

УДК 630\*453:595.768.24+630\*416.16

DOI: 10.37482/0536-1036-2021-4-55-67

## ЗАЩИТА ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ОТ ВСПЫШЕК *Ips typographus* (ОБЗОР)

**Н.Р. Пирцхалава-Карпова<sup>1</sup>, инж.;** *ResearcherID:* [AAB-1262-2020](https://orcid.org/0000-0002-9527-4631),

*ORCID:* <https://orcid.org/0000-0002-9527-4631>

**А.А. Карпов<sup>1</sup>, зам. директора по охране территории и экологической безопасности;**

*ResearcherID:* [H-1915-2019](https://orcid.org/0000-0002-9087-8399), *ORCID:* <https://orcid.org/0000-0002-9087-8399>

**Е.Е. Козловский<sup>1</sup>, зам. директора по научной работе;** *ResearcherID:* [AAB-1558-2020](https://orcid.org/0000-0003-4785-898X),

*ORCID:* <https://orcid.org/0000-0003-4785-898X>

**М.Ю. Грищенко<sup>1,2,3</sup>, канд. геогр. наук, ст. науч. сотр., инж., доц.;**

*ResearcherID:* [L-9961-2015](https://orcid.org/0000-0003-3223-7697), *ORCID:* <https://orcid.org/0000-0003-3223-7697>

<sup>1</sup>Государственный заповедник «Курильский», ул. Заречная, д. 5, пгт. Южно-Курильск, Сахалинская область, Россия, 694500; e-mail: heynanabl@gmail.com, kurilskiy@mail.ru, lesnoy.monitoring@gmail.com

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские Горы, д. 1, Москва, Россия, 119991; e-mail: m.gri@geogr.msu.ru

<sup>3</sup>Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Покровский б-р, д. 11, Москва, Россия, 109028

**Аннотация.** Вспышкам *Ips typographus* (L.), причиной которых стали катастрофические природные явления в Центральной Европе, Сибири и на Дальнем Востоке, посвящены многочисленные научные исследования. Для анализа отношений и происхождения видов *Ips* были использованы молекулярные методы. Детально изучены биологические характеристики *I. typographus*: жизненные параметры, влияние на которые оказывает температура, и поведение в полете. Обнаружено, что еловый короед рассеивается в пределах 500 м. Однако его новые атаки происходят в непосредственной близости от старых очагов. Решающее значение для успешности деятельности вредителя имеют механизмы восприимчивости и защиты деревьев. Их экземпляры, пораженные болезнью, отвечают предварительно сформированной смолой, реакциями на раны и в конечном итоге системными изменениями на физиологическом уровне. Риск нападения *I. typographus*, связанный с местопроизрастанием, возрастом, характером поступления питательных веществ и воды, был оценен как на уровне дерева, так и на уровне леса в целом. Динамика вспышек в значительной степени зависит от численности *I. typographus*, восприимчивости к нему деревьев, погодных условий и принятых фитосанитарных мер. Короед *I. typographus* является неотъемлемым компонентом любой лесной экосистемы. Он колонизирует ослабленные, слабые или мертвые деревья и таким образом начинает процесс разложения коры и древесины. Данный вредитель способен использовать недолговечные ресурсы и быстро размножаться до чрезвычайно больших количеств. Это происходит, например, после ветров. В таких эпидемических ситуациях *I. typographus* может представлять серьезную угрозу для лесов, богатых елью, особенно для насаждений, расположенных за пределами территории с оптимальными для данного вида условиями. В целях исследования потенциальной взаимозависимости климатических, специфических, фитосанитарных факторов и динамики заражения с помощью анализа геопространственных данных и методов множественной регрессии может быть изучено пространственное развитие заражений *I. typographus*. Также рассматриваются различные методы контроля лесов и подчеркивается необходимость применения более сложных инструментов оценки рисков появления *I. typographus*.

**Для цитирования:** Пирцхалава-Карпова Н.Р., Карпов А.А., Козловский Е.Е., Грищенко М.Ю. Защита еловых лесов от вспышек *Ips typographus* (обзор) // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 4. С. 55–67. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-4-55-67

**Ключевые слова:** *Ips typographus*, лесная экосистема, экология, управление лесами, ельники.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare that there is no conflict of interest

Последнее десятилетие на Дальнем Востоке, в Сибири и Европе было отмечено тайфунами и штормами. Их можно охарактеризовать как катастрофические, они вызвали значительное распространение короеда (*Ips typographus*) в хвойных лесах. Масштабы нанесенного вредителем ущерба огромны и потребовали больших финансовых вложений в расчистку территорий от ветровалов и санитарные рубки. Этим обусловлена необходимость поднятия вопросов эффективности и назначения традиционных фитосанитарных мер – появилось множество исследований экологических, экономических и фитосанитарных аспектов *I. typographus*, а также работы о его развитии и поведении. Возникли также и вопросы, касающиеся сложных взаимодействий между популяционной динамикой и естественной регуляцией *I. typographus*, управлением лесами и восприимчивостью деревьев к этому виду короеда. Обилие новых открытий в области изучения *I. typographus* в Европе и России за последние 20 лет, означает, что нужно обобщить и проанализировать полученные учеными результаты, тем самым дополнив более ранние обзоры. Нами рассматривается литература, о *I. typographus* и его естественных врагах, опубликованная в период с 1989 по 2019 г. Особое внимание уделяется европейским исследованиям, поскольку присутствие *I. typographus* является для Европы, наравне с Дальним Востоком и Сибирью, естественным, а также научным исследованиям и анализам (не описательным отчетам).

