

ПОСТПИРОГЕННАЯ ДИНАМИКА КСИЛОФИЛЬНОГО ЭНТОМОКОМПЛЕКСА В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Ю.П. Демаков

Приведены результаты длительных и разносторонних наблюдений за динамикой состояния комплекса ксилофильных насекомых в сосновых лесах Марийского Полесья, поврежденных пожарами в 1972 году. Показано, что постпирогенная реабилитация состояния древостоев представляла собой сложный и длительный процесс, происходящий поэтапно. Быстрее всего стабилизировалась в насаждениях величина древесного отпада и несколько медленнее изменялся у деревьев внешний вид крон, который восстановился полностью лишь спустя 15 лет после пожара. Величина послепожарного отпада деревьев зависит в основном от двух параметров: размера деревьев и силы пожара, косвенным показателем которой является высота нагара на стволах. На основе этих параметров разработана математическая модель, позволяющая достаточно уверенно прогнозировать интенсивность процесса распада древостоев и величину кормовой базы стволовых вредителей.

Установлено, что в первичном разрушении тканей поврежденных огнем деревьев сосны участвовало порядка 30 видов насекомых-ксилофагов, однако наиболее массовыми за все время развития очага явились лишь 9 видов. Наибольшее разнообразие видового состава насекомых отмечено в первые годы после пожара, чему способствовало обилие кормового субстрата и его разнокачественность. Наиболее быстро и полно кормовую базу осваивали два вида насекомых: большой сосновый лубоед (*Tomicus piniperda* L.) и черный сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis* Ol.). Медленнее всего наращивал численность шестизубчатый короед (*Ips sexdentatus* Boern.), достигнув максимальной отметки по заселенности деревьев только на пятый год после пожара. По структуре ксилофильного энтомокомплекса первую фазу очага можно назвать усачевой, вторую – лубоедно-усачевой, третью – короедно-лубоедной. В целом же очаг развивался по усачевому типу, что является свидетельством пассивной роли стволовых насекомых на гарях 1972 года в сосняках Марийского Полесья, условия для развития которых были здесь неблагоприятными.

Сделан вывод о том, что управляющим звеном в лесных экосистемах является древостой, объединенный с остальными биотическими компонентами петлями обратной связи. Рост численности насекомых-ксилофагов возможен лишь при наличии определенного числа пригодных для заселения деревьев. Их недостаток или отсутствие автоматически приводит к увеличению плотности поселения стволовых насекомых на кормовых объектах и возрастанию смертности их потомства от резинозиса, деятельности энтомофагов и конкурентов. При ведении лесозащитного мониторинга следует оценивать в первую очередь не состояние популяций насекомых-ксилофагов, а состояние популяций древесных растений. Это положение должно быть положено в основу прогноза.

Лесные пожары в России и других странах мира - явление довольно распространенное, оказывающее многогранное влияние на лесные экосистемы и во многом определяющее их эволюцию [9, 45, 53, 60, 79, 87, 89]. Пожары до такой степени присущи многим лесам, что все они, особенно сибирская тайга, представляют собой, по сути, сплошную гарь, находящуюся в разных стадиях восстановительной сукцессии [76]. После пожаров в хвойных лесах, особенно сосновых, обычно возникают очаги массового размножения насекомых-ксилофагов, многократно увеличивающих в ряде случаев масштабы негативных последствий [13, 14, 57, 60, 83]. Сосняки зеленомошниковые I класса бонитета после пожаров постепенно превращаются в сосняки брусничниковые II-III классов бонитета, а в последствие, в зависимости от частоты пожаров, - в сосняки вересковые III-IV классов бонитета и, наконец, - в вересковые пустоши [21]. Уменьшить возможный хозяйственный ущерб от негативного воздействия пожаров можно путем принятия своевременных и правильных управленческих решений, основанных на знаниях закономерностей протекания поспирогенной реабилитации состояния лесных экосистем и их количественного выражения в форме математических моделей.

Состояние вопроса

Одним из весьма распространенных как в обыденной жизни, так и в научной работе приемов отображения человеком реальной действительности являются аналогии. По сути, всё познание мира человеком строится на аналогиях, т.е. путем сопоставления одних объектов, явлений и событий с другими, уже встречавшимися в жизни исследователя и хорошо изученными. Попытаемся на примере анализа закономерностей динамики ксилофильного энтомокомплекса в сосняках Марийского Полесья, поврежденных в 1972 году пожаром, который можно считать аналогией других лесных пожаров, извлечь полезные выводы.

Изучение последствий лесных пожаров издавна привлекало внимание исследователей. К настоящему времени накоплен огромный материал, характеризующий влияние пожаров на состояние древостоев и комплекса стволовых вредителей. Установлено, что величина послепожарного отпада и постпирогенная реабилитация состояния древостоя определяются сочетанием многих факторов. Первостепенное значение в этом процессе имеет вид и интенсивность пожара, который зависит от текущих метеорологических условий, запаса горючих материалов, типа леса и состава древостоя [9, 43, 60, 77]. Немаловажное значение оказывает также возраст, полнота и исходная жизнеспособность древостоя,

состояние популяций фитопатогенных организмов и время прохождения пожара относительно вегетационного периода [13, 14, 57, 75, 83]. Наиболее чувствительны к огню сосновые молодняки, погибающие полностью даже при беглых низовых пожарах. Очаги массового размножения стволовых вредителей в данных биотопах практически не возникают. На состояние жизнеспособности сосновых древостоев старше 30...40 лет беглые низовые пожары сколько-нибудь серьезно не отражаются – от воздействия огня в них погибают наиболее ослабленные и отстающие в росте деревья. Наибольшей огнестойкостью отличаются спелые высокобонитетные древостои. В перестойном возрасте устойчивость деревьев к пожару, в связи с их одряхлением, снижается. Торфяные, верховые и низовые пожары высокой интенсивности приводят к полному распаду древостоев, происходящему в большинстве случаев без активного участия стволовых вредителей, не находящихся здесь благоприятных условий для массового размножения. Некоторый хозяйственный ущерб в данных биотопах причиняет иногда черный сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis* Ol.), заселяющий в первый послепожарный год наиболее крупные деревья. Сильное и продолжительное воздействие на древостои оказывают подстилочно-гумусовые пожары, приводящие к значительным повреждениям корневых лап и корневой шейки деревьев, а также низовые пожары средней силы, вызывающие ожог их крон потоками горячих газов. Послепожарный отпад деревьев в этих биотопах варьирует в очень больших пределах (от 20 до 80%). Наиболее благоприятные условия для возникновения очагов массового размножения стволовых вредителей создаются в высокополнотных перестойных мезотопных сосняках, поврежденных этими видами пожаров.

Процесс постпирогенной реабилитации состояния сосновых древостоев, как показывает анализ литературы [9, 11, 14, 17, 57, 60, 75, 77, 83], имеет длительность от 2 до 7 лет. После пожаров слабой интенсивности нормальная жизнедеятельность деревьев восстанавливается уже через 2–3 года. В средне поврежденных сосняках северной подзоны тайги этот процесс завершается за 5 лет. В сильно же поврежденных древостоях его продолжительность увеличивается до 7 лет.

Одними из первых наблюдения за развитием очагов стволовых вредителей на гарях в средней полосе России начали проводить А.И. Стратонович и В.Н. Старк, а в лесах Сибири – С.С. Прозоров, которые опубликовали весьма обстоятельные материалы [75, 83, 84]. Целая серия работ посвящена исследованию данного явления на гарях 1972 года Московской, Владимирской и Горьковской (Нижегородской) областей, а также Республики Марий Эл [1, 2, 15-18, 23, 24, 27, 28, 37, 38, 56, 58, 66,

67, 69]. Имеются также современные данные по Башкирии [54, 68], Сибири и Дальнему Востоку [3, 55, 90].

Анализ имеющихся публикаций показывает, что весенние и ранне-летние гари начинают заселяться стволовыми вредителями летней подгруппы в июле-августе того же года, позднелетние и осенние - с весны следующего года.

Очаги стволовых вредителей в процессе своего развития проходят обычно три фазы: нарастания численности, кульминации вспышки, или максимума численности, и кризиса, или затухания очага [14, 55, 57, 83]. Небольшие по площади гари, особенно в условиях повышенной численности стволовых вредителей в окружающих насаждениях (наличие захламленных вырубок, хронических очагов заражения корневой губкой, серянкой и т.п.), интенсивно заселяются насекомыми уже в первые 1-2 года после пожара; начальная фаза очага отсутствует, а вся вспышка продолжается не более 3-4 лет. Развитие же очагов насекомых на больших гарях значительно затягивается, и кризис наступает на третий-четвертый, а иногда и на пятый год.

На первой фазе стволовые вредители мигрируют из окружающих древостоев, где они всегда существуют на единичных усыхающих деревьях, ветровале и буреломе, в нарушенный участок леса, богатый кормовыми ресурсами. Хорошей иллюстрацией иммиграции насекомых являются данные С.С. Прозорова [75] по изменению интенсивности «стрижки» крон деревьев сосны лубоедами на разном удалении от гари (рис. 1). В результате на гари формируется очаг повышенной плотности ксилофагов, зависящий от исходной плотности их популяции в окружающих древостоях. Никаких самостоятельных популяций, о которых часто упоминается в источниках, при этом не возникает, а наблюдается лишь процесс перераспределения численности ксилофагов на огромных территориях, зависящий от наличия доступной для освоения пищи на конкретном участке леса. Наибольшая численность стволовых вредителей в расчете на одно заселенное дерево отмечается на небольших по площади гарях. На крупных гарях ксилофаги осваивают деревья менее интенсивно, заселяя только наиболее благоприятные кормовые объекты, оптимальные для выживания потомства. Гибель потомства от хищников и паразитов незначительна, так как численность естественных врагов стволовых вредителей невысока. В результате этого происходит быстрое, по существу скачкообразное, увеличение численности ксилофагов за 1-2 года.

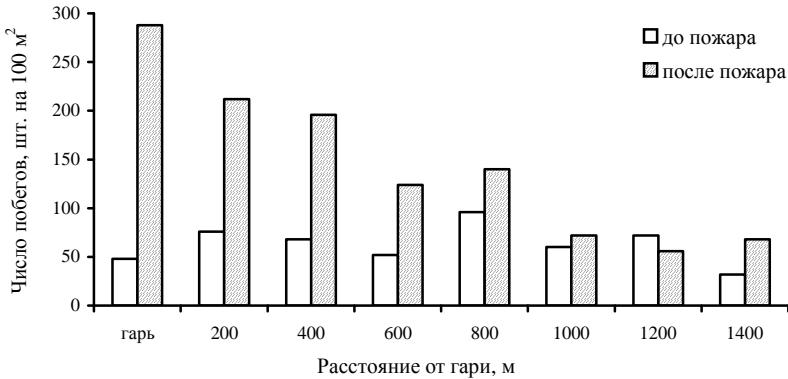


Рис. 1. Изменение числа побегов, «постриженных» сосновыми лубоедами на разном удалении от поврежденного пожаром соснового древостоя: по [75].

На второй фазе в поврежденных древостоях вследствие массового размножения стволовых вредителей и начинающегося сокращения кормовой базы формируется очаг избыточной плотности. Ксилофаги начинают осваивать самые различные по степени ослабленности деревья. Деятельность энтомофагов еще не дает существенного эффекта. К концу второй фазы численность вредителей достигает максимума, а доступная кормовая база оказывается в основном исчерпанной.

На третьей фазе очага кормовая база стволовых насекомых минимальна. Пригодных для развития их потомства деревьев недостаточно, и они заселяются ксилофагами с очень высокой плотностью. Резко возрастает смертность личинок от внутривидовой и межвидовой конкуренции. Отмечаются случаи заселения стволовыми вредителями здоровых деревьев. Активизируются энтомофаги, оказывающие хотя и не решающее, но ошутимое отрицательное влияние на численность ксилофагов. Значительная часть вредителей мигрирует в окружающие участки здорового леса, где в связи с этим короткое время может наблюдаться диффузное, групповое и куртинное, редко сплошное усыхание древостоя. Чаще же эти обратные миграции не вызывают заметных отрицательных последствий. В конечном итоге популяция стволовых вредителей снова впадает в депрессивное состояние.

Для гарей характерны самые разнообразные типы отмирания деревьев, но, как правило, преобладают комлевой и одновременный [14, 15, 55], что в значительной степени определяет состав насекомых-ксилофагов, который в сосновых лесах различных географических районов довольно однороден и существенно не отличается от других кате-

горий очагов (типов ослабления древостоя); в отдельных биотопах меняется только соотношение основных видов. На формирование комплексов, как и в других очагах, влияют характер ослабления древостоя, скорость его отмирания и возраст, а также степень освещенности, влажность и другие факторы. Наиболее массовыми видами являются в большинстве случаев сосновые лубоеды *Tomicus piniperda* L. и *T. minor* Hart., полосатый древесинник *Trypodendron lineatum* Ol., усачи *Monochamus galloprovincialis* Ol., *Acanthocnus aedilis* L. и *Rhagium inquisitor* L. Первые два вида, проводя дополнительное питание в кронах, значительно ослабляют жизнедеятельность поврежденных деревьев. В редкостойных борах преобладают синяя сосновая златка *Phaenops cyanea* F., вершинный короед *Ips acuminatus* Gyll., шестизубчатый короед *Ips sexdentatus* Boern. Широко распространены также комлевые усачи *Criocephalus rusticus* L., *Aseum striatum* L. и *Spondylis buprestoides* L. В сосновых жердняках преобладает короед пожарщик *Neotomicus suturalis* Gyll. Изредка встречаются смолевки рода *Pissodes*. Особое место среди стволовых насекомых на гаях Прибайкалья занимает лубоед *Dendroctonus micans* Kug., для которого характерно локальное распространение и выход за пределы поврежденных огнем насаждений. Отмечены также случаи поселения на различных древесных породах не свойственных им видов. Так, по наблюдениям Т.В. Галасьевой [16], на ели поселялся большой сосновый лубоед, а на сосне короеды типограф, двойник и гравер обыкновенный. Поселение двух последних видов отмечено на сосне также в Прибайкалье [3].

Видовой состав насекомых-ксилофагов на гаях не остается постоянным, а изменяется определенным образом по фазам очага [14, 52, 55, 57, 83]. Первой уходит с гари синяя сосновая златка, а дольше удерживает позиции большой сосновый лубоед. Промежуточное положение занимает и малый сосновый лубоед, численность которого резко снижается на третий год после пожара. В целом механизм этого явления детально не проанализирован. Мнения о роли стволовых насекомых в процессе послепожарного отпада довольно противоречивы, но в целом создается такое впечатление, что их воздействие наблюдается преимущественно в расстроенных антропогенными факторами лесах и редкостойных древостоях. В приспевающих древостоях такое воздействие минимально.

Подводя итог обзору литературы, следует отметить, что основные закономерности формирования и развития очагов стволовых вредителей в поврежденных пожарами лесах выявлены и достаточно подробно выражены в вербальной форме. Недостатком большинства работ является

отсутствие четких математических зависимостей и моделей, позволяющих учитывать весь набор воздействующих факторов и уверенно проводить количественный прогноз.

Лесопирологические особенности Марийского Полесья

Территория Республики Марий Эл, которая лежит в пределах Восточно-Европейской равнины, в лесорастительном и пирологическом отношениях, несмотря на свои скромные размеры (23,3 тыс. км²), довольно неоднородна. По форме поверхности территория разделяется на три основные области, резко отличающиеся по высоте и степени расчленения: возвышенную северо-восточную холмистую равнину, центральную песчаную низменность левобережья и область высокого правобережья Волги [10, 42]. Наиболее крупным геоморфологическим районом республики является центральная низменность, или Марийское Полесье, которое простирается вдоль левого берега Волги широкой полосой от 20 до 75 км. Основными ландшафтами Полесья являются дюнно-бугристые и пологоволнистые зандровые равнины, покрытые главным образом сосняками, произрастающими на дерново-подзолистых песчаных почвах, подстилаемых мощной толщей флювиогляциальных и древнеаллювиальных сильно перемытых песчаных отложений [81]. Абсолютные отметки высот не превышают 60...100 м. Широко распространены олиготрофные (верховые) болота, которые в засушливые годы являются очагами распространения лесных пожаров.

