
43. Козак В.Т. Особенности развития некоторых долгоносиков из рода *Pissodes* (Coleoptera, Curculionidae), повреждающих сосну // Лесоводство и агролесомелиорация. Вып. 51. – Киев: Ураджай, 1978. С. 68-73.
44. Королькова Г.Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых. – М., 1963. 125 с.
45. Кривошеина Н.П. Влияние избыточного увлажнения на формирование комплексов ксилофильных насекомых // Сообщества ксилофильных насекомых в условиях избыточного увлажнения. – М.: Наука, 1987. С. 6-15.
46. Луйк А.К. Сосновая вершинная смолевка в лесах Эстонии // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. второй Всес. научно-техн. конф. Ч. 1. – М.: МЛТИ, 1991. С. 62-63.
47. Мамаев Б.М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока. – М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.
48. Маслов А.А. Динамика соснового древостоя на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: вспышка большого соснового лубоеда и ее причины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. № 3. С. 45-50.
49. Маслов А.Д., Кутеев Ф.С., Прибылова М.В. Стволовые вредители леса. – М.: Лес. пром-сть, 1973. 144 с.
50. Маслов А.Д., Магусевич Л.С., Русов Ю.Н., Демаков Ю.П. Развитие очагов стволовых вредителей на гарях 1972 года // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. науч. тр. – М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 123-147.

51. Машнина Т.И. Характеристика очагов вредителей стволов сосны в условиях избыточного увлажнения // Бюл. научно-техн. информ. БелНИИЛХ. 1958. № 3. С. 34-37.
52. Методические рекомендации по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов / А. Д. Маслов, Ю.П. Демаков, Л.С. Матусевич и др. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2006. 108 с.
53. Мошкова З.В., Агафонов А.Ф. Формирование и развитие очагов стволовых вредителей сосны на гарях // Лесн. хоз-во. 1976. № 2. С. 82-83.
54. Новак В. Атлас насекомых вредителей лесных пород. – Прага: Гос. сельскох. изд., 1974. С. 52-53.
55. Нуортева М. Вредители лесов. – М.: Лес. пром-сть, 1985. 104 с.
56. Огибин Б.Н. Насекомые-ксилофаги лесов Европейского Севера и борьба с ними. – Архангельск: АИЛиЛХ, 1989. 27 с.
57. Осмоловский Г.Е. Лесохозяйственное значение долгоносиков-смолевков // Энтомологическое обозрение. 1948, т. 30, № 1-2, с. 60-67.
58. Петренко Е.С., Дмитриенко В.К. Потенциальная плодовитость некоторых видов стволовых вредителей в сосняках Красноярского Приангарья // Вопросы зоологии. – Томск, 1966. С. 77-79.
59. Прозоров С.С. Гари в сосновых лесах как очаги заражения // Тр. Сибирского НИИ сельск. хоз-ва и лесоводства. 1929. Т. 12. Вып. 1-3. С.35-86.
60. Рожков А.С. О преждевременно развивающейся форме точечной смолевки (*Pissodes notatus* F.) в Прибайкалье // Зоол. журн. 1954. Т. 33. Вып. 4. С. 945-946.
61. Старк В.Н. Вредные лесные насекомые. – М.-Л.: Сельколхозгиз, 1931. 456 с.
62. Федоров Н.И. Водный режим сосны, пораженной корневой губкой // Лесоведение и лесное хозяйство. – Минск, 1970. Вып. 3. С. 60-66.
63. Флоров Д.Н. Жуки-смолевки хвойных деревьев Восточной Сибири // Изв. Биолого-географического НИИ при Иркутском госуниверситете. 1950. Т. X. Вып. 4. С. 11-29.
64. Харитонов Н.З., Шелуха В.П. Фенология развития смолевков рода *Pissodes* // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1989. С. 63-65.
65. Храмцов Н.Н., Падий Н.Н. Стволовые вредители леса и борьба с ними. – М.: Лесн. пром-сть, 1965. 159 с.
66. Чемерис М.В. Структура энтомокомплексов ксилофагов заповедника «Кивач» // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 14. – СПб., 1992. С. 119-124.
67. Шелуха В.П. Влияние лесорастительных условий на распространение и вредоносность сосновых долгоносиков рода *Писсодес* // Лесная геоботаника и биология древесных растений. – Брянск, 1983. С. 12-16.
68. Шелуха В.П. Особенности заселения деревьев сосновой жердняковой смолевкой // Экология и защита леса (лесные экосистемы и их защита): Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1984. С. 20-26.
69. Шелуха В.П. Распространение и роль смолевков в сосновых насаждениях // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения: Материалы региональной научно-произв. конф. Белоруссии и Прибалтийских республик. – Минск, 1985. С. 124-125.

