

<https://doi.org/10.25221/kurentzov.35.5>

<https://elibrary.ru/fzlkht>

<https://zoobank.org/References/334C5009-A1B7-422E-9935-9F1586AC69C9>

**ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ДАТИРОВКА ИНВАЗИИ
POLYGRAPHUS PROXIMUS BLANDFORD (COLEOPTERA:
CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ
«ТАГАНАЙ» (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

А.А. Ефременко^{1*}, Д.А. Демидко¹, П.П. Кудрявцев², Н.И. Кириченко^{1,3},
Ю.Н. Баранчиков¹

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск

²ФГБУ «Национальный парк «Таганай», Челябинская обл., г. Златоуст

³ФГБУ «ВНИИКР», Красноярский филиал, г. Красноярск

*Корреспондирующий автор, E-mail: efremenko2@mail.ru

Аннотация. С помощью дендрохронологических методов определено время прихода инвазийного вида – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на территорию национального парка «Таганай» (Челябинская область). Первые деревья пихты сибирской *Abies sibirica* погибли в парке в результате деятельности короёда в 2007–2009 гг., т.е. за 12 лет до вспышки его массового размножения и регистрации значительного отпада деревьев пихты в 2019–2023 гг. Как и повсеместно в его вторичном ареале, в парке инвайдер вначале заселил угнетенные деревья с наименьшим диаметром стволов, затем, нарастив численность, стал нападать на внешне здоровые пихты с более крупным диаметром.

Ключевые слова: уссурийский полиграф, дендрохронологическая датировка инвазии, Россия.

**DENDROCHRONOLOGICAL DATING OF *POLYGRAPHUS PROXIMUS*
BLANDFORD (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE)
INVASION INTO THE NATIONAL PARK “TAGANAY” (CHELYABINSK
REGION)**

A.A. Efremenko^{1*}, D.A. Demidko¹, P.P. Kudryavtsev², N.I. Kirichenko^{1,3},
Yu.N. Baranchikov¹

¹V.N. Sukachev Institute of Forest, FRC KSC Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia.

²Taganay National Park, Chelyabinsk Region, Zlatoust, Russia.

³FGBU “VNI IKR”, Krasnoyarsk Branch, Krasnoyarsk, Russia.

*Corresponding author, E-mail: efremenko2@mail.ru

Abstract. Using dendrochronological methods, the time of arrival of an invasive species, the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) to the territory of Taganay National Park (Chelyabinsk Region) was determined. In the park, *P. proximus* killed the first trees of Siberian fir *Abies sibirica* Ledeb. already in 2007–2009, e.g., 12 years before its outbreak and notable decline of Siberian fir trees in 2019–2023. As commonly observed in its secondary range, the invader first colonized weaken trees with the smallest trunk diameter in the park, and after attacked the firs with a larger diameter, including healthy trees.

Keywords: four-eyed fir bark beetle, dendrochronological dating of invasion, Russia.

ВВЕДЕНИЕ

Polygraphus proximus Blandford, 1894 (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) – агрессивный дальневосточный инвайдер, естественный ареал которого занимает российский Дальний Восток (Приамурье, Приморский край, о. Сахалин и Курильские острова), Японию, Китай (провинции Хэйлунцзян, Гирин), о. Тайвань, п-ов Корея (Старк, 1955; Криволицкая, 1996; Knizek, 2011; Nobuchi, 1979). Поднятия численности популяций этого кородея наблюдаются не только в его вторичном ареале, где им уничтожены крупные массивы древостоев пихты сибирской (*Abies sibirica*) (Кривец и др., 2024), но и в естественном ареале. Так, в Японии короед вызвал массовую гибель деревьев *A. sachalinensis* в 1970-е гг. (Koizumi, 1977), а в 2018 г. заметно ослабил лесные насаждения с преобладанием *A. veitchii* (Takagi, 2018). Также по последним данным, после ураганных ветров на острове Кунашир, полиграф уссурийский в массе размножился на ветровальных деревьях *A. sachalinensis*, а затем переключился на здоровые пихты (Karpov et al., 2024).