**Филогенетика.** Исследователь Байерс проанализировал генетический состав европейских популяций *I. typographus* с помощью молекулярных методов [10–12]. В Центральной Европе были обнаружены различные гаплотипы, в то время как в Скандинавии присутствовал только один из них. На Дальнем Востоке России представлен отдельный гаплотип. Байерс предполагает, что во время последнего ледникового периода популяция *I. typographus* вместе с *Picea abies* Karst. переместились в районы-убежища, на юг (Апеннинские, Динарские и Карпатские Альпы), а также к северу от Москвы. С постледниковым потеплением еловый короед переселился из Апеннинских и Динарских Альп в прежние районы, в то время как ареал ели продвинулся на восток. *I. typographus* тесно связан с *I. amitinus*, *I. cembrae* и *I. acuminatus* [55].

**Развитие.** Большинство аспектов развития и размножения взрослых особей, а также поведения *I. typographus* давно известны [8, 45]. Однако только недавно было детально проанализировано влияние температуры на темпы его развития [20, 30]: с использованием линейной зависимости между данными показателями рассчитан нижний порог развития – 8,3 °С (т. е. минимальная температура, при которой *I. typographus* может развиваться); по нелинейной модели нижний порог – 6 °С.

Исследована репродукция *I. typographus* [55]. Обнаружено, что нижний порог яйценоскости – 11,4 °С (линейная модель). С помощью нелинейных моделей была рассчитана оптимальная температура: 30,4 °С – для развития и 28,9 °С – для размножения [51]. Такие данные являются предпосылками для построения имитационных моделей динамики популяции короеда.

Внутривидовая конкуренция при высокой плотности размножения влияет на поведение *I. typographus*. Она становится причиной более коротких материнских проходов и, следовательно, уменьшения яйцекладки [31, 52]. Оптимальная плотность составляет примерно 500 материнских галерей/м<sup>2</sup> [50]. Каждая семья состоит из самца и двух или трех самок, которые вместе строят систему галерей. Таким образом, самки откладывают до 80 яиц [27], чаще на той стороне материнской галереи, которая меньше всего мешает другим

материнским галереям. Соотношение полов у потомства зависит от фазы градации. Это можно было наблюдать во время вспышки *I. typographus* в Татрах в период с 1990 по 1995 г. [26]. В ее начале (т. е. в фазе пролиферации) доля самок увеличилась более чем на 50 %, а к концу (ретроградация) вновь приблизилась к прежнему уровню (50 %). Такая закономерность повлияла и на размер семейств: система галерей каждого самца состояла в основном из трех материнских галерей. Некоторые ключевые выводы приведены в таблице.

#### Результаты исследований *Ips typographus*

Особенность	Данные
<i>Биология</i>	
Минимальная температура для развития	6,0–8,3 °C
Минимальная температура для яйцекладки	11,4 °C
Оптимальная температура для развития и яйцекладки	29–30 °C
Репродуктивность	До 80 яиц/самка
Соотношение полов (% самок)	50 % (ретроградация), 50 % (проградация)
Зимняя смертность	≈50 %
Оптимальная плотность размножения	≈500 материнских галерей
Оптимальный размер семейства	3 самки
Минимальная температура для полета	16,5 °C
Оптимальная температура полета	22–26 °C
Основное время полета	Полдень, раннее утро
Минимально необходимое количество дней с необходимой температурой	3–4 дня подряд
<i>Порог полета для успешной атаки на живые деревья</i>	
Активная дальность полета	>500 м
<i>Естественные враги</i>	
Самые важные группы насекомых	Долихоподидные мухи, птеромалидные осы, браконидные осы
<i>Восприимчивость</i>	
Механизмы защиты	Накопление смол, токсинов, ухудшение качества пищевых продуктов, реакция на рану
Деревья с высоким риском	Произрастающие с южной и западной стороны, освещенные солнцем, возраст >70–100 лет
Радиус более высокого риска атаки вокруг заражения	100 м
<i>Вспышка</i>	
Причины вспышек / длительность вспышек	Ветер, засуха, высокие температуры и др.
<i>Управление</i>	
Оптимальный срок для санитарных рубок	Между заражением и появлением первого поколения
Расчетный коэффициент вылова феромонными ловушками	3–10 % от общего количества
Оптимальное расположение феромонных ловушек	Южное направление
Размер фитосанитарной буферной зоны вокруг заповедников	500 м (100–1500 м)
Смертность короеда при механической окорке	93 %

Смертность в зимний период может быть объяснена как биотическими, так и абиотическими факторами. Ее уровень около 50 % для жуков *I. typographus*, переживающих это время в ветровалах, объясняется понижением температуры воздуха до 10 °С [29]. Обнаружено, что появление и миграция короедов моновольтных поколений зависит от географической широты: северные популяции появились позже и мигрировали перед зимовкой реже, чем южные [21].

*Летная активность.* Суточная активность полета составляет примерно 13 часов – с 9 до 21 часа, наибольшая активность приходится на полдень и начало дня [1, 2, 13]. Подобное распределение объясняется различиями температуры воздуха: минимальная температура для полета – 16,5 °С, оптимальная – 22...26 °С [11]. Есть и верхний порог – 30 °С [6, 18]. У самцов этот период начинается раньше, чем у самок, поскольку первые должны находить и колонизировать восприимчивые деревья и готовить брачные камеры. Исследования, проведенные в одном из чешских университетов, подтвердили, что для успешного нападения на живые деревья весной необходимо по крайней мере 3–4 теплых дня подряд при температурах, значительно превышающих порог размножения [5, 19, 26].