Климат Марийского Полесья умеренно-континентальный, характеризующийся сравнительно жарким летом и морозной зимой с устойчивым снежным покровом, толщина которого достигает в лесу 60-80 см [4, 33]. Приход солнечной радиации составляет 350 кДж/(см²·год). С апреля по октябрь приток тепла превышает его потерю, т.е. баланс положительен. Средняя продолжительность теплого периода года (температура воздуха выше 0°C) равна 206 дням, а сумма положительных температур выше 10°C составляет 2200. Продолжительность вегетационного периода составляет 167 дней, а его средняя температура - +14,9°C. Самым теплым месяцем года является июль ($t_{cp} = +18,9^\circ\text{C}$). Абсолютный годовой максимум составляет +38°C.

За год на территории Полесья выпадает в среднем около 500 мм осадков, из которых 360 мм приходится на теплый период (апрель-октябрь). Общее число дней с осадками различной интенсивности за период май-сентябрь колеблется от 75 до 80 (с осадками от 6 до 10 мм отмечается в среднем 9 дней, 11...20 мм - 6, более 20 мм - 2). Самое

большое количество осадков отмечается обычно в июле: до 60...70 мм. По степени увлажнения данный район республики относится к зоне умеренного увлажнения, но характеризуется неустойчивым режимом: отмечаются годы с достаточным, иногда избыточным увлажнением, а иногда засушливые (условия избыточного увлажнения бывают около 5 раз в столетие, а вероятность засушливых лет составляет 30...40%). Гидротермический коэффициент, изменяющийся по годам от 0,3 до 2,7 единиц, составляет в среднем 1,1...1,2.

На территории Полесья в теплый период года преобладают северо-западные, западные и северные ветры, а в холодный - южные, юго-западные и юго-восточные. Нередко на территорию Полесья вторгаются сухие континентальные воздушные массы с юго-востока. Весной и летом это приводит к засухе, а зимой вызывает оттепели. Скорость ветра в теплый период года составляет в среднем 4 м/с, а в холодный - 5 м/с. Сильный ветер со скоростью 15 м/с и более отмечается от 1 до 5 раз в месяц. Один раз в год отмечаются ветры со скоростью 22 м/с, а один раз в 20 лет - со скоростью 27 м/с.

Почти всё Марийское Полесье покрыто лесами. Доминируют в них сосняки, занимающие 41,3% всей лесопокрытой площади и представленные, главным образом, брусничниковыми, лишайниковыми и черничниковыми типами леса (42, 20 и 15% соответственно). Распространены также сосняки сфагновые (10%), произрастающие в замкнутых понижениях, площадь которых в ряде случаев достигает 6 тыс. га. Значительные площади (33,5%) заняты производными березняками. Пространственная, видовая (породная) и возрастная структура лесов довольно разнообразны. Сформировалась она под большим влиянием как хозяйственной деятельности человека, так и природных факторов, среди которых особая роль принадлежит пожарам. В отдельные периоды в котловинах рельефа и других местах естественного заболачивания происходили «вымочки» древостоев [29, 34].

Широкому распространению лесных пожаров способствуют, кроме климата и лесорастительных условий, слабо развитая дорожная сеть и наличие большого числа озер, охотно посещаемых рыбаками.

Характеристика крупных лесных пожаров 1921 и 1972 гг. в Марийском Полесье

Марийское Полесье в результате своих климатических, почвенно-гидрологических условий и структуры лесов является постоянной ареной крупных пожаров, которые в Марийском крае за XIX и XX столетия

отмечались в 1815, 1823, 1848–1854, 1891, 1921, 1937 и 1972 годах [41]. Сведения о большинстве этих пожаров, к сожалению, очень отрывочные, не позволяющие проанализировать их причины, масштабы и последствия. Более или менее подробная информация имеется лишь о лесных пожарах 1921 и 1972 годов.

Катастрофическое распространение лесных пожаров 1921 года, которые повредили в Марийском Заволжье порядка 250 тыс. десятин леса [48], было обусловлено, главным образом, особенностями погодных условий, приведших к очень сильной засухе, охватившей всё Поволжье. Весна в этом году наступила необычно рано, а лето было небывало сухим и жарким [91]: с апреля по август дождей не отмечалось совсем, а среднесуточная температура воздуха не опускалась ниже 24°C. Лесные пожары возникли ранней весной еще до полного схода снега и закончились лишь в первых числах ноября. Главная же вспышка пожаров произошла 22 июня и была связана с ураганным ветром, который достигал такой силы, что возле пристани Мариинский Посад были выброшены на берег два парохода и баржа. Средняя скорость распространения пожаров во время урагана составляла 10 км/ч, а временами достигала 25 км/ч. Борьбу с огнем вели до 25 тыс. человек, но и эта армия была бессильна перед стихией: не успевали потушить один участок, как от искр и горящих частиц загорался другой. В результате лесных пожаров было уничтожено 60 селений, в огне погибло 35 человек и более 1 тыс. голов скота [9]. Большинство пожаров (около 97%) имело место в пределах Марийского Полесья в бассейне р. Большая Кокшага.

На следующий год в поврежденных огнем лесах началось массовое размножение стволовых вредителей леса, которые увеличили масштабы последствий до 377 тыс. га [1]. К 1924 году в лесах республики накопилось более 20 млн. м³ мертвой древесины, не считая хвойных молодняков и лиственных древостоев. В целях скорейшей ликвидации последствий стихийного бедствия, постигшего республику, в 1926 году НКЗ РСФСР была организована специальная лесная экспедиция, которая состояла из пяти партий: лесоустроительной, лесозонтомологической и фитопатологической, лесозоноэкономической, транспортно-мелиоративной и аэрофотолесоустроительной. В ее состав вошли виднейшие ученые и практики лесного дела: А.А. Юницкий, Г.С. Судейкин, С.А. Богословский, Н.И. Кузовников, Н.А. Пермяков. Начальником экспедиции был назначен старший инспектор Управления лесами НКЗ МАО Н.И. Кед-

ров. Результаты работы экспедиции нашли отражение в целом ряде источников [71, 88, 91, 92].

Бичом сосновых молодняков стал большой сосновый долгоносик (*Hylobius abietis* L.), в массе размножившийся на свежих гарях. Для разработки мер борьбы с этим вредителем в 1930 году была дополнительно организована специальная лесознтомологическая партия [1]. В поврежденных пожаром лесах возникло, кроме того, очень много пустырей и прогалин, способствовавших широкому распространению восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* Fabr.) и его постоянного спутника - соснового подкорного клона (*Aradus cinnamomeus* Pz.). В результате их совместного действия отмечались гибель или расстройство естественных и культурных молодняков: к 1958 году площадь очагов хруща и соснового подкорного клопа достигла в республике 120 тыс. га [85]. С целью ликвидации этих очагов в республике с 1958 года регулярно проводилась широкомасштабная борьба с помощью препаратов ДДТ и ГХЦГ с использованием авиации и наземных средств.

Тяжелым в пожарном отношении для лесоводов Марий Эл был и 1972 год, однако продолжительность и напряженность засухи была меньшей, чем в 1921 году.

Ход погодных условий, предшествовавших пожароопасному сезону 1972 года, был довольно специфичным и несомненно нуждается в подробном освещении. Осень 1971 года была теплой и дождливой: в ноябре среднемесячная температура воздуха превышала норму на 4-5°C, а осадки превысили норму в 2-3 раза. К концу ноября снега еще не было. В декабре температура воздуха превысила норму на 2°C и выпало 1-1,5 нормы осадков. В январе было, наоборот, холоднее нормы на 8,7°C, а осадков выпало в 2-4 раза меньше обычного. В результате этого почва, не покрытая снегом, глубоко промерзла. В феврале температура воздуха была близка к климатической норме (на 0,7° С выше), а осадков выпало всего лишь 30-50% от месячной нормы. Март по климатическим характеристикам несущественно отличался от нормы.

Весна 1972 года была теплой и сухой. Переход среднесуточной температуры через 0°C и сход снега произошли в конце марта, т.е. на неделю раньше средних многолетних сроков. Талые воды ушли в реки с поверхностным стоком, не успев впитаться в почву из-за ее глубокого промерзания. Нарастание пожароопасной напряженности началось в апреле, который был теплее и суше обычного (табл. 1). В мае темпера-

тура воздуха достигала 27-30°C, а величина лесопожарного показателя засухи в 3 раза превысила средний многолетний уровень.

Таблица 1

Метеорологическая характеристика пожароопасного сезона 1972 года

Метеорологический показатель	Значение показателя по месяцам					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Средняя температура воздуха, °С	5,3	11,7	16,9	21,2	21,8	8,5
Отклонение от нормы, °С	1,5	0,1	0,4	2,7	5,6	-1,6
Сумма осадков, мм	21,2	24,9	53,6	7,5	0,0	74,5
По отношению к норме, %	64,2	50,8	94,0	10,3	0,0	133,0
Относительная влажность, %	74	57	68	61	53	79
Дефицит влажности, мб	2,8	7,0	7,0	11,8	15,1	2,8

Начало июня было умеренно теплым и характеризовалось выпадением значительного количества осадков, что несколько снизило пожароопасность, однако со второй половины июня вновь установилась очень жаркая и сухая погода. Среднесуточная температура воздуха в июле колебалась в пределах 20–28°C, а максимальная температура достигала 38°C. Жарким и сухим был также август. Температура 30°C и выше стояла в течение 20 дней, а 25 августа достигла 36,6°C. Ночью температура воздуха не опускалась ниже +24°C. Поверхность почвы нагревалась в это время до +45–48°C. Наиболее жаркой оказалась третья декада августа, во время которой средняя температура воздуха составила 24,2°C. Осадков в августе совсем не отмечалось. В течение трех летних месяцев с температурой воздуха 30°C и выше было 34 дня, с температурой 25°C и выше – 68 дней. Осадков за этот период выпало всего 61,1 мм, или 36% от нормы. В течение 60 дней не было ни одного значительного (с осадками более 5 мм) дождя. С относительной влажностью воздуха 30% и менее за лето было 27 дней при норме всего 5 дней. В начале сентября температура резко понизилась, повсеместно прошли дожди и лесные пожары, за исключением торфяных, стали затухать. Полная ликвидация пожаров была проведена лишь к началу октября. Широкому распространению пожаров 1972 года на территории Марий Эл, которые действовали даже в крупных массивах чистых березняков, способствовала, по мнению А.К. Денисова [40, 41], не только жаркая и сухая погода, но и структура лесного фонда, которая в результате предыдущих пожаров, массовых рубок в послевоенный период и недостаточных объемов лесовосстановления значительно «помолодела» по сравнению с 1921 годом.

В пожароопасном сезоне 1972 года было выделено 3 периода [85]:

- с 24 апреля по 31 июня (105 пожаров, площадь 87,3 га);
- с 1 июля по 24 августа (249 пожаров, площадь 2036 га);
- с 24 августа по 5 сентября (32 пожара, площадь 182784 га).

Наибольшую площадь (98,7%) лесные пожары охватили в III период, что связано с усилением ветра южного и юго-восточного направления, снижением относительной влажности воздуха до 18% и возрастанием лесопожарного показателя засухи до 34000 мбар-град (табл. 2).

Таблица 2

Метеорологическая обстановка в последние дни августа

Показатель	Значение показателей в различные числа месяца							
	24	25	26	27	28	29	30	31
Температура воздуха в 13 ч, °С	32,0	36,6	32,8	30,8	28,4	25,3	18,8	13,6
Средняя скорость ветра, м/с	5	7	9	10	7	7	3	9
Максимальная скорость ветра, м/с	10	16	18	18	15	16	14	14
Лесопожарный показатель засухи, мбар-град	29162	30378	31494	32678	33276	33974	33974	34010

До второй половины августа с пожарами боролась в основном государственная лесная охрана. Затем её силы для сдерживания огненной стихии оказались недостаточными. Решением Правительства была организована Чрезвычайная комиссия во главе с Председателем Совета Министров Марийской АССР Т.И. Гориновым. На тушение пожаров, которые продолжались до 3 сентября, были мобилизованы более 50 тыс. человек гражданского населения, воинские подразделения и сотни единиц различной техники, в том числе специализированной.

Пожарами в различных лесхозах республики было пройдено 171,3 тыс. га насаждений, в том числе 106 тыс. га хвойных [85]. Из общей площади поврежденных огнем лесов 53% пришлось на молодняки I-II класса возраста (из них 70% составляли хвойные), 18% - на средневозрастные (из них 46% хвойные), 10% - на приспевающие (из них 68% хвойные) и 19% - на спелые и перестойные (из них 65% хвойные). Основная доля (69,6%) лесов была повреждена верховыми пожарами, приведшими древостой к быстрой и полной гибели. Характерно то, что

лесные пожары 1972 года в виде 9 крупных очагов (рис. 2) прошли по насаждениям, возобновившимся на горях 1921 и 1937 гг. [21].

Проведенное в 1973 году лесоустройство установило, что из охваченных огнем насаждений 25,7 тыс. га, или 15% являются жизнеспособными. Это были в основном спелые и приспевающие древостои, имеющие вид узких лент или куртин, мозаично расположенных на горях или примыкающих к полосе неповрежденных огнем насаждений (рис. 3). В них появились очаги стволовых вредителей, площадь которых составила в 1974 году 12,6 тыс. га с зараженностью деревьев от 8 до 62% [85]. На горях широко распространились и другие фитопатогенные организмы [39, 59], в частности большой сосновый и яйцевидный долгоносики.

Сразу же после завершения борьбы с пожарами работники лесного хозяйства приступили к разработке плана мероприятий по ликвидации их последствий. За 1973-1974 гг. на площади 16,7 тыс. га провели посев и посадку леса, для чего использовали весьма трудоемкую технологию расчистки горельников с использованием специализированной техники (рис. 4). В 1974 году был создан Марийский опорный пункт Татарской лесной опытной станции, основной задачей которого являлось изучение последствий лесных пожаров, совершенствование на научной основе технологии лесовосстановительных и лесозащитных мероприятий. В его составе в различные годы работали Ю.Н. Русов, В.А. Крейер, Ю.П. Демаков, К.К. Калинин, А.В. Иванов, А.Ф. Агафонов, Е.К. Кудрявцев. Результаты проведенных ими исследований отражены в многочисленных источниках [23-32, 34-39, 45, 46, 78 и др.].

В текущем XXI веке довольно напряженная лесопожарная обстановка отмечалась в 2002 и 2006 годах: в первом из них был отмечен 341 очаг возгорания и повреждено 1357 га леса, в том числе 1229 га одним пожаром, прошедшим 25 июля по культурам сосны Силикатного лесничества Куярского лесхоза, созданного по горям 1972 года. Широкое распространение на свежих горях получил большой сосновый долгоносик, который в течение двух лет приводил к массовой гибели лесных культур. В 2006 году леса горели в основном в начале вегетационного периода. Всего было повреждено 312 га насаждений и зарегистрировано 217 очагов возгорания. Наиболее крупными были пожары в Кокшайском и Учебно-опытном лесхозах (158 и 39 га соответственно).

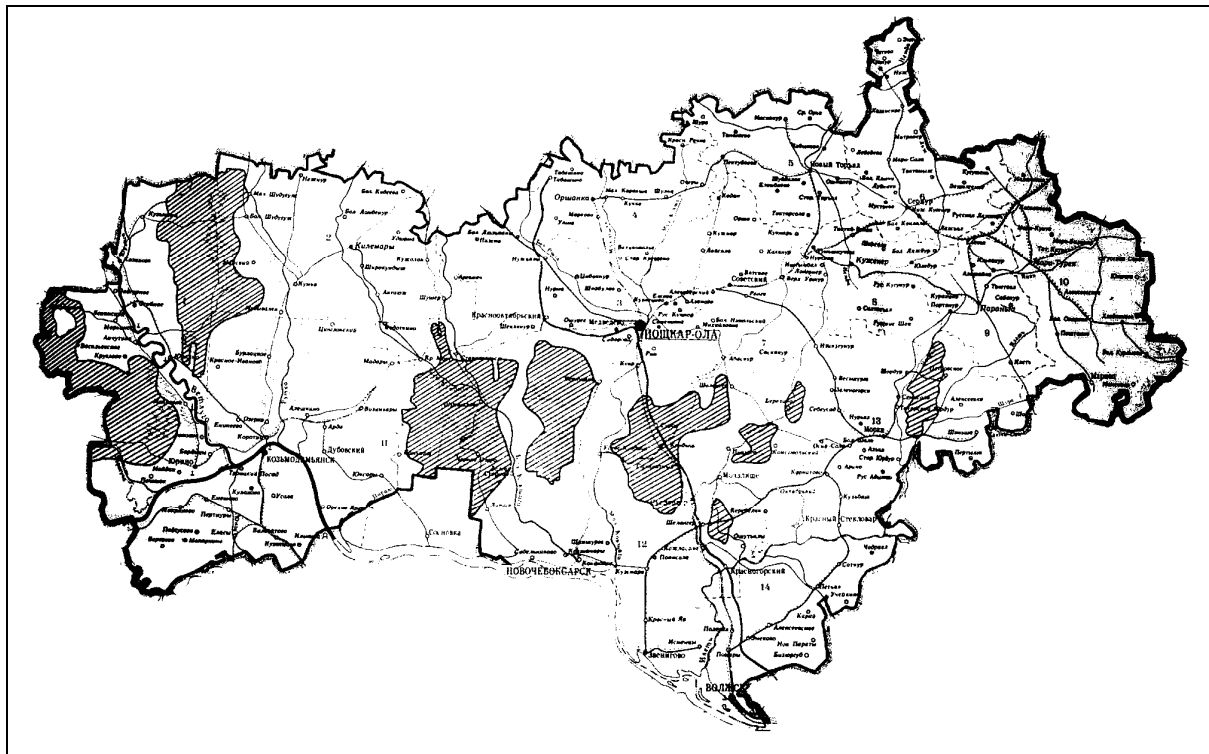


Рис. 2. Карта-схема очагов лесных пожаров 1972 года Республики Марий Эл.