70. Шелухо В.П. Состояние заподсоченных сосняков и роль в них ксилофагов // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов: Материалы республ. научно-практ. конф. Кн. 2. – Йошкар-Ола, 1989. С. 149-150.
71. Шелухо В.П. Ксилофаги сосновых жердняков Брянской области // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. второй Всес. научно-техн. конф. Ч. 1. – М.: МЛТИ, 1991. С. 60-62.
72. Шелухо В.П. Изменение сосновых биогеоценозов зоны широколиственных лесов при хроническом воздействии веществ щелочного типа: Автореф. ... дис. д-ра с.-х. наук. – Брянск, 2003. 34 с.
73. Яцентковский А.В. Питание, возраст и продолжительность жизни сосновых лубоедов (сем. *Ipididae*) // Зап. Белорусс. ин-та сельск. и лесного хоз-ва, 1925. Вып. 8-9. С. 272-296.
74. Яцентковский А.В. Главнейшие вредные насекомые в лесах СССР. – М.-Л.: Сельколхозгиз, 1931. 117 с.
75. Яцентковский А.В. Энтомологическое обследование подсоченных насаждений в Сиверском леспромхозе // Вопросы защиты леса. Сб. науч. тр. ЦНИИЛХ. Вып. 2. – Л.: Гослестехиздат, 1934. С. 84-105.
76. Altum B. Forstzoologie. – Berlin, 1881. 364 S.
77. Beaver R.A. The regulation of population in the bark beetle *Scolytus scolytus* F. // J. Anim. Ecol. – 1967. V. 36. N 3. P. 435-451.
78. Bychawska S. Występowanie ważniejszych kambio- i ksylofagowosny w drzewostanach uszkodzonych przez huragany // Sylwan. 1983, V. 127. № 6. P. 45-52.
79. Harabin Z., Kawales A., Ordon S., Wegierek S. Wydzielanie się popuszu sosnowego w drzewostanach będących w zasięgu ujemnego oddziaływania wyrobiska kopalni piasku «Kotlarnia» // Arch. ochr. srodow. 1981. № 1. S. 175-186.
80. Kohh E. Viimasest latipihklase rüütest Eestis // Metsanduslikud Uurimused. I. - Tartu, 1939. Lk. 67-110.
81. Luik Anne. Damage and biology of *Pissodes piniphilus* in Estonia // 19 Int. Congr. Entomol. Beijing, June 28 – July 4, 1992: Proc. Abstr. - Beijing, 1992. P. 444.
82. Riis A. Latipihklasest Eesti NSV-s // Metsanduslikud Uurimused. XII. – Tallinn: Valgus, 1975. Lk. 294-314.

PINE SHOOT MOTH *PISSODES PINIPHILUS* HRBST.: BIOLOGY, ECOLOGY, ROLE IN FOREST ECOSYSTEMS OF THE MARI POLES'YE

Yu.P. Demakov

The article presents the results of investigation held in 1981-1991, during the period of mass reproduction outbreak of the pine shoot moth (*Pissodes piniphilus* Hrbst.) registered in the forests of Mari Zavolzhye. The author describes features of the insect life cycle, characters of its interrelations with forage plants, xylophilous insect community and woodpeckers; role of the species in forest ecosystems is also discussed. In some positions, the data presented differ significantly from those published by other scientists.