*Феромоны.* Известно, что агрегационные феромоны *I. typographus* состоят из терпеноидов, которые биосинтезируются из компонентов древесной смолы. Конспецифических короедов привлекают эти внутривидовые семиохимические вещества, когда имеется подходящий субстрат для размножения. Для данного вида жуков они оказываются гораздо более заметными, чем летучие вещества (кайромоны), выделяемые елями [3, 16, 17]. Однако есть свидетельства продуцирования короедами репеллентных феромонов, субстрат которых не подходит для размножения. Ловушки с приманкой Pherograh и антиагрегационным феромоном вербеноном или летучим (+) – альфа-пиненом улавливают только 2–30 % от общего количества жуков [4, 7, 22, 50]. Пиненовый компонент также предотвращал атаку на хвойные деревья, вербенон этого не делал. Ранее проведенная работа показала, что запасы энергии у особей *I. typographus* должны быть истощены, прежде чем жуки начнут реагировать на феромоны [16, 17].

*Естественные враги.* До недавнего времени естественным врагам короедов отводилась лишь незначительная роль. Среди насекомых наиболее распространенными уничтожителями *I. typographus* являются хищные жуки (*Cleridae*) и мухи (*Dolichopodidae*), а также паразитические осы (*Pteromalidae*, *Braconidae*) [7, 15, 33, 49, 53]. Биология большинства этих видов достаточно хорошо описана [37]. Например, известно, что паразитические осы птеромалиды предпочитают гладкую поверхность коры. В пределах одного и того же дерева они более распространены в верхней части стебля, где кора тоньше [50].

Паразитоиды находят своих хозяев с помощью оптических, тактильных, вибрационных, термических или обонятельных раздражителей. Исследования некоторых важных браконидных и птеромалидных ос показали, что обнаружение хозяина наиболее вероятно происходит с помощью летучих веществ [32]. Эти сигналы (например, насыщенные кислородом монотерпены) образуются при взаимодействии хозяина или интродуцированных микроорганизмов с тканью коры [46]. Жуки-клириды реагируют на те же феромоны, что и их жертва [9]. Вспышки *I. typographus* вызывают увеличение популяций их естественных врагов. В части Швеции, где была вспышка *I. typographus*, кланового жука *Thanasimus formicarius* (L.) обнаружили в 10 раз больше, чем в регионе без вспышки [27].

Аналогичным образом естественные (неуправляемые человеком) еловые насаждения, подвергающиеся нападению *I. typographus*, содержали в 2–3 раза больше хищников, чем управляемые леса без нападения короеда, хотя уровни распространения данного вида жуков были сопоставимы [30]. На появление естественных врагов и эффективность уничтожения ими *I. typographus* также влияют лесоводческие практики. Существуют данные о том, что хищники могут быть более чувствительными к определенным методам воздействия на древостои по сравнению с их жертвами [30]. Однако это не означает, что естественные враги короеда (особенно *T. formicarius*) многочисленнее в неуправляемых лесах [53]. Сообщалось, что патогенные микроорганизмы, такие как вирусы и микроспоридии, встречаются чаще в поздних стадиях развития *I. typographus*, чем в ранних [37].

Жук *T. Formicarius* – заметный и хорошо изученный хищник. Каждая личинка потребляет примерно 50 личинок короеда во время своего развития. Взрослый жук в течение всей жизни поедает около 100 особей *I. typographus*. При высокой плотности *T. formicarius* наблюдаются каннибализм или эмиграция [49]. К числу наиболее важных факторов смертности, воздействующих на личинки короеда, относятся и хищные мухи *Medetera* [40], хотя потребление ими личинок составляет всего 5–10 (за всю жизнь одной особью).

Относительно высокие показатели смертности *I. typographus* от естественных врагов были выявлены в ходе краткосрочных исследований. Байерс зафиксировал локальный уровень паразитизма до 30 % [12]. В то же время, 3-летнее исследование в Национальном парке Баварии не позволило выявить последовательной закономерности в развитии антагонистических видов [40]. Холодные температуры в зимнее время одинаково вредны для паразитоидов и короедов [18]. Местные популяции короеда в существующих местах заражения могут пополняться путем иммиграции *I. typographus*, но не, например, *T. formicarius* [50].

*Восприимчивость деревьев.* Здоровые деревья обладают защитными механизмами на нескольких уровнях, чтобы мешать атакующим короедам успешно выводить семейства. Эти механизмы были подробно изучены в полевых и лабораторных условиях [29].

Первый уровень защиты – высвобождение запасенной смолы при попытках жуков проникнуть в кору. Это называется первичным, предварительным сформированным сопротивлением [29]. Ели с толстой корой и плотными смоляными протоками более эффективны в защите, чем особи с низким содержанием смолы [29]. Деревья в смешанных насаждениях имели поток первичной смолы выше по сравнению с чистыми еловыми насаждениями [29]. После исчерпания предварительно сформированного сопротивления происходила его замена индуцированными механизмами сопротивления.

Второй уровень защиты дерева включает изменение местного метаболизма вокруг входного отверстия. Производятся защитные химические вещества, такие как процианидин [29].

Третий уровень защиты – системное изменение метаболизма всего дерева. Это приводит к производству меньшего количества углеводов, но большего количества белков, которые необходимы для защиты.

На последнем этапе, когда плотность атаки высока, возникает реакция на рану, вновь образуются протоки ткани и смолы. Поэтому считается, что успеш-

ная атака короеда включает 2 последовательных этапа: защита дерева истощается и происходит его окончательная колонизация вредителями [5, 28].

Возраст ельников непосредственно связан с их восприимчивостью к атакам короеда. В основном подвергаются нападению деревья, находящиеся на южных склонах и освещенные солнцем, особенно после резкого повышения уровня солнечной радиации [24, 38]. Кроме того, была обнаружена предрасположенность к нападению особей старше 70 лет [6, 35, 36]. Проведено несколько анализов с целью оценки факторов, влияющих на восприимчивость деревьев к *I. typographus*. Регрессионный анализ показывает, что питательные вещества почвы, такие как азот, фосфор и магний, оказывают существенное влияние на нападения *I. typographus* [34].