Рис. 3. Панорама гари 1972 года в Старожильском лесничестве Пригородного лесхоза Республики Марий Эл (март 1984 года).
Фото Ю.П. Демакова.



Рис. 4. Расчистка нетоварных горельников с использованием тяжелой техники.

Фото Ю.П. Демакова.

Объекты и методика исследований

Исследования проведены нами в период с 1974 по 1990 годы на восьми постоянных пробных площадях, заложенных в Старожилском лесничестве, непосредственно примыкающем к территории заповедника «Большая Кокшага», в средневозрастных и приспевающих сосняках брусничниковых. Все деревья на пробных площадях были исходно пронумерованы и описаны согласно существующей методике [47, 70], их состояние по морфологическим признакам (диаметр на высоте 1,3 м, состояние кроны, высота нагара с наветренной и заветренной сторон). Наблюдения за происходящими изменениями состояния деревьев проводили ежегодно дважды за сезон (в конце мая и начале октября). Все усохшие на пробных площадях деревья спиливали и проводили детальный анализ на предмет их заселения стволовыми насекомыми по апробированным и дополненным нами методикам [8, 19, 25, 26, 61, 62-65]. В 1977 году, т.е. на пятый год после пожара, на 16 временных пробных площадях была проведена оценка величины постпирогенного отпада деревьев. Экспериментальные данные были статистически обработаны с использованием компьютера и пакетов стандартных прикладных программ Excel и Statistica.

Динамика состояния древостоев на гарях 1972 года

Наши исследования подтвердили в основном правильность положений, отраженных в анализе литературы. Процесс отпада деревьев наиболее интенсивно протекал в течение первых 2...5 послепожарных лет (табл. 3, рис. 5). В этот период отмирали в основном деревья, получившие ожог кроны, о чем косвенно свидетельствует большая протяженность нагара на их стволах (рис. 6), а также тонкомер, что особенно отчетливо проявляется в сосняках, поврежденных низовым пожаром средней силы (табл. 4). Отмирание же деревьев от огневых травм ствола и корневых лап, как показали наблюдения и специально поставленные эксперименты [9], начинается лишь на четвертый год после пожара. Математической моделью динамики выживаемости деревьев после полученного стресса является функция $W = (100 - m) \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$, параметры которой для первых восьми послепожарных лет приведены в табл. 5.

**Динамика накопления сухостоя в припевающихся сосновых древостоях,
поврежденных низовыми пожарами в 1972 году**

№№ п/п	Сила пожара	Общее число (числитель) и запас (знаменатель) сухостоя на год учета, %						
		1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
1.	Слабая	<u>9,8</u> 3,5	—	<u>21,9</u> 11,8	<u>22,8</u> 12,1	<u>22,8</u> 12,1	<u>23,6</u> 12,5	<u>23,6</u> 12,5
2.	Сред- няя	<u>40,0</u> 22,0	<u>60,0</u> 48,0	<u>61,0</u> 50,0	<u>62,8</u> 51,1	<u>63,8</u> 52,6	<u>64,8</u> 53,6	<u>65,9</u> 54,8
3.	То же	<u>40,0</u> 19,5	<u>42,0</u> 22,5	<u>59,0</u> 40,0	<u>61,1</u> 40,6	<u>61,1</u> 40,6	<u>62,6</u> 43,4	<u>63,6</u> 44,7
4.	То же	<u>37,0</u> 16,0	<u>43,0</u> 21,5	<u>67,0</u> 51,5	<u>72,1</u> 54,5	<u>74,2</u> 56,7	<u>74,6</u> 57,6	<u>75,4</u> 58,8
5.	Высокая	<u>83,0</u> 78,0	—	<u>92,0</u> 86,0	<u>92,0</u> 86,0	<u>92,0</u> 86,0	<u>92,0</u> 86,0	<u>92,0</u> 86,0
6.	То же	<u>90,5</u> 80,7	—	—	—	<u>98,8</u> 96,5	<u>99,1</u> 97,0	<u>99,4</u> 97,8
7.	То же	<u>91,6</u> 88,5	—	—	—	<u>98,3</u> 98,0	<u>98,3</u> 98,0	<u>98,6</u> 98,8

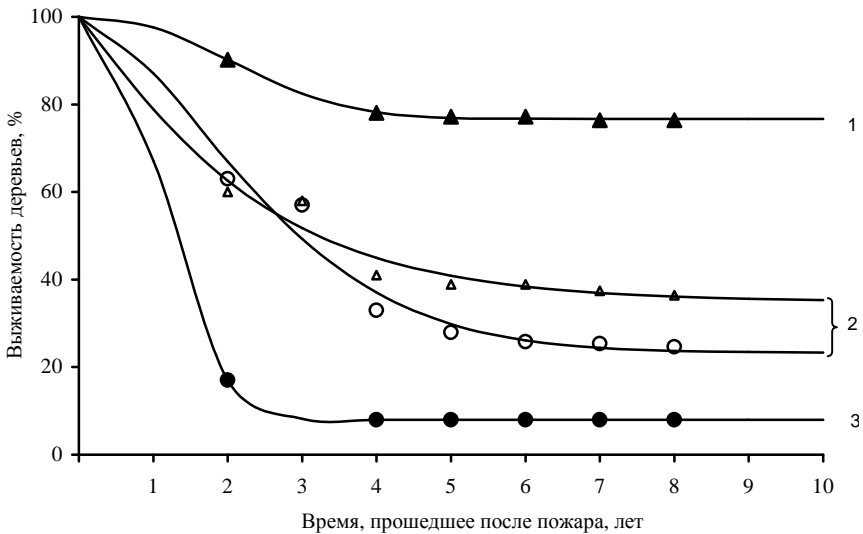


Рис. 5. Динамика выживаемости деревьев в припевающихся мезотопных сосняках после низовых пожаров различной интенсивности: 1 - слабой, 2 - средней, 3 - сильной.

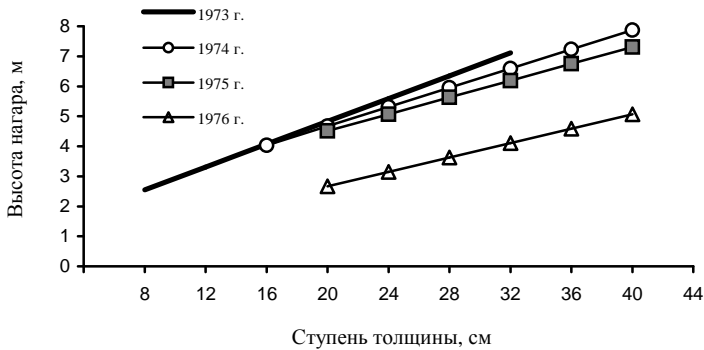


Рис. 6. Связь между высотой нагара и диаметром ствола у деревьев, отмерших в разные послепожарные годы в приспевающем мезотопном сосняке.

Таблица 4

Размерная структура древесного отпада в 75-летнем мезотопном сосняке, поврежденном низовым пожаром средней силы

Степень толщины, см	Число отмерших деревьев (экз./ га) по годам учета					
	1973	1974	1975	1976	1977-1981	1973-1981
8	4					4
12	26					26
16	40	2				42
20	56	10		2	2	70
24	32	16	4		6	58
28	22	30	8	4	10	74
32	10	10	8	2	0	30
36		12	6		4	22
40		4		2	2	8
Итого	190	84	26	10	24	334

Таблица 5

Параметры функции, описывающей динамику выживаемости деревьев в приспевающих сосняках, поврежденных низовыми пожарами различной интенсивности

№№ п/п	Сила пожара	Значение параметров функции $W = (100 - m) \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$			
		a	b	m	R ²
1	Слабая	0,109	2,324	76,7	0,997
2	Средняя	0,181	2,452	36,0	0,973
3	То же	0,393	1,127	35,0	0,893
4	То же	0,185	1,608	23,3	0,939
5	Высокая	0,442	2,393	8,0	0,999
6	То же	1,592	0,564	0,0	0,999
7	То же	1,767	0,554	1,0	0,999

Процесс дифференциации деревьев на категории живых и мертвых происходил довольно быстро при слабом или же, наоборот, сильном повреждении их огнем. При низовых пожарах средней интенсивности отпад в древостоях не прекратился полностью даже спустя 20 лет после их воздействия. Причиной этого являлись сильные огневые повреждения ствола и корневых лап, усугубленные деятельностью некоторых видов насекомых-ксилофагов, приводящие к постепенному медленному ослаблению деревьев (табл. 6). Динамика их выживаемости имела при этом не монотонно убывающий, а волнообразный характер, особенно четко выраженный в группе сильно ослабленных особей (рис. 7), получивших наиболее тяжелые травмы (табл. 7).

Таблица 6

Степень травмирования деревьев сосны IV класса возраста в борах Марийского Полесья при низовых пожарах различной интенсивности

Характер повреждения	Доля живых деревьев (%) с наличием огневых травм после воздействия низовых пожаров разной интенсивности		
	слабой	средней	сильной
Ожег корневых лап	92	98	96
Сухобокость по окружности ствола на высоте 1,3 м:			
- сильная, более 50%	0	6	15
- средняя, 26-50%	0	15	8
- слабая, до 25%	0	11	27
- отсутствует	100	68	50
Повреждение корневых лап усачом <i>Spondylis buprestoides</i> L.	2	54	39

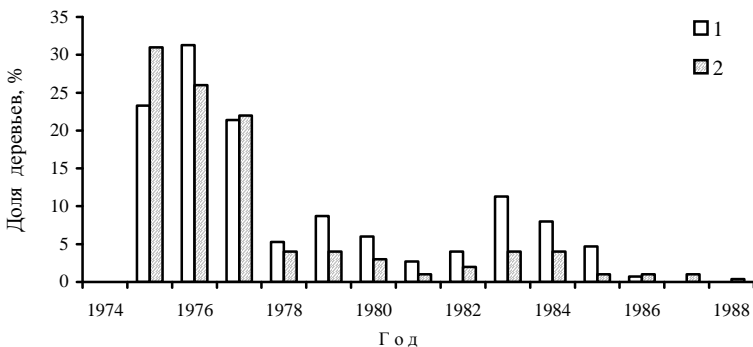


Рис. 7. Динамика числа сильно ослабленных деревьев (III категория состояния) в сосняках брусничниковых, поврежденных низовым пожаром: 1 - древостой III класса возраста, 2 - древостой IV возраста.

Степень травмирования деревьев различных категорий состояния в приспевающих мезотопных сосняках, поврежденных низовым пожаром средней силы

Характер повреждения	Доля деревьев (%) с наличием огневых травм среди различных категорий состояния		
	I	II	III
Ожог корневых лап	83	93	96
Сухобокость по окружности ствола на высоте 1,3 м:			
- сильная, более 50%	0	5	24
- средняя, 26-50%	10	13	21
- слабая, до 25%	8	16	16
- отсутствует	82	66	40
Повреждение корневых лап усачом <i>Spondylus buprestoides</i> L.	16	43	39
Число учтенных деревьев, шт.	84	120	38

Послестрессовая реабилитация состояния древостоев особенно рельефно вырисовывается по изменению внешнего вида крон деревьев: доля деревьев I-II категорий (здоровые и ослабленные незначительно) ежегодно возрастала, а III-IV (сильно ослабленные и усыхающие) постепенно убывала (табл. 8). Соответственно этому снижался показатель средней категории состояния живых деревьев и индекс их ослабленности, описываемый формулой:

$$J_{oc} = (0,25 \cdot N_2 + 0,7 \cdot N_3 + 0,95 \cdot N_4) / \Sigma N_{1-4},$$

где N_i - число деревьев i -той категории состояния. Процесс оздоровления древостоев происходил ступенчато, что характерно для многих биологических явлений. Вначале в насаждениях резко сократилось число деревьев V и IV категорий, затем III и, наконец, II. Внешний вид крон полностью восстановился у подавляющего числа оставшихся живых деревьев лишь спустя 15 лет после пожара.

Динамика освоения стволовыми насекомыми кормовых ресурсов на гари тесно связана с интенсивностью текущего отпада деревьев, наибольшая величина которого отмечена в первый послепожарный год (табл. 9). Пик заселенной килофагами абсолютной площади поверхности деревьев пришелся на второй год после пожара, максимум же степени освоенности кормовых ресурсов, приблизившийся к практически полному, – на шестой.

Результаты проведенных исследований показывают, таким образом, что постпирогенная реабилитация состояния древостоев представляет собой сложный и длительный процесс, происходящий поэтапно. Быстрее всего стабилизируется в насаждениях величина древесного отпада и несколько медленнее изменяется у деревьев внешний вид крон. Послепожарные

Таблица 8

Динамика состояния древостоя в мезотопных сосняках на гари 1972 года

Год	Доля деревьев разных категорий состояния, %						Индексы состояния*	
	I	II	III	IV	V	VI	K _{I-IV}	J _{I-IV}
Древостой III класса возраста, пожар низовой беглый, высота нагара 1,6 м								
1975	1,3	27,3	23,3	0,8	2,0	45,3	2,45	0,45
1976	2,0	16,7	31,3	1,3	1,4	47,3	2,62	0,53
1977	8,6	18,0	21,4	1,3	2,0	48,7	2,31	0,42
1978	25,3	16,7	5,3	0,7	1,3	50,7	1,61	0,18
1979	22,0	15,3	8,7	0,7	1,3	52,0	1,75	0,23
1980	21,3	18,0	6,0	0,0	1,4	53,3	1,66	0,19
1981	18,0	24,6	2,7	0,0	0,0	54,7	1,66	0,18
1982	16,7	24,6	4,0	0,0	0,0	54,7	1,72	0,20
1983	10,7	23,3	11,3	0,0	0,0	54,7	2,01	0,30
1984	16,0	20,0	8,0	0,0	1,3	54,7	1,82	0,24
1985	16,7	22,6	4,7	0,0	0,0	56,0	1,73	0,20
1986	21,3	17,3	0,7	0,0	4,7	56,0	1,46	0,12
1987	31,3	8,0	0,0	0,0	0,0	60,7	1,20	0,05
1988	30,0	8,0	0,0	0,0	1,3	60,7	1,21	0,05
1989	30,0	6,7	0,0	0,0	1,3	62,0	1,18	0,05
1990	30,0	5,3	0,7	0,0	0,7	63,3	1,19	0,05
Древостой IV класса возраста, пожар низовой устойчивый, высота нагара 5,1 м								
1975	0,2	18,0	31,0	10,2	10,6	30,0	2,86	0,60
1976	2,1	15,9	26,3	4,6	10,5	40,6	2,68	0,55
1977	6,0	14,1	21,6	0,9	6,3	51,1	2,41	0,46
1978	12,7	22,9	4,1	0,9	2,0	57,4	1,83	0,23
1979	15,5	19,8	3,5	0,9	0,9	59,4	1,74	0,21
1980	16,6	18,4	3,4	0,9	0,4	60,3	1,71	0,20
1981	14,5	19,8	3,1	0,2	1,7	61,9	1,71	0,19
1982	8,2	20,0	8,4	0,2	0,8	62,4	2,02	0,30
1983	9,5	18,5	7,6	0,2	1,0	63,2	1,96	0,28
1984	6,6	18,2	10,5	0,3	0,2	64,2	2,13	0,34
1985	6,2	20,8	6,1	0,0	2,5	64,4	2,00	0,29
1986	21,2	9,6	2,3	0,0	0,0	66,9	1,43	0,12
1987	24,2	6,0	0,8	0,0	2,1	66,9	1,25	0,07
1988	22,9	7,2	0,9	0,0	0,0	69,0	1,29	0,08
1989	19,9	7,1	1,2	0,2	1,3	69,0	1,36	0,10
1990	24,7	4,0	1,0	0,0	0,0	70,3	1,20	0,06

Примечание:* K_{I-IV} - средний балл состояния деревьев I-IV категорий состояния; J_{I-IV} - индекс ослабленности деревьев этих же категорий состояния.