В естественном ареале полиграф заселяет следующие виды пихт: *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *A. holophylla*, и основные лесообразующие породы дальневосточной тайги – *Pinus koraiensis*, и *Picea jezoensis* (Куренцов, 1941, 1950; Криволицкая, 1958; Niijima, 1910). Также короед был отмечен на *Pinus densiflora* (Niijima, 1941). В Японии он трофически связан с *A. firma*, *A. homolepis*, *A. mariesii*, *A. veitchii*, *Picea glehnii*, *Larix gmelinii* и *Tsuga sieboldii* (Niijima, 1941; Nobuchi, 1966; Koizumi, 1977; Takagi, 2018).

Во вторичном ареале *P. proximus* впервые был обнаружен в 2006 г. в Московской области, где вызвал усыхание в искусственных посадках *A. sibirica* и *A. balsamea*, а также был найден на ветровальных елях *Picea abies* (Чилахсаева, 2008). Впоследствии короед повредил коллекцию пихт Главного ботанического сада РАН (г. Москва), где нанес ущерб как евро-азиатским, так и североамериканским видам, и был выявлен на новых кормовых объектах: *A. arizonica*, *A. fraseri*, *A. lasiocarpa*, *A. concolor*, *A. gracilis* (Серая и др., 2014). В ходе полевых исследований в очаге массового размножения *P. proximus* в Томской области единично жуки были обнаружены на ветровальном дереве *Picea obovata*, на обломанных ветром крупных сучьях, и в стволе сильно ослабленного дерева *Pinus sibirica*, а также в ветвях *Pinus sylvestris* (Керчев, 2014). В лабораторных условиях было доказано, что уссурийский полиграф может заселять деревья

Larix sibirica (Керчев, 2012). *P. proximus* был обнаружен карантинными службами Новой Зеландии в палетах из *Cryptomeria* sp. (Cupressaceae), привезенных из Японии (Brockhoff et al., 2003); однако не известно, может ли жук пройти на *Cryptomeria* полное развитие.

Агрессивный короед-инвайдер заселяет не только ослабленные, но и здоровые деревья пихты сибирской. Во время атак короед заносит под кору дерева фитопатогенные офиостомовые грибы, тем самым ослабляя его и подготавливая кормовой ресурс для последующего успешного заселения. При интенсивном успешном заселении инвайдер способен привести дерево к усыханию в течение 2–4 лет после первого нападения (Кривец и др., 2015). В очагах массового размножения *P. proximus* осваивает пихты любого возраста, с диаметром ствола от 3 см, что делает его особенно опасным вредителем (Керчев, 2014).

У пихты сибирской отмечена низкая устойчивость к *P. proximus* и к ассоциированному с ним офиостомовому грибу *Grosmannia aoshimae* (Пашенова и др., 2018; Астраханцева и др., 2014). Это объясняется, в частности, тем, что у пихты сибирской, по сравнению с пихтой белокорой, группы склерейд, придающих механическую прочность, располагаются во флоэме менее плотно. Это делает флоэму *A. sibirica* более проницаемой, как для внедрения полиграфа, так и для гиф офиостомовых грибов, а обильное смолотечение *A. sibirica* по сравнению с *A. nephrolepis*, возникающее в ответ на многочисленные атаки инвайдера, быстро ослабляет дерево (Астраханцева и др., 2023).

К настоящему времени распространение *P. proximus* во вторичном ареале установлено в 17 субъектах Российской Федерации (Кривец и др., 2024), а также на северо-востоке Казахстана (Kirichenko et al., 2023).

В данной работе проводится дендрохронологическая датировка инвазии уссурийского полиграфа в национальный парк «Таганай».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общая характеристика природного парка. Национальный парк «Таганай» был создан в 1991 г. Его общая площадь составляет 56800 га. Площади, покрытые лесом, составляют 52588 га (93%) (Таганай национальный..., 2024). Территория парка охватывает северную часть средневысотных горных хребтов Южного Урала, которая представляет собой обособленный горный узел, с трех сторон переходящий в плоскогорья и далее в равнинную лесостепь, где пихта – одна из основных лесообразующих пород и произрастает в составе пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов. В административном отношении территория парка расположена в пределах Златоустовского городского округа и Кусинского района Челябинской области. Территориальным центром парка является город Златоуст (Национальный парк..., 2024).