Отмирание зараженного дерева является результатом не только нападения *I. typographus*, но и деятельности связанных с жуками грибов, таких как виды *Ophiostoma* и *Ceratocystis* [48]. В основном они обитают на переднеспинке и надкрыльях короеда. Было доказано, что ряд видов грибов связан с *I. typographus* [44, 47]. Обнаружено: среди различных видов короедов *I. typographus* несут больше патогенных грибов в сравнении с другими [43]. Атакованные деревья погибают быстрее, чем это произошло бы, если бы они питались исключительно флээмидлингом из-за кормления личинок. Грибы могут сушить ткани и вызывать аспирацию трахеиды или закупорку сосудов [44].

*Управление I. typographus.* Целью борьбы с короедами является минимизация атак на живые деревья. Наиболее часто применяемые меры: санитарная рубка зараженных деревьев и установка феромонных ловушек.

*Феромонные ловушки.* Ключевым компонентом феромонных приманок является цис-вербенол. Количество жуков-короедов, пойманных в ловушки с феромонами, очень сильно зависит от условий окружающей среды и местных условий, таких как температура, солнечное облучение и конкуренция со стороны близлежащих восприимчивых к вредителю деревьев. Например, было обнаружено, что приманки, установленные южнее, захватывают в 4 раза больше *I. typographus* по сравнению с расположенными севернее. Ежегодные уловы могут быть соотнесены с температурами мая и июня предыдущего года. Большинство авторов ставят под сомнение эффективность приманок с феромонами в качестве меры сокращения популяций короедов. Было подсчитано, что с высокой плотностью попадает в ловушку только до 10 %. В одном исследовании описано: 24 ловушки/га поймали лишь примерно 3 % *I. typographus* [16].

Л. Вихманн и Х. Равн [54] не обнаружили зависимости между числом попавших в ловушки короедов и плотностью атаки деревьев, вокруг которых были расположены приманки. Эти результаты отличаются от полученных ранее. Значительные уловы не обязательно коррелируют с высокими уровнями заражения, но низкие уловы обычно означают, что ущерб будет небольшим [53]. Приманки чаще используются для предотвращения нападений на живые деревья, чем для уменьшения популяций *I. typographus*. Этот подход рассматривается как разумная мера защиты [24], хотя требует значительных усилий [25]. По сообщению польских ученых [24], фронт заражения зашел в тупик через год, когда использовался двухрядный барьер из ловушек с феромонами. В Бельгии все еще применяются живые ловушки, заполненные феромонами и обработанные инсектицидами. Этот вид устройств привлекал в 30 раз больше жуков,

чем распространенная Theyson, особенно когда приманка была защищена от солнца [25]. Широкое применение ловушек, количество которых зависит от атакованных в предыдущем году деревьев, защищает от непредвиденных ситуаций.

*Дальнейшие техники.* Для защиты древесины в основном используются обычные химические инсектициды. Их применение варьируется в зависимости от законодательства разных стран. Сообщается, что системные химические вещества защищают отдельные восприимчивые к *I. typographus* деревья [33].

*Управляемые леса и лесные заповедники.* Неуправляемые хвойные леса не обязательно имеют более высокую популяцию *I. typographus*. В ходе шведского исследования [39] выявлена такая же плотность короеда, или даже ниже, чем в окружающих управляемых лесах. Однако после ураганов и пожаров количество *I. typographus* в неуправляемых лесах выросло до эпидемического уровня [39]. Большие заражения представляют угрозу для соседних насаждений на расстоянии до 500 м [41, 42]. Интенсивно управляемые естественные насаждения, прилегающие к лесным заповедникам, имеют повышенный риск заражения короедами [42]. Когда негативное воздействие погодных условий вызывает вспышку *I. typographus* в заповеднике, то он, скорее всего, также ослабляет соседние древостои. Получается, эти насаждения более восприимчивы к нападению и, вероятно, также способствовали развитию локальных популяций *I. typographus*.

В некоторых случаях (например, в национальном парке «Баварский лес» и в верхних Татрах) вокруг заповедников были созданы фитосанитарные защитные участки с градациями *I. typographus*. Контроль за жуками в этих буферных зонах оказался трудоемким из-за размера территории и продолжительных нападений короеда. На практике такие зоны между 100 и 1500 м от очага заражения [23] доказали свою эффективность и предотвратили значительные атаки в смежных управляемых лесах. Устойчивая стратегия снижения риска нападения *I. typographus* в хвойных лесах, за которыми осуществляются уходы, в долгосрочной перспективе заключается в сокращении доли ели и формировании неоднородных насаждений.

*Оценка риска.* С точки зрения управления лесным хозяйством, крайне важно оценить риск нападения *I. typographus*. Для этой цели были использованы различные подходы, включая анализ геопространственных данных и регрессионный анализ [26, 14, 23]. Ловушки с феромонами не являются надежным средством оценки риска, как и физиологические критерии на уровне одного дерева (состояние воды, питательные вещества, смола).

*Обсуждения и заключение.* Короед *I. typographus*, колонизируя ослабленные, слабые или мертвые деревья и таким образом начиная разложение коры и древесины, является неотъемлемым компонентом любой лесной экосистемы. Он использует недолговечные ресурсы и быстро размножается до чрезвычайно высоких чисел, например, после ветров. Когда ветровал слишком сухой для размножения, большие популяции вынуждены заражать живые и жизненно важные ели. В таких эпидемических ситуациях *I. typographus* может представлять серьезную угрозу для лесов, богатых елью, особенно для насаждений, произрастающих за пределами своего естественного ареала.