же травмы ствола и корневых лап, снижающие жизнеспособность деревьев и способствующие поражению их патогенами, не зарастают длительное время, а иногда и всю жизнь.

Таблица 9

**Динамика освоения стволовыми насекомыми кормовых
ресурсов на гарях в припевающихся мезотопных сосняках**

Год	Текущий отпад деревьев		Площадь поверхности стволов погибших деревьев, м ² /га		Степень освоенности кормовой базы, %
	шт. / га	%*	Общая	Освоенная насекомыми	
1973	112	23,4	953	398	41,8
1974	82	21,4	1098	744	67,7
1975	57	18,8	822	572	69,6
1976	38	15,6	513	322	62,8
1977	8	3,7	136	83	61,0
1978	6	3,2	63	62	98,4
1979	5	2,6	56	41	72,9
1980	4	2,0	53	32	60,4

* - по отношению к числу деревьев на начало вегетационного периода.

Для снижения возможного ущерба от пожаров необходимо как можно раньше приступить к ликвидации их последствий и решить главный для лесохозяйственной практики вопрос - оставлять ли поврежденные огнем древостои для дальнейшего дорастивания, ограничившись при этом выборочными санитарными рубками, или же заменять их полностью новыми насаждениями? Для этого необходимо надежно прогнозировать возможную величину отпада деревьев. Оценка состояния жизнеспособности деревьев по внешнему виду их крон не лишена некоторой доли субъективизма и недостаточно надежна (табл. 10). Основными признаками жизнеспособности поврежденных огнем деревьев, как показал анализ литературы и собственных материалов, являются их размеры и высота нагара на стволах с заветренной стороны (наибольшая высота нагара на стволе), которая примерно в два раза ниже высоты пламени пожара [5]. Эти показатели легко измерить сразу же после пожара.

Таблица 10

**Выживаемость поврежденных огнем деревьев сосны разных категорий
состояния в брусничниковом типе леса по учету на постоянных пробных площадях**

Категория деревьев в мае 1975 г.	Доля деревьев по категориям состояния в мае 1980 г., %					Доля деревьев, выживших на конец 1995 г., %
	I	II	III	IV	V - VI	
I	100 / 0	0 / 100	0 / 0	0 / 0	0 / 0	100 / 100
II	54 / 38	39 / 42	0 / 3	0 / 1	7 / 16	78 / 61
III	24 / 27	30 / 30	24 / 9	0 / 1	22 / 33	54 / 46
IV	0 / 12	0 / 5	0 / 8	0 / 0	100 / 75	0 / 15

Примечание: числитель - 45-летний древостой, знаменатель - 75-летний древостой.

Не изменяются они существенно и спустя 10-15 лет. Дело остается за малым - необходимо лишь подобрать математическую модель, адекватно описывающую этот процесс.

Первая попытка математического моделирования послепожарного отпада деревьев по этим показателям была предпринята Г.С. Войновым и М.А. Софроновым [11]. Они составили очень громоздкое уравнение, включающее 16 констант, которое лишено какого-либо биофизического смысла, являясь лишь аппроксимирующим выражением, но не аналитической математической моделью. Мы в своей первой работе [36] за основу взяли логистическую функцию Ферхюльста, в которой факторы взаимодействуют между собой аддитивно. Математическая модель, обладая реальным биофизическим смыслом, обеспечивала хорошую аппроксимацию исходных данных, имела более простой вид и легко поддавалась анализу:

$$Y = 100 / [1 + \exp(5,682/h - 0,009 \cdot h^3 - 73,63/d_i + 2,570)]; R^2 = 0,774;$$

где Y - величина отпада деревьев в % от исходного их числа; h - средняя высота нагара на стволах деревьев, м; d_i - диаметр деревьев i -той ступени толщины, см. Графическое изображение данной зависимости представлено на рис. 8.

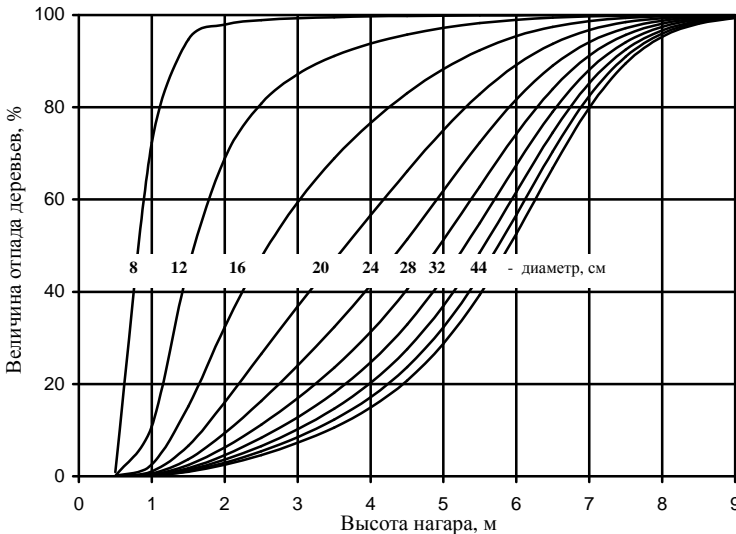


Рис. 8. Зависимость величины послепожарного отпада деревьев сосны от диаметра ствола и высоты нагара.

Этот подход позднее был использован другими исследователями [12], которые ввели в модель дополнительный параметр - относительную высоту нагара. В настоящее время данный подход нам представляется не совсем правильным. Логика подсказывает, что пожар должен лишь усиливать процесс естественного изреживания древостоев, не меняя в целом его сущности. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что накопление сухостоя идет здесь по ярко выраженному низовому типу, особенно при беглых низовых пожарах (рис. 9). Математическая модель, следовательно, должна отражать одновременно оба эти процесса. Это лучше всего будет достигаться в случае мультипликативного взаимодействия между собой факторов, определяющих вероятность выживаемости деревьев. Данные эвристические положения были использованы нами при усовершенствовании математической феноменологической модели, принявшей после нескольких вариантов обработки следующий вид:

$$W_i = 100 \cdot \{1 - \exp[-6,10 \cdot (d_i / d_{\max} - 0,115)^{1,14}] \cdot \exp(-43,06 \cdot h^{2,50} \cdot d^{-2,48})\}; R^2 = 0,82;$$

где W_i - вероятность выживания деревьев в % от исходного их числа; d_i - диаметр деревьев i -той ступени толщины, см; d_{\max} - максимальный диаметр дерева в древостое, см; h - средняя высота нагара на стволах деревьев, м.

Данная модель, однако, не учитывает влияния на степень повреждения огнем деревьев их высоты и степени поднятости крон, что естественно ограничивает область ее применения. Так, выживаемость деревьев в сосняках I-II классов бонитета в Марий Эл при одинаковой высоте нагара, согласно проведенным расчетам, значительно выше (на 30...35%), чем в Архангельских сосняках III бонитета [9, 11]. Для устранения этого недостатка модели в ней целесообразно диаметр деревьев заменить их высотой (в пределах одного древостоя эти два показателя фактически функционально связаны друг с другом). После этой замены модель принимает следующий вид:

$$W_i = 100 \cdot \{1 - \exp[-3,76 \cdot (d_i / d_{\max} - 0,115)^{1,42}] \cdot \exp[-21315 \cdot (Z - 0,062)^{5,48}]\}; R^2 = 0,83;$$

где Z - относительная протяженность нагара на стволах деревьев ($Z = h / H$), h - средняя протяженность нагара на стволах деревьев, м; H - высота деревьев i -й ступени толщины, м.

Анализ модели показал, что для гибели деревьев низших рангов достаточно небольшого огневого воздействия, усиливающего их ослабленность и резко ускоряющего процесс конкурентного отпада. Деревья же

высших рангов отмирают полностью при $Z = 0,30...0,35H$ независимо от их абсолютного размера. Огонь в этом случае, согласно формуле Г.А. Амосова [5], достигает нижней части крон, вызывая их полный ожег. При $Z < 0,062 H$ деревья практически не испытывают воздействия огня. При проведении регулируемых палов необходимо добиваться того, чтобы высота нагара не превышала этого предела.

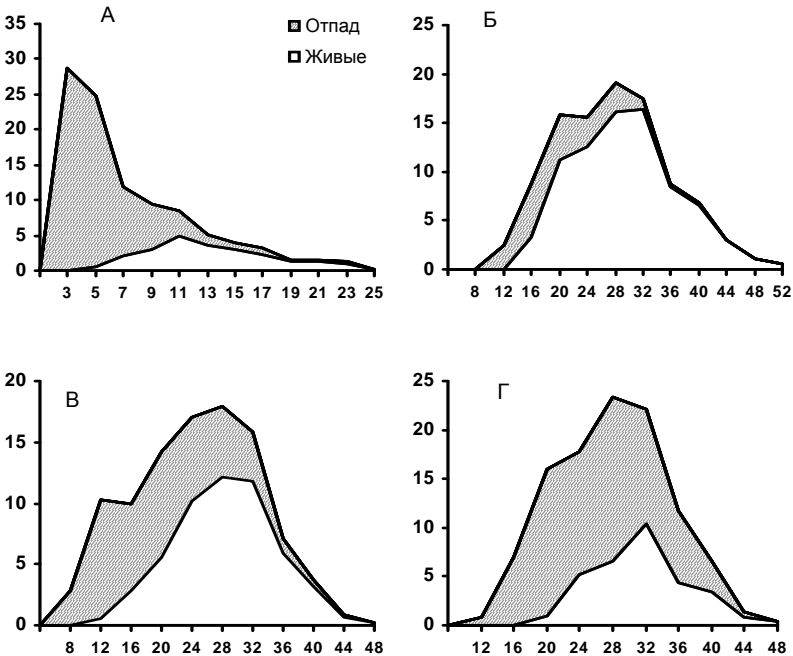


Рис. 9. Степень разрушения сосновых древостоев после низовых пожаров разной интенсивности (ось абсцисс - ступени толщины деревьев, см; ось ординат - доля от общего числа деревьев, %; А - 45-летний древостой, поврежденный беглым низовым пожаром; Б, В, Г - 70-90-летние древостои, поврежденные соответственно низовым пожаром слабой, средней и сильной интенсивности).

Оценка состояния жизнеспособности деревьев по их ранговому положению и высоте нагара на стволах позволяет, по сравнению с методом визуальной диагностики, получать более надежные показатели,

особенно по результатам учета, проведенного сразу же после пожара, когда другие диагностические признаки еще не проявляются в полной мере. Абсолютизировать же этот метод все же не следует, т.к. прогнозирование вероятности выживания деревьев после воздействия пирогенного стресса по высоте нагара на стволах возможно не во всех случаях. Этим, вероятно, и объясняется отрицание некоторыми исследователями [15, 17] диагностических свойств данного показателя. Влияние низовых пожаров на отпад деревьев начинает отчетливо проявляться в средневозрастных и приспевающих древостоях при высоте нагара более 1,5...2 м. При напочвенных подстильно-гумусовых и торфяных пожарах высота нагара часто не превышает этой пороговой величины, однако деревья получают сильные травмы, которые значительно ослабляют их жизнеспособность. Прогнозирование выживаемости деревьев при этих видах пожара рядом исследователей [57, 80] рекомендуется проводить по степени повреждения луба в комлевой части ствола (табл. 11) и на корневых лапах.

Таблица 11

**Выживаемость деревьев при различной степени
повреждения камбия ствола: по: [80]**

Расстояние от земли, м	Доля выживших за 4 года деревьев (%) при различной степени повреждения камбия по окружности ствола			
	до 25%	26-50%	51-70%	более 70%
0,3	81	48	44	3
1,3	84	63	26	2

Одним из важнейших вопросов при разработке системы мероприятий по защите древостоев от стволовых вредителей является прогноз их деятельности на ближайшую перспективу. Наблюдения показали, что в первые послепожарные годы насекомые-ксилофаги освоили кормовую базу очень слабо (табл. 12) из-за быстрой некротизации лубяных тканей деревьев, получивших сильные огневые повреждения. Степень заселенности деревьев во многом зависела от их размера (рис. 10).

Таблица 12

**Характер распределения деревьев по степени
освоенности насекомыми площади поверхности их стволов**

Год	Доля (%) числа деревьев по классам их относительной заселенности				
	< 20%	20-40%	41-60%	61-80%	> 80%
1973	31,6	29,4	13,7	13,7	11,6
1974	4,8	4,8	16,7	11,9	61,8
1975	0,0	0,0	0,0	6,7	93,3

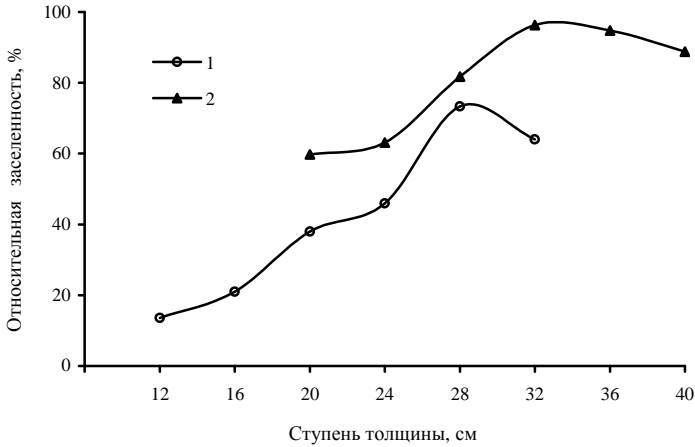


Рис. 10. Зависимость степени заселенности деревьев сосны стволовыми вредителями от диаметра ствола в первые два послепожарных года.

Исследования показали, что величину кормовой базы стволовых вредителей на горях сосновых насаждений, ее размерную структуру и динамику в первый послепожарный период, особенно опасный в лесозащитном плане, можно успешно прогнозировать, используя систему эмпирических уравнений:

$$Q_j = \sum_{i=1}^k S_i Z_{ij} ;$$

$$S_i = 0,0227 \cdot N_i D_i^{0,862} H_i^{1,068} ;$$

$$Z_{1i} = 152,9 \cdot X^{3,360} \cdot \exp(-2,647 \cdot X^{4,360}) ;$$

$$Z_{2i} = 162,6 \cdot X^{3,030} \cdot \exp(-5,782 \cdot X^{4,030}) ;$$

$$Z_{3-5i} = 87,4 \cdot X^{1,291} \cdot \exp(-7,377 \cdot X^{2,291}) ;$$

где Q_j - потенциально возможный объем кормовой базы стволовых вредителей в древостое в j -й послепожарный год, $\text{м}^2 / \text{га}$; S_i - площадь боковой поверхности стволов деревьев i -й ступени толщины, $\text{м}^2 / \text{га}$; N_i - число деревьев в i -й ступени толщины, шт./га; D_i - среднее значение i -й ступени толщины деревьев, см; H_i - средняя высота деревьев i -й ступени толщины, м; Z_{ij} - доля боковой поверхности стволов деревьев i -й ступени толщины, заселенная стволовыми вредителями в первый, второй и третий-пятый послепожарные годы, %; X - доля послепожарного отпада деревьев в i -й ступени толщины ($X = W / 100$).

Графическое изображение уравнений, представленное на рис. 11, показывает, что в первый послепожарный год стволовые вредители могут заселить максимум 27% боковой поверхности стволов деревьев, которые неизбежно отомрут от воздействия огня в течение пяти-семи последующих лет. Это будет отмечаться в том случае, когда величина послепожарного отпада составит 75%. На второй год насекомые-ксилофаги способны освоить максимум 16, а на третий – 12% поверхности обреченных на отмирание деревьев, что будет соответствовать величине отпада деревьев соответственно 55 и 35%. В целом же в сосняках, поврежденных низовыми пожарами, стволовые вредители могут заселить не более 42% общей площади поверхности стволов деревьев, что будет отмечаться при величине отпада 62%. В случае сильного повреждения древостоев огнем максимум заселенной стволовыми вредителями площади боковой поверхности стволов деревьев будет отмечаться в первый послепожарный год, а при слабом, наоборот, – на третий. Наибольшая опасность зарождения очагов массового размножения стволовых вредителей возникает в том случае, когда размер их кормовой базы достаточно велик, а темпы ее поступления год от года возрастают. Этим требованиям в полной мере соответствуют древостои, поврежденные низовыми пожарами средней интенсивности, в которых отмирает 40...60% деревьев. Они должны стать объектами первоочередного проведения лесозащитных мероприятий.