Большинство биологических характеристик *I. typographus* хорошо известны, за исключением таких, как поведение при зимовке. Несмотря на наличие у ученых этих знаний, динамика численности *I. typographus* далеко не до конца понятна и даже непредсказуема, что в значительной степени связано с неопределенностью погодных условий и природных явлений, таких как штормы, тайфуны или засуха. Сильные ветра в хвойных лесах почти неизбежно приводят к последующим вспышкам *I. typographus*. Популяции сначала развиваются в упавшей древесине, а затем жуки нападают на живые деревья вдоль соседних границ древостоев и в других местах.

Популяции *I. typographus* могут накапливаться не только в ветровалах, но и локально в пределах древостоя. Дальнейшее течение вспышки зависит от регулирующего воздействия естественных факторов и санитарных мер, а также от восприимчивости к вредителям оставшихся деревьев. Это, в свою очередь, зависит от погоды, поскольку засуха или ветер являются дополнительным стрессом для деревьев. В «нормальных» условиях вспышка обычно длится от трех до шести лет. В региональном масштабе пространственное развитие заражений может быть изучено с помощью анализа геопространственных данных и методов множественной регрессии в целях установления потенциальных корреляций между климатическими, специфическими, фитосанитарными факторами и динамикой заражения. Эти методы предоставляют ценные инструменты для оценки рисков, выявляя наиболее значимые движущие факторы, стоящие за вспышками. Представляется возможным контролировать некоторые из них с помощью управления лесами.

Существуют различные стратегии для минимизации потерь ели из-за нападения *I. typographus*. Применение феромонов и других полухимикатов считается одним из нескольких компонентов в интегрированном контроле. Феромонные ловушки могут быть полезны для защиты восприимчивых границ насаждений и для мониторинга. «Чистое управление» является самой старой и при этом наиболее эффективной стратегией. Во многих случаях ее действенность зависит от имеющихся ресурсов. По-прежнему необходимо разработать методы определения наименьшей единицы площади, которая позволит осуществлять качественный контроль и минимальные меры для обеспечения выполнения лесом своих функций.

В долгосрочной перспективе наиболее надежная и экологически обоснованная стратегия сдерживания вспышек *I. typographus* будет включать управление средой обитания, т. е. адаптацию к лесоводству. Ключевой вопрос – как уменьшить восприимчивость лесов и отдельных деревьев к короеду. Одним из способов является преобразование однородных еловых насаждений в более разнообразные экосистемы. Леса с неоднородным составом, возрастной структурой и наземной растительностью имеют различную физиологию и более устойчивы к атакам *I. typographus*.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Кобельков М.Е. Причины распространения очагов стволовых вредителей и меры по стабилизации санитарного и лесопатологического состояния лесов Московской области // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короеда-типографа. Пушкино, 2001. С. 13–14.



Kobel'kov M.E. Reasons for the Distribution of Foci of Stem Pests and Measures for Stabilization of Sanitary and Forest Pathological Condition of Forests in the Moscow Region. *Comprehensive Protection Measures for Spruce Forests in the European Part of Russia to suppress the Outbreak of Mass Reproduction of the Bark Beetle*. Pushkino, 2001, pp. 13–14.

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

Kobel'kov M.E. The Problem of Protecting Spruce Forests from the Bark Beetle in the Moscow Region. *Lesnoye khozyaystvo*, 2003, no. 1, p. 33.

3. Лебедева К.В., Вендило Н.В., Плетнев В.А. Феромоны в защите лесов от вредителей // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короёда-типографа. Пушкино, 2001. С. 30–35.

Lebedeva K.V., Vendilo N.V., Pletnev V.A. Pheromones in Protection of Forests from Pests. *Comprehensive Protection Measures for Spruce Forests in the European Part of Russia to Suppress the Outbreak of Mass Reproduction of the Bark Beetle*. Pushkino, 2001, pp. 30–35.

4. Марченко Я.И. Феромонизация энтомониторинга в лесах Беларуси: результаты и их оценка // Леса Беларуси и их рациональное использование. Минск: БГТУ, 2000. С. 216–218.

Marchenko Ya.I. Pheromonization of Entomonitoring in the Forests of Belarus: Results and Their Assessment. *Forests of Belarus and Their Rational Use*. Minsk, BSTU Publ., 2000, pp. 216–218.

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

Maslov A.D. A New Wave of Mass Reproduction of the Bark Beetle in Spruce Forests of Eastern Europe. *Lesnoye khozyaystvo*, 2003, no. 1, pp. 30–31.

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

Maslov A.D. *Influence of Temperature and Humidity on Forest Stem Pests*. Pushkino, VNIILM Publ., 2008. 26 p.

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

Skugrav V. Outbreaks of Mass Reproduction of the Bark Beetle in Europe in the Second Half of the XX Century. *Lesnoye khozyaystvo*, 2004, no. 2, pp. 48–58.

8. Anderbrant O., Schlyter F. Causes and Effects of Individual Quality in Bark Beetles. *Ecography*, 1989, vol. 12, iss. 4, pp. 488–493. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1989.tb00926.x>

9. Aukema B.H., Dahlsten D.L., Raffa K.F. Exploiting Behavioral Disparities among Predators and Prey to Selectively Remove Pests: Maximizing the Ratio of Bark Beetles to Predators Removed during Semiochemically Based Trap-out. *Environmental Entomology*, 2000, vol. 29, iss. 3, pp. 651–660.

10. Byers J.A. Effects of Attraction Radius and Flight Paths on Catch of Scolytid Beetles Dispersing Outward through Rings of Pheromone Traps. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, vol. 25, iss. 5, pp. 985–1005. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020869422943>

11. Byers J.A. Wind-Aided Dispersal of Simulated Bark Beetles Flying through Forests. *Ecological Modelling*, 2000, vol. 125, iss. 2-3, pp. 231–243. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00187-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00187-8)

12. Byers J.A. Chemical Ecology of Bark Beetles in a Complex Olfactory Landscape. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Ed. by F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H.F. Evans. Dordrecht, Springer, 2004, pp. 89–134. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8_8)

13. Cochard H., Hölltä T., Herbette S., Delzon S., Mencuccini M. New Insights into the Mechanisms of Water-Stress-Induced Cavitation in Conifers. *Plant Physiology*, 2009, vol. 151, iss. 2, pp. 949–954. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.109.138305>

14. Coops N.C., Waring R.H., Wulder M.A., White J.C. Prediction and Assessment of Bark Beetle-Induced Mortality of Lodgepole Pine Using Estimates of Stand Vigor Derived from Remotely Sensed Data. *Remote Sensing of Environment*, 2009, vol. 113, iss. 5, pp. 1058–1066. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.01.013>
15. Delplace D. *Etude de méthodes de détection de foyers de scolytes (Coleoptera, Curculionidae) dans l'est de la France. Comparaison de techniques d'inventaires au sol, de surveillance aéroportée et de télédétection aérienne et satellitaire*. Thèse. Belgique, Université Libre de Bruxelles, 2008. 150 p.
16. Erbilgin N., Krokene P., Kvamme T., Christiansen E. A Host Monoterpene Influences *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) Responses to Its Aggregation Pheromone. *Agricultural and Forest Entomology*, 2007, vol. 9, iss. 2, pp. 135–140. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00329.x>
17. Erbilgin N., Powell J.S., Raffa K.F. Effect of Varying Monoterpene Concentrations on the Response of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae) to Its Aggregation Pheromone: Implications for Pest Management and Ecology of Bark Beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, vol. 5, iss. 4, pp. 269–274. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00186.x>
18. Faccoli M. Effect of Weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) Phenology, Voltinism, and Associated Spruce Mortality in the Southeastern Alps. *Environmental Entomology*, 2009, vol. 38, iss. 2, pp. 307–316. DOI: <https://doi.org/10.1603/022.038.0202>
19. Faccoli M., Bernardinelli I. Breeding Performance of the Second Generation in Some Bivoltine Populations of *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) in the South-Eastern Alps. *Journal of Pest Science*, 2011, vol. 84, iss. 1, pp. 15–23. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10340-010-0320-7>
20. Fleischer P. Jr., Fleischer P., Ferenčík J., Hlaváč P., Kozánek M. Elevated Bark Temperature in Unremoved Stumps after Disturbances Facilitates Multi-Voltinism in *Ips typographus* Population in a Mountainous Forest. *Lesnícky časopis Forestry Journal*, 2016, vol. 62, pp. 15–22. DOI: <https://doi.org/10.1515/forj-2016-0002>
21. Forsse E. Flight Propensity and Diapause Incidence in Five Populations of the Bark Beetle *Ips typographus* in Scandinavia. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1991, vol. 61, iss. 1, pp. 53–57. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1991.tb02395.x>
22. Gaylord M.L., Hofstetter R.W., Kolb T.E., Wagner M.R. Limited Response of Ponderosa Pine Bole Defenses to Wounding and Fungi. *Tree Physiology*, 2011, vol. 31, iss. 4, pp. 428–437. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr025>
23. Havašová M., Bucha T., Ferenčík J., Jakuš R. Applicability of a Vegetation Indices-Based Method to Map Bark Beetle Outbreaks in the High Tatra Mountains. *Annals of Forest Research*, 2015, vol. 58, iss. 2, pp. 295–310. DOI: <https://doi.org/10.15287/afr.2015.388>
24. Jakuš R. Bark Beetle (Coleoptera, Scolytidae) Outbreak and System of IPM Measures in an Area Affected by Intensive Forest Decline Connected with Honey Fungus (*Armillaria* sp.). *Anzeiger für Schädlingskunde*, 2002, vol. 74, iss. 2, pp. 46–51. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1493-0280.2001.01008.x>
25. Jakuš R., Blaženc M. Influence of Proportion of (4S)-*cis*-verbenol in Pheromone Bait on *Ips typographus* (Col., Scolytidae) Catch in Pheromone Trap Barrier and in Single Traps. *Journal of Applied Entomology*, 2003, vol. 126, iss. 6, pp. 306–311. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00659.x>
26. Jakuš R., Grodzki W., Ježík M., Jachym M. Definition of Spatial Patterns of Bark Beetle *Ips typographus* (L.) Outbreak Spreading in Tatra Mountains (Central Europe), Using GIS. *Proceedings: Ecology, Survey and Management of Forest Insects*. Ed. by M.L. McManus, A.M. Liebhold. Delaware, USDA Forest Service, 2003, pp. 25–43.
27. Komonen A., Schroeder M.L., Weslien J. *Ips typographus* Population Development after a Severe Storm in a Nature Reserve in Southern Sweden. *Journal of Applied Entomology*, 2011, vol. 135, iss. 1-2, pp. 132–141. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01520.x>

28. Lieutier F. Mechanisms of Resistance in Conifers and Bark Beetle Attack Strategies. *Mechanisms and Deployment of Resistance in Trees to Insects*. Ed. by M.R. Wagner, K.M. Clancy, F. Lieutier, T.D. Paine. Dordrecht, Springer, 2002, pp. 31–77. DOI: [https://doi.org/10.1007/0-306-47596-0\\_2](https://doi.org/10.1007/0-306-47596-0_2)