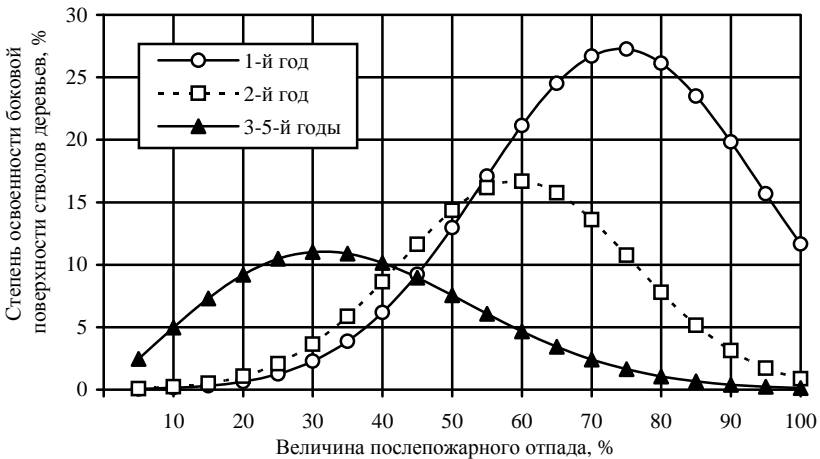


Рис. 11. Влияние величины послепожарного отпада деревьев в приспевающих и спелых мезотопных сосняках на величину кормовой базы стволовых вредителей.

Динамика структуры ксилофильного энтомокомплекса

Проведенные нами исследования позволили выявить на горях около 30 видов насекомых-ксилофагов, участвующих в первичном разрушении тканей поврежденных огнем деревьев сосны. Наибольшее разнообразие их видового состава отмечено в первые годы после пожара, чему способствовало обилие кормового субстрата и его разнокачественность. По мере развития очага численность видов в экологических группировках насекомых сокращалась. На 6-8 годы после пожара на горях встречалось только 14 видов ксилофагов. Наиболее массовыми за все время развития очага были девять видов: большой и малый сосновые лубоеды, вершинный и шестизубчатый короеды, хвойный полосатый древесинник, усачи (черный сосновый, серый длинноусый, рагий и короткоусый).

Структура энтомокомплекса не оставалась постоянной во времени, а существенно изменялась в ходе постпирогенной сукцессии (табл. 13). В первый послепожарный год наивысшую встречаемость имел большой сосновый лубоед (БЛ) *Tomicus piniperda* L., распространенность которого в дальнейшем не претерпевала существенных изменений. Несколько уступал ему серый длинноусый усач (СДУ) *Acanthocnus aedilis* L., распространенность которого была более изменчивой во времени. На третьем месте по встречаемости находился черный сосновый усач (ЧСУ), который явился самым распространенным видом в течение последующих трех лет. Замыкал группу массовых видов малый сосновый лубоед (МЛ) *Tomicus minor* Hart., который получил наибольшее распространение на 6-8 годы после пожара. Довольно редким в первый послепожарный год был полосатый древесинник (ПД) *Trypodendron lineatum* Ol., единично встречался вершинный короед (ВК) *Ips acuminatus* Gyll., который стал массовым видом на пятый послепожарный год.

Таблица 13

Динамика встречаемости ксилофагов в приспевающих мезотопных сосняках Марийского Полесья, поврежденных низовым пожаром средней силы

Вид насекомого	Встречаемость (%) стволовых вредителей по годам учета								Размах показателя, %
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	
БЛ	62	89	76	55	75	88	87	90	35
МЛ	31	59	35	45	50	76	100	100	69
ВК	1	15	70	55	92	59	13	0	92
ШК	0	2	18	15	58	47	53	40	58
ПД	8	35	18	40	25	24	7	0	40
ЧСУ	48	91	88	85	67	47	67	30	61
СДУ	61	67	35	55	50	100	87	100	65

Кластерный анализ приведенных данных (рис. 12) показал, что в динамике видовой структуры энтомокомплекса четко выделяются три фазы: первая включает 1973 и 1974 гг., вторая – 1975-1977 гг., третья – 1978-1980 гг. Наибольшее сходство отмечено между энтомокомплексами 1975 и 1976 гг., которые в то же время наиболее сильно отличаются от энтомокомплексов 1973 и 1974 гг. Наибольшие отличия между фазами проявились во встречаемости в основном трех видов: малого соснового лубоеда, вершинного и шестизубчатого короедов (рис. 13). Встречаемость других видов стволовых вредителей в разных фазах очага незначительно отличалась между собой.

По степени сопряженности виды объединились в два четко выраженных кластера (рис. 14). В первый из них вошли полосатый древесинник, шестизубчатый и вершинный короеды, а во второй – все остальные виды. Наибольшие различия проявляются в динамике встречаемости полосатого древесинника и малого соснового лубоеда.

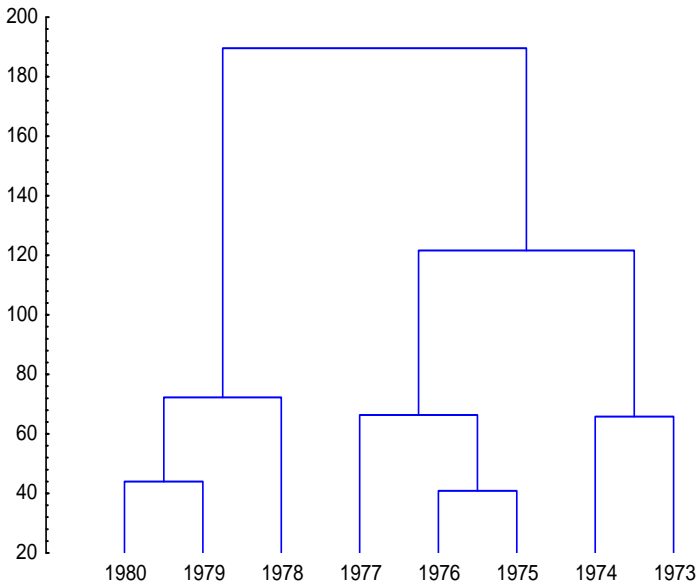


Рис. 12. Дендрограмма сходства видовой структуры комплексов стволовых вредителей на гарях, выполненная способом Варда на основе меры расстояния Евклида.

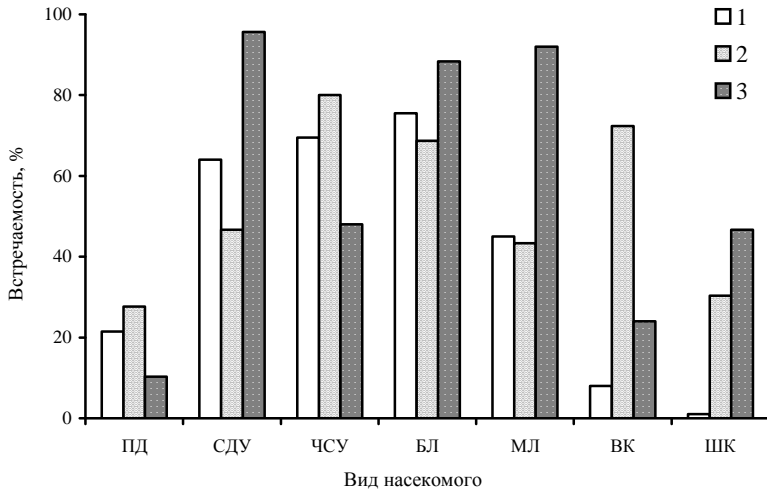


Рис. 13. Встречаемость видов стволовых вредителей в различных фазах очага их массового размножения на гарях 1972 года в мезотопных сосняках.

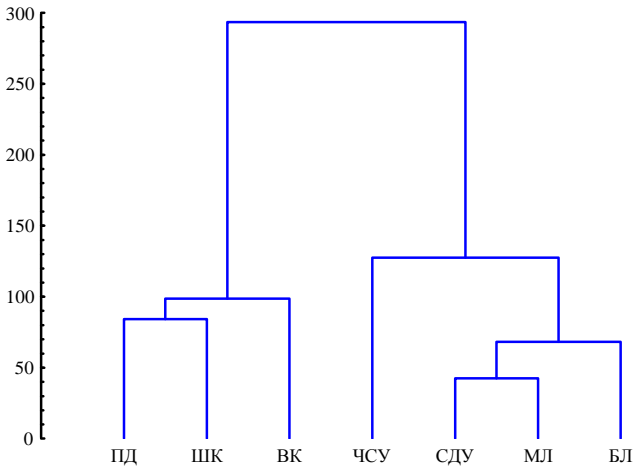


Рис. 14. Дендрограмма сопряженности видов стволовых вредителей в процессе развития их очага массового размножения на сосновых гарях, выполненная способом Варда на основе меры расстояния Евклида.

Величина встречаемости не отражает в полной мере характер структуры ксилофильного энтомокомплекса и не позволяет оценить вклад каждого вида в освоении кормовых ресурсов. Реальнее выражать динамику очага их массового размножения в абсолютной и относительной величине заселенной ксилофагами площади поверхности стволов деревьев (табл. 14, рис. 15).

Таблица 14

**Динамика освоения ксилофагами площади поверхности стволов
деревьев в приспевающих мезотопных сосняках Марийского Полесья,
поврежденных низовым пожаром средней силы**

Год	Степень заселения насекомыми поверхности отмерших деревьев: числитель – м ² /га, знаменатель – %				
	БЛ	МЛ	ШК	ВК	ЧСУ
1973	85,8 / 8,5	38,1 / 4,4	0,0 / 0,0	0,0 / 0,1	247,8 / 26,0
1974	219,6 / 20,1	120,8 / 10,6	22,0 / 1,5	32,9 / 2,8	549,0 / 49,8
1975	123,3 / 15,1	131,5 / 16,2	32,9 / 3,7	106,9 / 13,5	402,8 / 49,5
1976	51,3 / 9,6	61,6 / 11,7	20,5 / 4,1	82,1 / 16,4	148,8 / 29,2
1977	13,6 / 9,8	19,0 / 13,6	38,1 / 27,6	50,3 / 37,3	44,9 / 33,7
1978	10,1 / 16,4	20,8 / 33,3	8,8 / 14,4	18,3 / 28,8	10,1 / 16,2
1979	8,4 / 14,7	16,8 / 30,0	5,0 / 8,8	0,6 / 0,8	12,9 / 22,7
1980	3,7 / 6,6	24,9 / 47,1	7,4 / 13,9	0,0 / 0,0	6,4 / 12,1

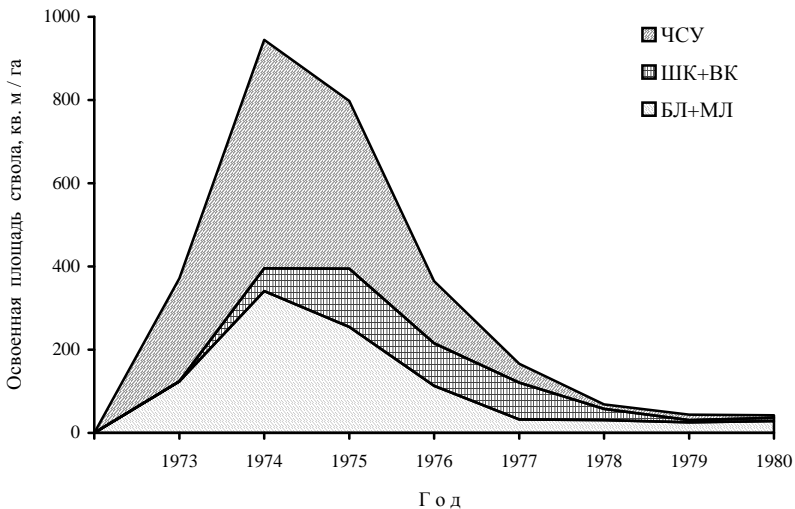


Рис. 15. Динамика освоения ксилофагами кормовых ресурсов в мезотопных сосняках, поврежденных пожаром средней силы.

Наиболее быстро кормовую базу осваивали два вида насекомых: большой сосновый лубоед и черный сосновый усач. Максимальной отметки по обоим показателям они достигли уже на второй год после пожара. На год позднее достигли максимума по абсолютной величине заселенной поверхности стволов деревьев малый сосновый лубоед и вершинный короед. Максимум же относительной величины заселенности отмечен у первого вида на восьмой послепожарный год, а у второго – на пятый. Медленнее всего происходил рост показателей у шестизубчатого короеда, достигая максимальных отметок только на пятый год после пожара.

В первой и второй фазах очага, как и в целом за весь период его функционирования, безраздельно доминировал по величине освоенной поверхности стволов деревьев черный сосновый усач (рис. 16). Только в третьей фазе очага в доминанты вышел малый сосновый лубоед. По структуре ксилофильного энтомокомплекса первую фазу очага можно назвать усачёвой, вторую – лубоедно-усачёвой, третью – короедно-лубоедной. В целом же очаг развивался по усачёвому типу. Высокая доля участия в сложении ксилофильных энтомокомплексов черного соснового усача, который способен заселять только безвозвратно потерявшие свою жизнеспособность деревья, и низкая доля участия вершинного и шестизубчатого короедов – активных видов с хорошо развитой химической коммуникацией, благодаря которой они могут концентрироваться на деревьях, подавляя их резистентность массовостью своих атак, является свидетельством пассивной роли стволовых насекомых на горях 1972 года в сосняках Марийского Полесья.

Исследования показали, что значения встречаемости насекомых-ксилофагов на деревьях текущего отпада, особенно степени освоенности поверхности стволов возрастают по мере увеличения их диаметра (табл. 15), что связано с меньшим их ослаблением и лучшим качеством кормового субстрата, обеспечивающего привлекательность для насекомых. В результате этого максимальная величина заселенной ксилофагами поверхности луба в биотопе приходилась не на центральные ступени толщины деревьев, где величина их отпада по числу и площади поверхности стволов наибольшие, а смещена в сторону более крупных особей (табл. 16). Особенно четко эта тенденция проявляется в первый послепожарный год у малого соснового лубоеда и черного соснового усача. Деревья одинакового размера во второй послепожарный год заселялись ксилофагами полнее, чем в первый, что опять-таки связано с меньшим их ослаблением и лучшим качеством луба.

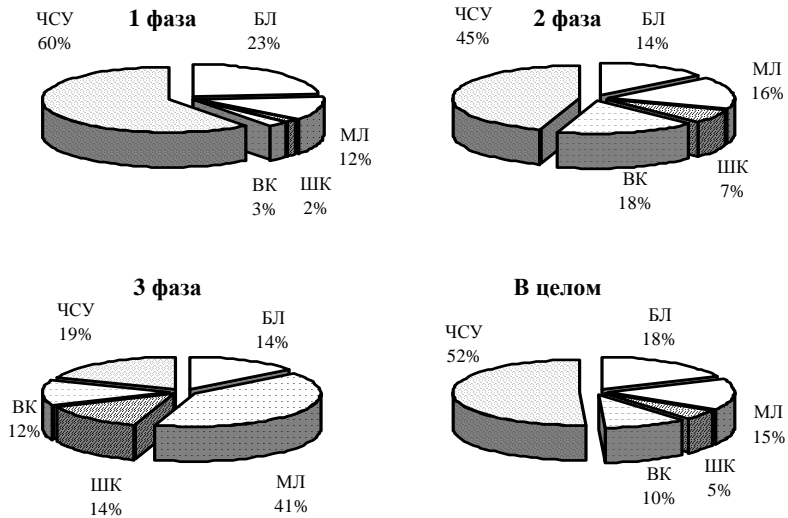


Рис. 16. Структура комплекса стволовых вредителей на гари мезотопных сосняков в различные фазы очага их массового размножения.

Таблица 15

Степень освоения массовыми видами стволовых насекомых деревьев сосны разных ступеней толщины в первые три послепожарных года

Ступень толщины, см	Число модельных деревьев, шт.	Встречаемость (числитель, %) и степень освоения насекомыми типичного района поселения (знаменатель, %)*		
		БЛ	МЛ	ЧСУ
Первый послепожарный год				
12	15	20 / 7	0 / 0	7 / 4
16	20	55 / 14	20 / 1	30 / 5
20	28	71 / 26	36 / 4	57 / 19
24	16	56 / 24	31 / 6	56 / 22
28	11	64 / 31	45 / 7	100 / 56
32	5	80 / 34	60 / 3	80 / 41
Второй послепожарный год				
20	5	60 / 28,9	60 / 3	100 / 48
24	8	87 / 47,9	100 / 14	75 / 34
28	15	87 / 60,3	53 / 13	93 / 50
32	5	100 / 79,4	40 / 11	100 / 48
36	6	100 / 57,3	67 / 10	100 / 60
40	2	100 / 56,8	0 / 0	100 / 65

Примечание: типичным районом поселения большого соснового лубоеда является зона толстой коры дерева, а МЛ и ЧСУ – весь ствол.

**Характер распределения кормовой базы стволовых насекомых в древостое
между деревьями разного диаметра в первые послепожарные годы**

Степень толщины, см	Доля усохших деревьев, %		Доля площади луба, освоенная ксилофагами, %		
	по числу стволов	по площади поверхности стволов	БЛ	МЛ	ЧСУ
Первый послепожарный год					
12	15,8	6,5	1,8	0,0	1,0
16	21,0	14,3	9,5	5,0	3,9
20	29,5	28,9	28,5	27,0	21,6
24	16,8	22,0	23,9	29,6	19,1
28	11,6	18,4	22,1	28,9	39,8
32	5,3	9,9	14,2	9,5	14,5
Итого	100	100	100	100	100
Второй послепожарный год					
16	2,4	1,0	0,9	0,0	0,0
20	11,9	7,3	3,1	1,9	7,1
24	19,0	15,5	13,0	22,3	9,9
28	35,7	35,4	34,4	43,4	35,7
32	11,9	14,0	21,5	14,7	15,2
36	14,3	19,5	20,1	17,7	23,0
40	4,8	7,3	7,0	0,0	9,1
Итого	100	100	100	100	100

Популяционная динамика малого соснового лубоеда

Одним из наиболее массовых видов стволовых насекомых на гарях 1972 года в Марийском Полесье являлся, как свидетельствуют приведенные выше данные, малый сосновый лубоед *Tomicus minor* Hart. Широкое распространение имел он на гарях и в других регионах [54, 57, 64, 65, 68, 75, 83, 84]. В связи с этим анализ закономерностей его популяционной динамики представляет большой научный и практический интерес. Выбор этого вида ксилофага в качестве модельного объекта обусловлен также тем, что он, в отличие от других стволовых насекомых, оставляет очень четкие следы своей деятельности, позволяющие безошибочно оценить многие параметры состояния популяции не только на свежеусохших деревьях, но и на старом сухостое.

Исследования показали, что вспышка массового размножения лубоеда на гари 1972 года развивалась по полному градационному циклу, однако прохождение всех фаз было очень быстрым: каждая из них завершалась в течение 1-2 лет. Численность жуков, поселившихся на деревьях в первый послепожарный год (табл. 17), не превышала отметок

резерваций, что свидетельствует об отсутствии иммиграции насекомых из окружающих гари насаждений или же слабо её выраженной. Интенсивная эмиграция молодых жуков лубоеда началась лишь на второй год после пожара и достигла максимума на третий, составив 75,2 тыс. экз./га. Общая численность мигрировавших жуков, учитывая их двухлетнюю способность к размножению [20, 93], была еще выше и достигала 114,7 тыс. экз./га. Однако, несмотря на значительную величину эмиграции жуков лубоеда, образования миграционных очагов его в окружающих насаждениях не отмечено, что связано с особенностями гарей 1972 года, о чем отмечалось выше. Следует также отметить, что численность жуков, эмигрировавших в окружающие насаждения в период кульминации вспышки была в несколько раз меньшей, чем на гарях 1980 года в Башкирском заповеднике, где, по данным исследователей [54, 68], возникли его миграционные очаги. Общая картина процесса разлета жуков с гарей в целом сходна с той, которая была оценена В.Н. Старком [83] с помощью оригинально поставленного опыта (рис. 17).

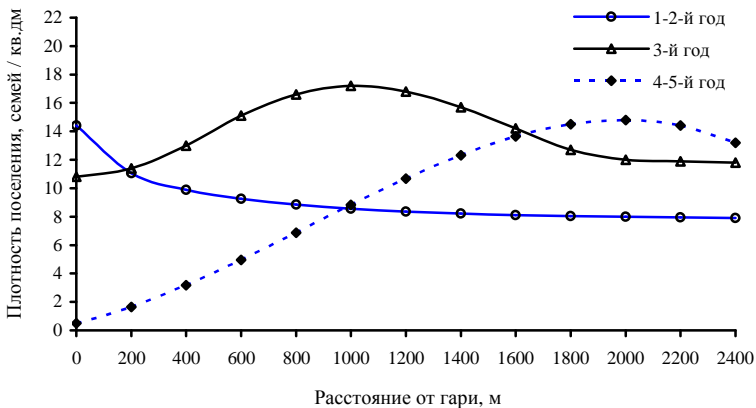


Рис. 17. Изменение плотности поселения *Tomicus minor* Hart на ловчих деревьях, выложенных на разном удалении от гари (по данным В.Н. Старка, 1931).

Максимум заселенной лубоедом поверхности стволов деревьев и численности жуков родительского поколения был отмечен на третий год после пожара, однако число жуков, поселившихся во время пика вспышки, превышало максимальные отметки резерваций всего в 1,5 раза. Спад численности жуков родительского поколения лубоеда про-

Таблица 17

Динамика популяционных показателей малого соснового лубоеда на гари мезотопных сосняков Марийского Полесья

Показатель состояния популяции	Значение показателя по годам вспышки размножения							
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
1. Встречаемость на деревьях текущего отпада, %	31	59	35	45	50	76	100	100
2. Относительная заселенность деревьев текущего отпада, %	4,4	10,6	16,2	11,7	13,6	33,3	30,0	47,1
3. Заселенная площадь поверхности деревьев, м ² / га	34,6	101,0	101,6	51,5	12,1	23,3	16,8	19,5
4. Численность жуков родительского поколения, тыс. экз. / га	9,5	47,1	79,0	43,6	10,4	24,6	17,7	22,0
5. Численность жуков молодого поколения, тыс. экз. / га	37,7	121,7	118,8	55,2	4,7	23,8	7,8	14,6
6. Баланс численности жуков, тыс. экз. / га	-	+9,4	-42,7	-75,2	-44,8	+19,9	-6,1	+14,2
7. Плотность поселения, семей на 1 дм ²	1,37	2,33	3,89	4,34	4,30	5,29	5,27	5,65
8. Продукция (выход молодых жуков), экз. / дм ²	10,90	12,05	11,69	11,00	3,87	10,23	4,62	7,48
9. Энергия размножения, отн. единицы	3,98	2,59	1,50	1,27	0,45	0,97	0,44	0,66
10. Средняя длина маточного хода, мм	75	64	64	55	50	59	62	63
11. Суммарная длина маточных ходов, мм / дм ²	103	149	249	239	215	312	327	356
12. Степень насыщенности заселенного пространства, %	30	44	73	70	63	92	96	105
13. Кормозатраты на выход одного молодого жука, дм ²	0,09	0,08	0,08	0,09	0,26	0,10	0,22	0,13
14. Выживаемость потомства во время подкорового развития, %	38,5	28,9	16,7	16,3	6,3	11,7	5,0	7,5
15. Коэффициент сопротивления поселению, %	39	66	110	123	122	150	150	161
16. Коэффициент успешности продуктивности, %	38	42	41	39	14	36	16	26
17. Коэффициент успешности подкорового развития, %	53	46	41	40	14	40	18	30
18. Коэффициент экологических условий в биотопе, %	1,7	4,5	6,6	4,6	1,9	12,0	4,8	12,2

должался в течение двух лет и был связан с сокращением кормовой базы. На пятый год после пожара отмечалась депрессия состояния популяции. В последующие три года (1978-1980) численность жуков лубоеда вновь возросла и удерживалась практически на одном уровне. Максимум численности молодого поколения лубоеда отмечался на второй год после пожара и превышал максимальную отметку резерваций в 5,2 раза. Изменение значений показателя во время остальных фаз градационного цикла происходило аналогично изменению численности жуков родительского поколения.

В процессе развития очага происходили не только количественные, но и качественные изменения состояния популяции лубоеда: плотность его поселения, суммарная длина маточных ходов, степень насыщенности заселенного пространства и коэффициент сопротивления поселению неуклонно возрастали, а энергия размножения и выживаемость потомства в период подкорового развития снижались. Величина продукции лубоеда, т.е. плотности его молодого поколения на кормовом субстрате, в первые четыре года функционирования очага была на высоком и довольно стабильном уровне, соответствующим «норме» данного вида, установленной многими исследователями. Так, З.С. Головянко [19], проводя в 1926 году исследования на Украине, установил, что продукция лубоеда составляет в среднем $10,5 \text{ экз./дм}^2$ независимо от плотности его поселения на деревьях. А.И. Ильинский [44] высказал мысль о том, что данному виду присуща, вероятно, константность продукции, величина которой составляет $11,3 \text{ экз./дм}^2$. Точно такие же величины были установлены В.Н. Старком [83], проводившим в 1920-г годах исследования на горях Брянского лесного массива, и Л.В. Кирстой [50], который в 1972 году занимался изучением особенностей развития популяции лубоеда в сосняках Мордовского заповедника. Величина продукции на объектах наших исследований резко снижалась лишь в 1977 и 1979 годах, когда популяция лубоеда находилась в депрессии. Относительно стабильным являлся и показатель, характеризующий кормозатраты на выход одного молодого жука.

Условия развития лубоеда на горях 1972 года в Марийском Полесье в целом нельзя признать успешными, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов успешности продуктивности, подкорового развития и биотопических условий.

Расчеты показали, что параметры состояния популяции лубоеда объединяются в два четко выраженных кластера (рис. 18). В первый кластер вошли показатели, характеризующие плотность популяции в биотопе (признаки 1, 2, 7, 15, 11, 12, 6 и 18), во второй – успешность её размножения.

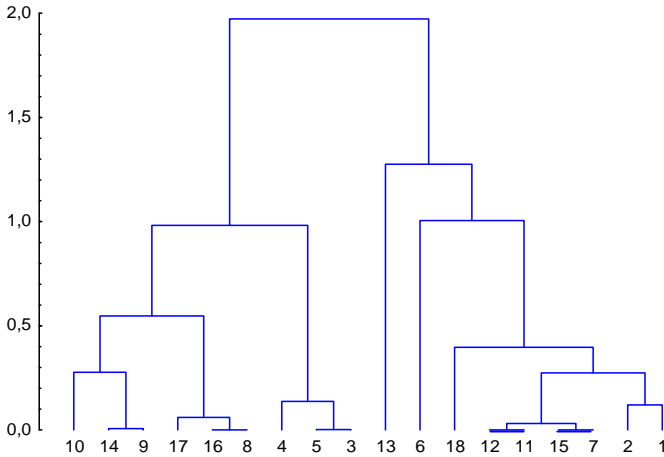


Рис. 18. Дендрограмма сопряженности популяционных показателей стволовых насекомых в очаге их массового размножения на гарях, выполненная способом «дальнего соседа» на основе коэффициента корреляции Пирсона (цифры соответствуют номерам признаков в табл. 17).

При анализе динамики значений показателей создается впечатление, что основным регулятором численности популяции лубоеда на гари являлась плотность его поселения на кормовом субстрате, увеличение которой приводило к снижению выживаемости потомства в период подкорового развития. Такой подход, однако, неверен, поскольку он не учитывает изменения состояния жизнеспособности и резистентности деревьев в процессе развития очага размножения ксилофагов, нарушая принцип единственного различия. Для того чтобы соблюсти данный принцип необходимо рассмотреть роль внутривидовой конкуренции не в динамике, а в статике, т.е. между деревьями в пределах одного календарного года. Расчеты показали, что величина продукции лубоеда (Y , экз./дм²) связана нелинейной зависимостью с двумя параметрами: степенью освоенности им поверхности стволов (X , доля единицы) и плотностью его поселения на дереве (Z , семей/дм²), причем роль последнего из них является невысокой. Уравнения регрессии, описывающие данную зависимость для первых двух послепожарных лет, имеют следующий вид:

- для 1973 года: $Y = 18,25 \cdot X^{0,347} \cdot Z^{0,140}$; $R^2 = 0,504$;
- для 1974 года: $Y = 23,19 \cdot X^{0,485} \cdot Z^{0,115}$; $R^2 = 0,564$.

Если же рассматривать изменение величин продукции и плотности поселения лубоеда в пределах одного дерева, располагая точки учета по градиенту длины ствола, то в этом случае связь величин этих показателей оказывается прямой и тесной: жуков поселяется больше там, где обеспечиваются лучшие условия для выхода потомства (рис. 19), что полностью согласуется с литературными данными [6, 49, 50], указывая на наличие у насекомых-ксилофагов четко выраженного так называемого «эффекта группы», обнаруженного у многих видов организмов.

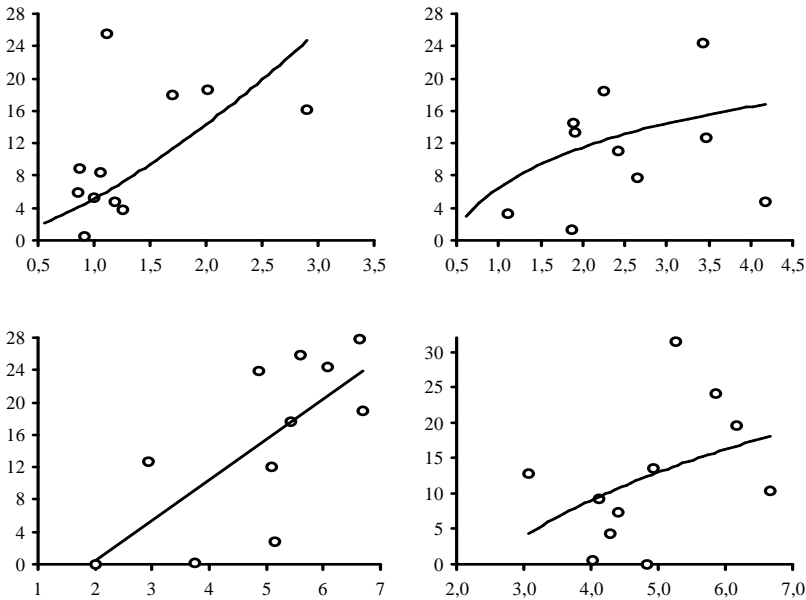


Рис. 19. Изменение плотности поселения малого соснового лубоеда на деревьях, заселенных им в различные годы после пожара (1973, 1974, 1975 и 1978 гг. соответственно). По оси абсцисс – плотность поселения, семей/дм²; по оси ординат – продукция, шт./дм².

Для анализа взаимозависимости между этими двумя популяционными параметрами все исследователи [19, 44, 72-74] использовали усредненные данные, упуская из виду пределы их изменчивости, возникающей в результате различия экологической обстановки, складывающейся на деревьях в период подкорового развития ксилофагов. При анализе

зависимостей биологических показателей лучше использовать точечный график, преимущество которого заключается в наглядном отражении всего разнообразия их значений, что позволяет экологу получить значительно больше информации, чем оперирование средними величинами. Данные графики, к сожалению, пока редко используемые исследователями, являются очень ёмкими и компактными носителями информации. На графике, построенном по данным учета лубоеда на 1362 круговых палетках, заложенных в различных точках ствола деревьев, произрастающих в различных биотопах, видно, что точки рассеяны на довольно обширном, но замкнутом поле, которое ограничено снизу осью абсцисс, а сверху линией, проходящей через точки максимальных значений показателя продукции (рис. 20). С биологических позиций это поле отражает продуктивность популяции лубоеда во всем диапазоне разнообразия экологических условий, а функция $Y_{sup.} = f(x)$, отражая правило Олли (недонаселенность также вредна для популяции, как и перенаселенность), показывает биологический предел продуктивности вида при изменении плотности его поселения на благоприятном кормовом субстрате. Данную кривую, которая имеет четко выраженную точку оптимума, описывает уравнение регрессии $Y = 32,82 \cdot X \cdot \exp(-0,103 \cdot X^{1,187})$, где Y - значение продукции лубоеда, шт./дм²; X - значение плотности его поселения, семей/дм².