29. Matthews B., Netherer S., Katzensteiner K., Pennerstorfer J., Blackwell E., Henschke P., Hietz P., Rosner S., Jansson P.-E., Schume H., Schopf A. Transpiration Deficits Increase Host Susceptibility to Bark Beetle Attack: Experimental Observations and Practical Outcomes for *Ips typographus* Hazard Assessment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, vol. 263, pp. 69–89. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.08.004>

30. Mezei P., Grodzki W., Blaženec M., Jakuš R. Factors Influencing the Wind-Bark Beetles' Disturbance System in the Course of an *Ips typographus* Outbreak in the Tatra Mountains. *Forest Ecology and Management*, 2014, vol. 312, pp. 67–77. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.020>

31. Modlinger R., Novotný P. Quantification of Time Delay between Damages Caused by Windstorms and by *Ips typographus*. *Lesnícky časopis Forestry Journal*, 2015, vol. 61(4), pp. 221–231. DOI: <https://doi.org/10.1515/forj-2015-0030>

32. Nikolov C., Konôpka B., Kajba M., Galko J., Kunca A., Janský L. Post-Disaster Forest Management and Bark Beetle Outbreak in Tatra National Park, Slovakia. *Mountain Research and Development*, 2014, vol. 34(4), pp. 326–335. DOI: <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00017.1>

33. Pape J. Umweltschonendes Abschöpfen von Borkenka fern in der DDR. *Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge*, 1990, vol. 46, pp. 324–361.

34. Raffa K.F. Terpenes Tell Different Tales at Different Scales: Glimpses into the Chemical Ecology of Conifer – Bark Beetle – Microbial Interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, vol. 40, iss. 1, pp. 1–20. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0368-y>

35. Raffa K.F., Andersson M.N., Schlyter F. Chapter One – Host Selection by Bark Beetles: Playing the Odds in a High-Stakes Game. *Advances in Insect Physiology*. Ed. by T. Claus, J.B. Gary. Academic Press, 2016, vol. 50, pp. 1–74. DOI: <https://doi.org/10.1016/bs.aiip.2016.02.001>

36. Raffa K.F., Aukema B.H., Bentz B.J., Carroll A.L., Hicke J.A., Turner M.G., Romme W.H. Cross-Scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification: The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *BioScience*, 2008, vol. 58, iss. 6, pp. 501–517. DOI: <https://doi.org/10.1641/B580607>

37. Regnander W.J. The Influence of Natural Enemies on Brood Production in *Ips typographus* (Col.: Scolytidae) with Special Reference to Egg-Laying and Predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). *Entomophaga*, 1992, vol. 37, pp. 333–342.

38. Schindler U., Durner W., von Unold G., Müller L. Evaporation Method for Measuring Unsaturated Hydraulic Properties of Soils: Extending the Measurement Range. *Soil Science Society of America Journal*, 2010, vol. 74, iss. 4, pp. 1071–1083. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0358>

39. Schlyter F., Lundgren U. Distribution of a Bark Beetle and Its Predator within and outside Old Growth Forest Reserves: No Increase of Hazard Near Reserves. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1993, vol. 8, iss. 1-4, pp. 246–256. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827589309382774>

40. Schopf R., Köhler U. Untersuchungen zur Populationsdynamik der Fichtenborckenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. *25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald*. Neuschonau, Nationalpark Bayerischer Wald, 1999. pp. 88–111. Available at: [https://www.nationalpark-bayerischer-wald.bayern.de/ueber\\_uns/geschichte/doc/25\\_jahre\\_auf\\_dem\\_weg\\_zum\\_naturwald.pdf](https://www.nationalpark-bayerischer-wald.bayern.de/ueber_uns/geschichte/doc/25_jahre_auf_dem_weg_zum_naturwald.pdf) (accessed 14.01.20).

41. Schröter H. Ausbreitung des Borkenkäferbefalls in Bannwäldern Baden-Württembergs. *Forstschutzprobleme in Nationalparks und Naturschutzgebieten*. Ed. by A. Wulf, K.H. Berendes. Berlin, Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, 1999, H. 362, pp. 63–79.
42. Schröter H., Becher T., Delb H., Gehrke A., Metzler B. Waldschutzsituation 2001/2002 in Baden-Württemberg. *Allgemeine Forstzeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge*, 2002, B. 57, S. 330–332.
43. Sopow S.L., Bader M.K.-F., Brockerhoff E.G. Bark Beetles Attacking Conifer Seedlings: Picking on the Weakest or Feasting upon the Fittest? *Journal of Applied Ecology*, 2015, vol. 52, iss. 1, pp. 220–227. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12368>
44. Stadelmann G., Bugmann H., Wermelinger B., Meier F., Bigler C. A Predictive Framework to Assess Spatio-Temporal Variability of Infestations by the European Spruce Bark Beetle. *Ecography*, 2013, vol. 36, iss. 11, pp. 1208–1217. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00177.x>
45. Stenseth N.C., Kirkendall L.R. Population Dynamics of Bark Beetles, with Special Reference to *Ips typographus*: Introduction. *Ecography*, 1989, vol. 12, iss. 4, pp. 382–383. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1989.tb00912.x>
46. Sullivan B.T., Pettersson E.M., Seltmann K.C., Berisford C.W. Attraction of the Bark Beetle Parasitoid *Roptrocercus xylophagorum* (Hymenoptera: Pteromalidae) to Host-Associated Olfactory Cues. *Environmental Entomology*, 2000, vol. 29, no. 6, pp. 1136–1151.
47. Temperli C., Bugmann H., Elkin C. Cross-Scale Interactions among Bark Beetles, Climate Change, and Wind Disturbances: A Landscape Modeling Approach. *Ecological Monographs*, 2013, vol. 83, iss. 3, pp. 383–402. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-1503.1>
48. Thom D., Seidl R. Natural Disturbance Impacts on Ecosystem Services and Biodiversity in Temperate and Boreal Forests. *Biological Reviews*, 2016, vol. 91, iss. 3, pp. 760–781. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12193>
49. Wermelinger B. Development and Distribution of Predators and Parasitoids during Two Consecutive Years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) Infestation. *Journal of Applied Entomology*, 2002, vol. 126, iss. 10, pp. 521–527. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00707.x>
50. Wermelinger B. Ecology and Management of the Spruce Bark Beetle *Ips typographus* – a Review of Recent Research. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 202, iss. 1-3, pp. 67–82. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>
51. Wermelinger B., Seifert M. Temperature-Dependent Reproduction of the Spruce Bark Beetle *Ips typographus*, and Analysis of the Potential Population Growth. *Ecological Entomology*, 1999, vol. 24, iss. 1, pp. 103–110. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x>
52. Weslien J. Interactions within and between Species at Different Densities of the Bark Beetle *Ips typographus* and Its Predator *Thanasimus formicarius*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1994, vol. 71, iss. 2, pp. 133–143. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1994.tb01779.x>
53. Weslien J., Schroeder L.M. Population Levels of Bark Beetles and Associated Insects in Managed and Unmanaged Spruce Stands. *Forest Ecology and Management*, 1999, vol. 115, iss. 2-3, pp. 267–275. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00405-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00405-8)
54. Wichmann L., Ravn H.P. The Spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) Attacks Following Heavy Windthrow in Denmark, Analysed Using GIS. *Forest Ecology and Management*, 2001, vol. 148, iss. 1-3, pp. 31–39. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00477-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00477-1)
55. Zumr V. Dispersal of the Spruce Bark Beetle *Ips typographus* (L.) in Spruce Woods. *Journal of Applied Entomology*, 1992, vol. 114, iss. 1-5, pp. 348–322. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1992.tb01138.x>