Результаты исследований, таким образом, показывают, что полной гибели потомства лубоеда при развитии его в оптимальных экологических условиях не происходит не только во всем диапазоне эмпирических значений плотности поселения, но и даже при тех значениях, когда теоретически, по А.И. Ильинскому [44], должно наблюдаться полное вымирание в результате «самоудушения» (при $X = 15,5$ семей/дм²). Прямое доказательство этого факта было обнаружено нами в 1996 году в заповеднике «Большая Кокшага» на 80-летнем дереве в здоровом сосняке лишайниково-мшистом: здесь на палетке площадью 10,2 дм², взятой в середине района поселения лубоеда, продукция составляла 13,63 шт./дм² при плотности поселения 21,08 семей/дм². Причем в других частях района поселения лубоеда на дереве значения продукции и плотности поселения были значительно ниже, т.е. и на этом объекте связь данных популяционных параметров была прямой, что подтверждает всеобщность наличия «эффекта группы» у лубоеда и отсутствия у него конкурентной борьбы за ресурсы. В его популяции скорее имеет место протокооперация или взаимопомощь, позволяющая жукам успешнее

заселять деревья, подавляя их сопротивление массовостью своих атак. Этот вид поселяется на кормовом объекте с плотностью, которая не превышает порог, обеспечивающий подавление его резистентности. Если плотность поселения жуков окажется ниже этого порога, то всё потомство лубоеда погибнет. Поселяться же с более высокой плотностью жуки избегают.

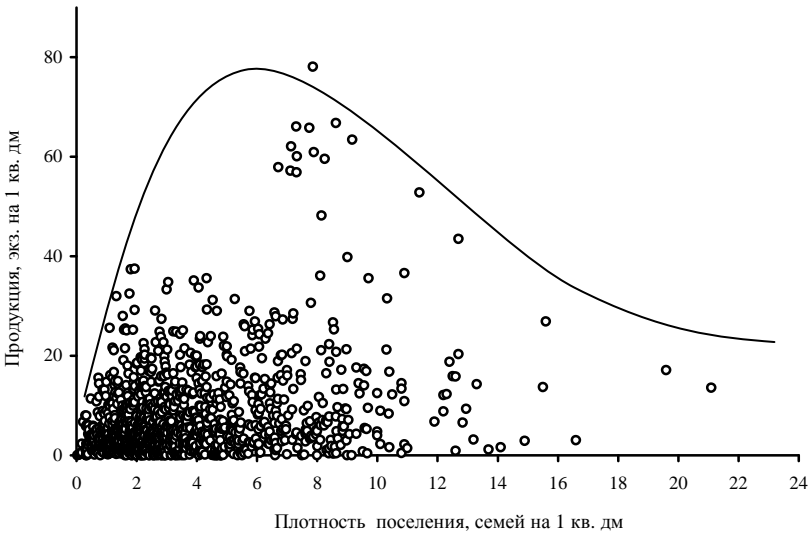


Рис. 20. Изменение значений продукции *Tomicus minor* Hart. в различных биотопах в зависимости от плотности его поселения на стволах деревьев.

В процессе развития очага размножения лубоеда изменялся также и характер распределения его поселений по градиенту длины ствола дерева (рис. 21). В первые два послепожарных года его поселения можно было встретить с равной вероятностью практически в любой точке ствола, заключенной в интервале от 0,05 до 0,95 относительной высоты дерева. По мере развития очага поселения стали чаще встречаться в диапазоне 0,2-0,4 относительной высоты дерева и характер распределения постепенно приближался к некоторому «стандарту», присущему лубоеду в условиях резерваций [86].

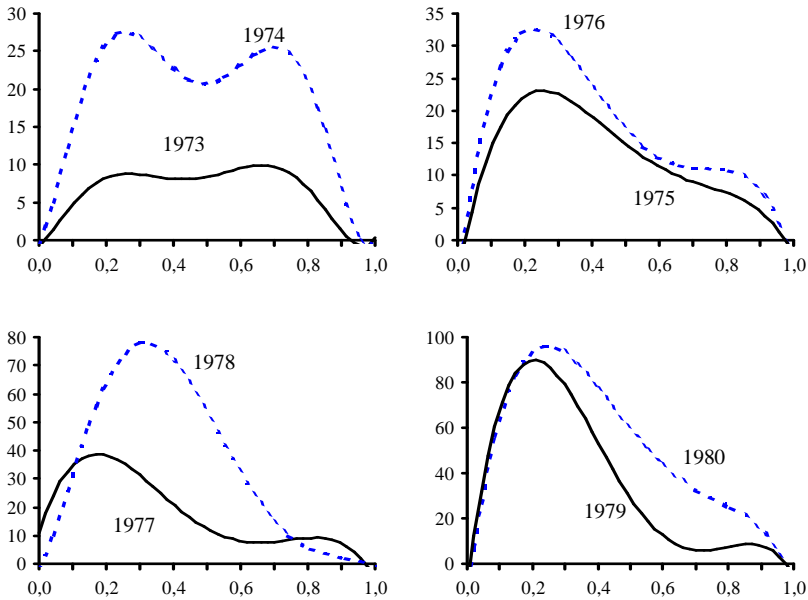


Рис. 21. Характер распределения встречаемости поселений малого соснового лубоеда на гнях в различные годы после пожара в пределах ствола дерева. По оси абсцисс – относительная высота дерева, доли единицы; по оси ординат – вероятность встреч, %.

Оценка роли стволовых насекомых в процессе послепожарного отпада деревьев

В отношении оценки роли стволовых насекомых в процессе отпада деревьев среди специалистов нет пока единого мнения, поскольку отсутствуют какие-либо количественные критерии. Позиция автора данной статьи по этому вопросу была достаточно ясно изложена в публикации [30], суть которой сводится к тому, что насекомые-ксилофаги – полноправные, вездесущие и необходимые элементы лесных экосистем. Эволюционно они приспособились к питанию тканями ослабленных и отмирающих деревьев, взаимодействуя с ними по типу «паразит-хозяин» и обеспечивая за счет отрицательной обратной связи высокую устойчивость биогеоценозов. В здоровом лесу ксилофаги выполняют важные экологические функции, связанные с регуляцией внутривидовых отношений древостоя и ускорением круговорота веществ в приро-

де, выполняемой путем разложения тканей деревьев, безвозвратно потерявших свою жизнеспособность. Тот же самый процесс происходит и в насаждениях, ослабленных действием каких-либо факторов. Насекомые-ксилофаги и древостой образуют своеобразные консорции, т.е. комплексы неразрывно связанных между собой организмов. Отмечаемые многими исследователями вспышки массового размножения этих насекомых, которые приводят не только к резкому подъему уровня текущего отпада деревьев, но и иногда значительному расстройству древостоев или их полному разрушению, - не причина, всего лишь следствие, внешний симптом «болезни» экосистемы, свидетельство нарушения в ней природного равновесия. Отрицательное воздействие на древостой насекомые-ксилофаги могут оказывать только в крупных очагах их массового размножения на фазе разреживания, когда возросшей их численности уже не хватает обычной пищи и они вынуждены заселять жизнеспособные деревья. Это происходит в результате инерционного запаздывания в механизме саморегуляции экосистемы. У этих насекомых, однако, выработался ряд важных адаптационных приспособлений, направленных на предотвращение подобных ситуаций или, по крайней мере, на смягчение их последствий.

Проведенные нами исследования показали, что при выборе кормового объекта эти насекомые идут, как и все хищники, по пути наименьшего сопротивления - их «жертвами» становятся, как правило, наиболее ослабленные особи, состояние которых является своеобразным индикатором жизнеспособности всей популяции: чем выше сопротивляемость (резистентность) жертв, тем выше жизнестойкость всей популяции. Исходную жизнеспособность деревьев текущего отпада, как показали наши исследования [29, 32, 82], наилучшим образом отражает индекс резистентности ϑ , вычисляемый по формуле:

$$\vartheta = \text{ВН} / \{6,1 \cdot [1 - \exp(-0,185 \cdot D)]\};$$

где ВН – видовая насыщенность комплекса стволовых вредителей, численно соответствующая числу видов, поселившихся в среднем на одном дереве ($\text{ВН} = 0,01 \cdot \sum W_i$; где W_i - встречаемость i -того вида, %); D – средний диаметр заселенных деревьев, см.

Исходную жизнеспособность заселенных стволовыми насекомыми деревьев отображает также относительная плотность поселения на них видов-пионеров. Так, эмпирически нами было установлено, что малый сосновый лубоед успешно заселял абсолютно здоровые деревья и вызывал их отмирание в том случае, если плотность его поселения превышала порог 6 семей/дм². Следовательно, отношение фактического и порогового значений плотности поселения лубоеда является индексом жиз-

неспособности дерева (Ψ). Корень квадратный произведения индексов резистентности и жизнеспособности будет характеризовать индекс исходной живучести дерева (Ω). Использование данных показателей в практике лесозащиты позволяет объективнее оценить степень ослабленности деревьев и по-иному взглянуть на роль стволовых насекомых в процессе распада древостоев. Результаты проведенных нами исследований убедительно показывают, что роль насекомых-ксилофагов на гарях 1972 года в процессе послепожарного распада сосновых древостоев, особенно в первые два года, когда погибло подавляющее число деревьев, была достаточно пассивной, заключающейся в утилизации тканей деревьев, безвозвратно утративших свою жизнеспособность (табл. 18).

Таблица 18

Значения параметров исходной жизнеспособности деревьев в сосняках, поврежденных низовым пожаром средней силы

Год	Значение параметров*					
	D, см	a	Ψ	BH	ϑ	Ω
1973	21,2	1,37	0,23	2,15	0,36	0,29
1974	29,3	2,33	0,39	3,67	0,60	0,48
1975	29,3	3,89	0,65	3,48	0,57	0,61
1976	28,4	4,34	0,72	3,60	0,59	0,65
1977	30,4	4,30	0,72	4,50	0,74	0,73
1978	28,5	5,29	0,88	4,41	0,73	0,80
1979	26,7	5,27	0,88	4,60	0,76	0,82
1980	26,3	5,65	0,94	3,80	0,63	0,77

***Примечание:** D - средний диаметр заселенных деревьев, см; a – средняя плотность поселения малого соснового лубоеда, семей/дм²; Ψ – индекс жизнеспособности деревьев; BH – индекс видовой насыщенности комплекса стволовых вредителей; ϑ - индекс резистентности деревьев; Ω - индекс живучести деревьев, оцененный по комплексу параметров.

Заключение

Результаты исследований позволяют сделать следующие выводы.

1. Воздействие лесных пожаров 1972 года на лесные экосистемы Марийского Полесья было сильным и одномоментным, так как массово пожары продолжались всего пять дней в августе, за это время возникло 96% площади гарей.

2. Структура горельников, основная доля которых образовалась в результате верховых пожаров, была неблагоприятной для развития очагов массового размножения стволовых насекомых.

3. Основная масса сухостоя возникла на горях в первые 3-4 года после пожара. При этом наибольшая величина отпада деревьев отмечалась в первый послепожарный год, а по площади поверхности стволов – на второй.

4. Постпирогенная реабилитация состояния древостоев представляет собой сложный и длительный процесс, происходящий поэтапно. Быстрее всего стабилизируется в насаждениях величина древесного отпада и несколько медленнее изменяется внешний вид крон. Послепожарные же травмы ствола и корневых лап, снижающие жизнеспособность деревьев и способствующие поражению их патогенами, не зарастают длительное время, а иногда и в течение всей жизни.

5. Процесс дифференциации деревьев на категории живых и мертвых происходит довольно быстро при слабом или же, наоборот, сильном повреждении их огнем. При низовых пожарах средней интенсивности отпад в древостоях не прекращается полностью даже спустя 20 лет после пожара. Внешний вид крон полностью восстанавливается у подавляющего числа оставшихся живыми деревьев лишь спустя 15 лет после пожара.

6. Динамика выживаемости деревьев, тренд которой описывается функцией $W = (100 - m) \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$, имеет не только монотонно убывающий, но и волнообразный характер, особенно четко выраженный в группе сильно ослабленных особей, получивших наиболее тяжелые травмы.

7. Величина послепожарного отпада деревьев зависит в основном от двух параметров: размера деревьев и силы пожара, косвенным показателем которой являлась высота нагара на стволах. Математические модели, включающие эти показатели, позволяют достаточно уверенно прогнозировать интенсивность процесса распада древостоев и своевременно принимать решения по проведению необходимых лесохозяйственных и лесозащитных мероприятий.

8. Величину кормовой базы стволовых вредителей на горях сосновых насаждений, ее размерную структуру и динамику в первый послепожарный период, особенно опасный в лесозащитном плане, можно успешно прогнозировать, используя систему эмпирических математических уравнений. Наибольшая опасность зарождения очагов массового размножения стволовых вредителей возникает в том случае, когда размер их кормовой базы достаточно велик, а темпы ее поступления год от года возрастают. Этим требованиям в полной мере соответствуют древостои, поврежденные низовыми пожарами средней интенсивности, в которых

отмирает 40...60% деревьев. Они должны стать объектами первоочередного проведения лесозащитных мероприятий.

9. На гарях 1972 года в Марийском Полесье в первичном разрушении тканей поврежденных огнем деревьев сосны участвовало порядка 30 видов насекомых-ксилофагов. Наибольшее разнообразие видового состава ксилобионтов отмечено в первые годы после пожара, чему способствовало обилие кормового субстрата и его разнокачественность. По мере развития очага численность видов в экологических группировках насекомых сокращалась. На 6-8-й годы после пожара на гарях встречалось только 14 видов ксилофагов. Наиболее массовыми за все время развития очага были девять видов: большой и малый сосновые лубоеды, вершинный и шестизубчатый короеды, хвойный полосатый древесинник, усачи (черный сосновый, серый длинноусый, рагий и короткоусый).

10. Структура ксилофильного энтомокомплекса на гарях не была постоянной во времени, она существенно изменялась в ходе постпирогенной сукцессии. Наиболее быстро и полно кормовую базу осваивали два вида насекомых: большой сосновый лубоед и черный сосновый усач. Медленнее всего наращивал численность шестизубчатый короед, достигнув максимальной отметки по заселенности деревьев только на пятый год после пожара. По структуре ксилофильного энтомокомплекса первую фазу очага можно назвать усачёвой, вторую – лубоедно-усачёвой, третью – короедно-лубоедной. В целом же очаг развивался по усачёвому типу, что является свидетельством пассивной роли стволовых насекомых на гарях 1972 года в сосняках Марийского Полесья, условия для развития которых были здесь неблагоприятными.

11. У насекомых-ксилофагов практически отсутствует внутривидовая конкуренция за ресурсы: жуков поселяется больше там, где обеспечиваются лучшие условия для выхода потомства, что указывает на наличие у них четко выраженного «эффекта группы» и протокооперации, позволяющей успешнее заселять деревья, подавляя их сопротивление массовостью своих атак. Жуки поселяются на дереве с плотностью, которая не превышает порог, обеспечивающий подавление его резистентности. Если плотность поселения жуков окажется ниже этого порога, то всё потомство насекомых гибнет. Поселяться же с более высокой плотностью они избегают.

12. Управляющим звеном в лесных экосистемах является древостой, объединенный с остальными биотическими компонентами петлями обратной связи. Рост численности насекомых-ксилофагов возможен лишь

при наличии определенного числа пригодных для заселения деревьев. Их недостаток или отсутствие автоматически приводит к увеличению плотности поселения стволовых насекомых на кормовых объектах и возрастанию смертности их потомства от резинозиса, деятельности энтомофагов и конкурентов. При ведении лесозащитного мониторинга следует оценивать, в первую очередь, не состояние популяций насекомых-ксилофагов, а состояние популяции древесного растения. Это положение должно быть положено и в основу прогнозных моделей.

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-во, 1976. С. 86-93.
2. Агафонов А.Ф., Куклин Л.В. Стволовые вредители сосны на гарях // Лес. хоз-во. 1979. № 10. С. 55-57.
3. Агафонова Т.А. Гари в сосновых лесах как очаги размножения ксилофагов // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск, 1980. С. 132-142.
4. Агроклиматические ресурсы Марийской АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. 107 с.
5. Амосов Г.А. Некоторые закономерности развития лесных низовых пожаров // Возникновение лесных пожаров. – М.: Наука, 1964. С. 152-183.
6. Бородин А.Л. Подход к изучению популяционной экологии стволовых насекомых // Зоол. журн. 1976. Т.55. Вып. 2. С.237-249.
7. Бородин А.Л. Распределение некоторых видов короедов по стволу заселенного дерева // Молодежная науч. конф., посвященная 100-летию со дня рождения В.И. Ленина: Тез.докл. – М.: МГУ, 1970. С. 5-7.
8. Бородин А.Л. Теоретическое обоснование единой системы учета стволовых вредителей на территории СССР // Проблемы защиты таежных лесов. Матер. совещ. – Красноярск, 1971. С. 16-19.
9. Валендик Э.Н., Матвеев П.М., Софронов И.А. Крупные лесные пожары. – М.: Наука, 1979. 198 с.
10. Васильева Д.П. Ландшафтная география Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1979. 134 с.
11. Войнов Г.С., Софронов М.А. Прогнозирование отпада в древостое после низовых пожаров // Современные исследования типологии и пирологии леса. – Архангельск, 1976. С. 115-121.
12. Войнов Г.С., Третьяков А.М. Прогнозирование послепожарного отпада в сосняках по относительной высоте нагара и диаметру стволов // Лес. хоз-во.-1988. № 9. С. 29-31.

13. Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. – М.: Высшая школа, 1963. 324 с.
14. Воронцов А.И. Патология леса. – М.: Лесн. пром-сть, 1978. 272 с.
15. 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-во, 1976. С. 94-101.
16. Галасьева Т.В. Видовой состав, экологические комплексы и распространение стволовых вредителей на гарях в Московской области // Науч. тр. МЛТИ. 1975. Вып. 66. С. 168-170.
17. Галасьева Т.В. Изменение состояния насаждений в послепожарные годы в Московской области // Вопросы защиты леса: Тр. ин-та / Моск. лесотехнич. ин-т. 1978. Вып. 105. С. 62-69.
18. Галасьева Т.В. Локализация очагов стволовых вредителей на гарях 1972 года в Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1977. 19 с.
19. Головянко З.С. К методике учета зараженности сосен короedами // Труды по лесному опытному делу Украины. – Киев, 1926. Вып. IV. С. 3-87.
20. Грезе Н.С. К вопросу о возобновительном питании малого соснового лубоеда (*Blastophagus minor* Hart.) // Труды по лесному опытному делу Украины. – Киев, 1926. Вып.5. С. 3-31.
21. Данилов М.Д., Смирнов В.Н. Экологические условия лесовосстановления на гарях Марийской АССР // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1976. С. 56-65.
22. Данилов М.Д., Шведов Е.И. Жизнеспособность древостоев и деревьев, пораженных огнем // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1976. С. 43-53.
23. Демаков Ю.П. Роль миграционных процессов в динамике численности стволовых вредителей // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними: Тез. докл. Всес. совещ. – М.: ВНИИЛМ, 1981. С. 58-60.
24. Демаков Ю.П. Динамика численности малого соснового лубоеда в послепожарный период на гарях 1972 года в Марийской АССР // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье. – М.: ВНИИЛМ, 1986. С. 99-108.
25. Демаков Ю.П. Повышение информативности популяционных показателей короedов // Организация лесохозяйственного производства, охрана и защита леса. Экспресс-информ. ЦБНТИлесхоз. 1988. Вып.2. С. 7-11.
26. Демаков Ю.П. Оптимизация учета численности насекомых-ксилофагов на модельных деревьях // Лес. хоз-во. 1989. № 10. С. 41-44.
27. 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.
28. Демаков Ю.П. Результаты многолетних мониторинговых наблюдений за состоянием кормовой базы ксилофильных насекомых в сосняках Марий Эл //

Лесохоз. информ.: Научно-техн. информ. сб. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. Вып. 7. С. 22-33.

29. Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) – Йошкар-Ола: Изд-во «Периодика Марий Эл», 2000. 415 с.

30. Демаков Ю.П. Об убиквитарности и презумпции невинности насекомых-ксилобионтов // Экологические основы рационального лесопользования в Среднем Поволжье. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. С. 27-30.

31. Демаков Ю.П. Защита растений. Жизнеспособность и жизнестойкость древесных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. 73 с.

32. Демаков Ю.П. Структурная организация комплексов насекомых-ксилобионтов сосняков // Экология и леса Поволжья: Сб. науч. статей. Вып. 2. – Йошкар-Ола, 2002. С. 349-365.

33. Демаков Ю.П. Климат заповедника и характер изменчивости основных метеорологических показателей // Науч. тр. государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. – Йошкар-Ола, 2005. С. 125-150.

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., Калинин К.К. Лесоводство. Ведение хозяйства в лесах, поврежденных пожарами: Учеб. пособие – Йошкар-Ола, МарГТУ, 2003. 136 с.

36. Демаков Ю.П., Калинин К.К., Иванов А.В. Послепожарный отпад в сосняках и его прогнозирование // Лес. хоз-во. 1982. № 6. С. 51-53.

37. Демаков Ю.П., Маслов А.Д. Прогноз протекания вспышек массового размножения стволовых вредителей на гарях сосновых насаждений // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. науч. тр. – Пушкино, 2003. С. 32-47.

38. 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. – М.: ВНИИЛМ, 1984. С. 74-84. Деп. в ЦБНТИлесхоз 01.10.1984 г., № 331 лх.

39. Демаков Ю.П., Эрская Г.Г. Лесопатологическая оценка состояния подроста сосны на гарях 1972 года в Марийской АССР // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1982. Вып. 7. С. 122-128.

40. Денисов А.К. Состояние горельников и их классификация в Марийской АССР // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1976. С. 34-42.

41. Денисов А.К. Лесные пожары в лесном Среднем Заволжье в 1921 и 1972 гг. и их уроки // Горение и пожары в лесу: Материалы первого Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. – Красноярск: ИЛИД, 1979. С. 16-26.

42. Добрынин Б.Ф. Геоморфология Марийской автономной области // Землеведение. 1933. Т. XXXV. - Вып. 2-3. С. 149-217.

43. Евдокименко М.Д. Жизнеспособность деревьев после низового пожара // Вопросы лесной пирологии. – Красноярск, 1974. С. 167-196.

44. Ильинский А.И. Закономерности в размножении малого соснового лубоеда и теоретические обоснования мер борьбы с ним в лесу // Защита растений от вредителей. – Л., 1926. Т.5. № 5-6. С. 523-542.
45. Калинин К.К. Воздействие крупных пожаров на лесные фитоценозы и система лесохозяйственных мероприятий по ликвидации их последствий (на примере лесных пожаров 1921 и 1972 гг. в лесном Среднем Заволжье): Дисс. ... д-ра с.-х. наук по спец. 06.03.03. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. 449 с.
46. Калинин К.К., Демаков Ю.П., Иванов А.В. Послепожарный отпад в сосняках и его прогнозирование // Лес. хоз-во. 1982. № 6. С. 51-53.
47. Катаев О.А., Мозолевская Е.Г. Экология стволовых вредителей (очаги, их развитие, обоснование мер борьбы): Учебное пособие. – Л.: ЛТА, 1981. 88 с.
48. Кедров Н.И. Очерк лесов Казанского края. – Казань, 1923. 124 с.
49. Кирста Л.В. Распределение короедов в районе поселения // Беловежская пушча. – Минск: Ураджай, 1976. Вып.10. С. 125-135.
50. Кирста Л.В. Регуляция численности малого соснового лубоеда // Беловежская пушча. – Минск: Ураджай, 1974. Вып.8. С. 158-178.
51. Колобов Н.В. Климат Среднего Поволжья. – Казань, 1968. 252 с.
52. Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. Современное состояние исследований насекомых-ксилофагов в таежной зоне Европейской части СССР // Животный мир южной тайги. – М.: Наука, 1984. С. 132-164.
53. Куусела К. Природная и антропогенная динамика европейских бореальных лесов // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 50-55.
54. Лебедева Г.С., Галасьева Т.В. Особенности развития очагов стволовых вредителей на гарях Башкирского заповедника // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. МЛТИ. 1980. Вып. 123. С. 138-141.
55. Мамаев Б.М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока. – М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.
56. Маслов А.Д., Демаков Ю.П. Прогноз угрозы жизнеспособности сосновых насаждений на гарях // Санитарное состояние и комплекс мероприятий по защите лесов, пострадавших от лесных пожаров 1972 года: Материалы научно-практ. совещ. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2002. С. 25-28.
57. Маслов А.Д., Кутеев Ф.С., Прибылова М.В. Стволовые вредители леса. – М.: Лес. пром-сть, 1973. 144 с.
58. Маслов А.Д., Матусевич Л.С., Русов Ю.Н., Демаков Ю.П. Развитие очагов стволовых вредителей на гарях 1972 года // Защита леса от вредителей и болезней. – М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 123-147.
59. Матвеев В.А., Агапитова Н.А., Фоминых Т.Ю. Изменение почвенной фауны соснового леса под влиянием лесного пожара // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1976. С. 65-68.
60. Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1948. 124 с.

61. Методические рекомендации по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2006. 108 с.

62. Мозолевская Е.Г. Изучение популяционных особенностей короедов: Методические указания к УИРС и НИРС. – М.: МЛТИ, 1981. 40 с.

63. Мозолевская Е.Г. Влияние сосновых насаждений на динамику численности короедов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Доклады на 34 ежегодном чтении 3 апр. 1981 г. – Л.: Наука, 1982. С. 3-24.

64. Мозолевская Е.Г. Анализ популяций сосновых лубоедов // Лесная энтомология: Тр. ВЭО. – Л.: Наука, 1983. Т. 65. С. 19-40.

65. Мозолевская Е.Г. Экология популяций сосновых лубоедов и стратегия управления их численностью: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1983.- 34 с.

66. Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В. Стволовые вредители на гарях // Защита растений. 1975. № 3. С. 48-49.

67. Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В. Динамика численности большого соснового лубоеда на гарях Московской области // Доклады МОИП: Зоология и ботаника, I полугодие 1976. – М., 1978. С. 51-54.

68. Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В., Лебедева Г. С. Особенности расселения стволовых вредителей в окружающих гари насаждениях // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. трудов. – Л.: ЛТА, 1981. Вып. 6. С. 75-77.

69. Мошкова З.В., Агафонов А.Ф. Формирование и развитие очагов стволовых вредителей сосны на гарях // Лесн. хоз-во. 1976. № 2. С. 82-83.

70. Наставление по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей лесов / Сост.: А.Д. Маслов, Ф.С. Кутеев, М.В. Прибылова. – М.: Гослесхоз СССР, 1975. 88 с.

71. Овчинников А.Р. Научно-исследовательская работа КИИХиЛ и ПЛТИ в лесах и горельниках МАО (1920-1931 гг.) // Изв. ПЛТИ. Вып. 1 (23). – Йошкар-Ола, 1933.

72. Паньшин И.В. О теоретической концепции самоудушения короедов // Вест. сельхоз. науки. 1962. № 3. С. 133-134.

73. Паньшин И.В. Значение естественных регуляторов численности малого соснового лубоеда // Вест. сельхоз. науки. 1963. № 6. С. 108-111.

74. Паньшин И.В. Естественное регулирование численности малого соснового лубоеда и обоснование методов борьбы с вредителями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж. 1964. 17 с.

75. Прозоров С.С. Гари в сосновых лесах как очаги заражения // Тр. Сибирского ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства. – Омск. 1929. Т.12. Вып. 1-3. С. 35-86.

76. Реймерс Н.Ф., Малышев Л.И. Нарушенность лесов Средней Сибири // Сезонная и вековая динамика природы Сибири. – Иркутск, 1963. С. 74-105.

77. Романов В.Е. Влияние низовых пожаров на отпад насаждений // Лесн. хоз-во. 1968. № 5. С. 22-23.

78. Русов Ю.Н. Демаков Ю.П., Выживаемость короедов сосны на гарях 1972 года в фазах затухания и депрессии очагов // Надзор за вредителями и бо-

лезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними: Тез. докл. Всес. совещ. – М.: ВНИИЛМ, 1981. С. 157-158.

79. Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. № 6. С. 23-33.

80. Санников С.Н., Смольникова Л.Г. К методике оценки огневого повреждения деревьев сосны обыкновенной // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Сб. тр. Тюменской ЛОС. – М.: ВНИИЛМ, 1983. Вып. 1. С. 234-253. Деп. в ЦБНТИлесхоз 25.08.1983 г., № 243лх - Д83.

81. Смирнов В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения. – Йошкар-Ола: Маркнигоиздат, 1968. 331 с.

82. Способ оценки жизнеспособности сосновых древостоев: патент РФ на изобретение № 2154372 от 20.08.2000 г. / И.А. Алексеев, Ю.П. Демаков.

83. Старк В.Н. Вредные лесные насекомые. – М.- Л.: Сельхозгиз, 1931. 455 с.

84. Стратонович А.И. Усыхание сосны в различных типах леса после пожара 1920-1921 гг. в Куршинском лесничестве Рязанской губернии // Сб. работ науч. кружков Ленинградского лесного института. – Л., 1928. С. 3-24.

85. Тресцов Б.И. Леса Марийской АССР и ликвидация лесных пожаров 1972 года // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1976. С. 5-14.

86. Трофимов В.Н., Липаткин В.А. Изменчивость поселений стволовых насекомых // Лесоведение. 1986. № 1. С. 51-57.

87. Фуряев В.В. Лесные пожары как экологический фактор формирования тайги // Проблемы лесоведения Сибири. – М.: Наука, 1977. С. 136-147.

88. ЦГА РМЭ: Ф. 306. Оп. 1. Д. 514.

89. Шешуков М.А. Влияние пожаров на развитие таежных биогеоценозов // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. – Красноярск, 1979. С. 81-96.

90. Ширская М.Н. Скрытостволовые вредители леса на гари́х государственного заповедника «Столбы» // Тр. государственного заповедника «Столбы». 1961. Вып. 3. С. 111-165.

91. Шлыков Д.Н. Очерк лесного хозяйства Маробласти. – Йошкар-Ола, 1927.

92. Юницкий А.А. Лесоводственная характеристика марийских горельников и восстановительные процессы на гари́х 1921 года по данным Марийской экспедиции 1926 г. // Изв. ПЛТИ. Вып. 1 (23). – Йошкар-Ола, 1933.

93. Яцентковский А.В. Питание, возраст и продолжительность жизни сосновых лубоедов (сем. *Ipidae*) // Зап. Белорус. ин-та сельск. и лесного хоз-ва. – Минск, 1925. Вып. 8-9. С. 272-296.

POSTPYROGENIC DYNAMICS OF XYLOPHILOUS ENTOMOCOMPLEX IN PINE FORESTS OF THE MARI POLES'YE

Yu.P. Demakov

Durable complex observations were performed on the dynamics of xylophilous insect complexes in pine forests of the Mari Poles'ye, damaged by fires in 1972. It was shown that post-fire rehabilitation of the forest stands is a durable process of several stages. The first feature to stabilize in the stands was value of the forest death. Outward appearance of tree crowns changed slower and showed full recovery only 15 years after the fire. Value of the post-fire death mainly depends on two parameters: tree size and fire force, which may be indirectly estimated by the carbon on the trunks. Based on these parameters, a mathematical model has been developed, allowing rather reliable forecasts of the tree stands' degradation and estimates of the trunk predators' feedstuff.

It was found, that primary destruction of the fire-damaged pine trees is due to agency of about 30 species of xylophagous insects, but only 9 species were the most abundant during the whole period. The highest species diversity of insects was marked in the first years after the fire, due to abundance and variety of forage substrata. Two insects appeared the readiest to full utilization of the forage reserve: the pine beetle *Tomicus piniperda* L. and the sawyer beetle (*Monochamus galloprovincialis* Ol.). The bark beetle, *Ips sexdentatus* Boern., was the most slow to increase its numbers, invading the highest amount of trees only on the fifth year after the fire. According to the insect xylophilous complex structure, one can regard the first stage of the process as dominance of the capricorn beetles; at the second stage both long-horned and bast-feeding beetles were numerous; bark-beetles and bast-injuring species prevailed during the third stage. In general, the process developed by the long-horned-beetle type, indicating to passive role of trunk insects on pine forest plots damaged by fire in 1972 in Mari Poles'ye, due to unfavorable conditions for this group.

It was concluded that forest stands perform as a control block in forest ecosystems, being connected with other biota components by means of feedback loops. Numbers of xylophagous insects can increase only when there is a sufficient amount of trees suitable for invasion. In the case the amount of those is not enough, density of pests on the occupied trunk increases significantly, leading to increase mortality index, due to resinosis, entomophagues' agency and competition. While forest-protection monitoring, the forest population state should be estimated first of all, and only after that – situation in the populations of xylophagous insects, thus making the basis for prognoses.