**PROTECTION OF SPRUCE FORESTS FROM OUTBREAKS OF *Ips typographus* (REVIEW)**

**Nana R. Pirtskhalava-Karpova**<sup>1</sup>, Engineer; ResearcherID: [AAB-1262-2020](https://orcid.org/0000-0002-9527-4631),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9527-4631>

**Aleksandr A. Karpov**<sup>1</sup>, Deputy Director for Territory Protection and Environmental Safety;

ResearcherID: [H-1915-2019](https://orcid.org/0000-0002-9087-8399), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9087-8399>

**Evgeniy E. Kozlovski**<sup>1</sup>, Deputy Director for Scientific Work; ResearcherID: [AAB-1558-2020](https://orcid.org/0000-0003-4785-898X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4785-898X>

**Mikhail Yu. Grishchenko**<sup>1,2,3</sup>, Candidate of Geography, Senior Research Scientist, Engineer, Assoc. Prof.; ResearcherID: [L-9961-2015](https://orcid.org/0000-0003-3223-7697), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3223-7697>

<sup>1</sup>State Nature Reserve Kurilskiy, ul. Zarechnaya, 5, pgt Yuzhno-Kurilsk, Sakhalin Region, 694500, Russian Federation; e-mail: [heynanabl@gmail.com](mailto:heynanabl@gmail.com), [kurilskiy@mail.ru](mailto:kurilskiy@mail.ru), [lesnoy.monitoring@gmail.com](mailto:lesnoy.monitoring@gmail.com)

<sup>2</sup>Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991, Russian Federation; e-mail: [m.gri@geogr.msu.ru](mailto:m.gri@geogr.msu.ru)

<sup>3</sup>National Research University Higher School of Economics, Pokrovskiy b-r, 11, Moscow, 109028, Russian Federation

**Abstract.** Outbreaks of *Ips typographus* (L.) caused by catastrophic natural phenomena in Central Europe, Siberia and the Far East have been the subject of numerous scientific studies. Molecular methods were used to analyze the relationships and origin of *Ips* species. The review article shows in detail the biological characteristics of *I. typographus*, such as the effect of temperature on vital parameters and flight behavior. It was found that the spruce bark beetle disperses within 500 m. However, new attacks occur in the immediate vicinity of the old foci. The susceptibility and protection mechanisms of trees are critical to a successful bark beetle attack. The newly attacked trees react with preformed resin, reactions to wounds, and, ultimately, systemic changes in physiology. The risk assessment in the studies was carried out both at the tree level and at the forest level as a whole. The risk of an attack of *I. typographus* is associated with the growth of the forest in a particular area, age, the flow of nutrients and water to the tree. The dynamics of outbreaks, to a large extent, depend on the abundance of *I. typographus*, susceptibility of trees, weather conditions and phytosanitary measures. Bark beetle *I. typographus* is an integral component of any forest ecosystem. It colonizes weakened, weak or dead trees, and thus begins the decomposition of bark and wood. This pest is able to use short-lived resources and quickly multiply to extremely large numbers, for example, after winds. In such epidemic situations, *I. typographus* can pose a serious threat to spruce-rich forests, especially for stands planted outside their optimal range. The spatial development of *I. typographus* infections can be analyzed using GIS and multiple regression methods to investigate potential correlations between climatic, specific and phytosanitary factors and infection dynamics. Also, the article discusses various methods of forest control and emphasizes the need for more sophisticated risk assessment tools.

**For citation:** Pirtskhalava-Karpova N.R., Karpov A.A., Kozlovski E.E., Grishchenko M.Yu. Protection of Spruce Forests from Outbreaks of *Ips typographus* (Review). *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2021, no. 4, pp. 55–67. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-4-55-67

**Keywords:** *Ips typographus*, forest ecosystem, ecology, forest management, spruce forests.