Обнаружение и дендрохронологическая датировка инвазии *P. proximus*. Усыхание пихтовых насаждений в результате освоения их уссурийским полиграфом на территории национального парка впервые было выявлено в 2022 г. Инвайдер был найден в древостоях с разным породным составом, с единичной

и до 70% участием пихты в насаждении (Кривец и др., 2024). На территории национального парка короед образовал локальные очаги массового размножения с отпадом пихтовых древостоев до 90%.

Исследования проводили на территории Национального парка «Таганай» в октябре 2023 г. Материал был собран в пределах нижней и верхней тропы на расстоянии 1–1,5 км от центральной усадьбы национального парка в затухающем очаге массового размножения уссурийского полиграфа (рис. 1). Для дендрохронологической датировки хода инвазии *P. proximus* на территорию парка отбирали керны с деревьев пихты сибирской, погибших в результате освоения их инвайдером. Ствол каждого дерева тщательно осматривали, фиксируя наличие выходных отверстий короедов, удаляли кору и производили поиск специфических кукольных камер и галерей уссурийского полиграфа (рис. 2). По возможности, с деревьев брали один или два керны на высоте 1,5 м от земли. Для построения мастер-хронологии керны были взяты у живых деревьев, обнаруженных на расстоянии около 1 км от участка исследований.



Рис. 1. Участок исследований в начале нижней тропы в Национальном парке «Таганай» (затухающий очаг массового размножения уссурийского полиграфа). 12.10.2023. Фото А. Ефременко.

Собранные керны были высушены, наклеены на деревянные рейки с пропиленным желобом и отшлифованы наждачной бумагой с размером зерна, постепенно уменьшающимся до P1000. Отшлифованные керны сканировали с разрешением не менее 2400 dpi и измеряли ширину годичных колец на сканированных изображениях в специализированной программе CooRecorder (Cybis, Швеция). Перекрёстное датирование проводили в программе CDendro (Cybis, Швеция), предварительно удалив тренд из древесно-кольцевых рядов методом

первых разностей. Для дальнейшей работы выбирали только те ряды, коэффициент корреляции которых с мастер-хронологией, построенной по методу поочередного исключения отдельных объектов (leave-one-out), был не менее 0.4. Древесно-кольцевые статистики для отобранных на предыдущем этапе (в том числе, построенных для живых деревьев) и выбеленных (Cook, Kairiukstis 1990) рядов рассчитывали с использованием пакета dplR (Bunn 2008). Выбеление (удаление авторегрессионной компоненты) позволяет сохранить высокочастотные колебания, но удаляет тренд и колебания с низкими частотами (Cook, Kairiukstis 1990). Год гибели заселённого *P. proximus* дерева определяли как год формирования его последнего годичного кольца.



Рис. 2. Маточные ходы и погруженные в заболонь пихты сибирской кукольные камеры уссурийского полиграфа. Национальный парк «Таганай», 12.10.2023. Фото А. Ефременко.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Перекрестная датировка инвазии *P. proximus*. В ходе исследования было отобрано 98 кернов с 67 деревьев. Среди них 54 дерева были погибшими после их освоения уссурийским полиграфом, а 13 живых деревьев (с зеленой кроной и сформированным в 2023 г. годичным кольцом) были использованы для построения мастер-хронологии.

Результаты дендрохронологического анализа кернов, отобранных из деревьев пихт, погибших от *P. proximus*, позволили уточнить динамику инвазии вредителя. Значения эффективного коэффициента корреляции и выраженного популяционного сигнала (EPS) свидетельствовали о достоверности результатов перекрестного датирования и репрезентативности изученных выборок (табл. 1).

Таблица 1
Статистика годовичных рядов анализируемых деревьев пихт в национальном парке «Таганай»

Количество рядов	Количество деревьев	Средняя продолжительность серии, лет	Средняя ширина кольца, мм	Эффективная корреляция	EPS
67	50	84	1.054	0.315	0.958

Дендрохронологический анализ показал, что больше половины деревьев, пораженных *P. proximus*, а именно – 19 из 37 деревьев (51,4% всех успешно датированных мертвых деревьев), погибло в национальном парке Таганай в 2019–2020 гг. (рис. 3).

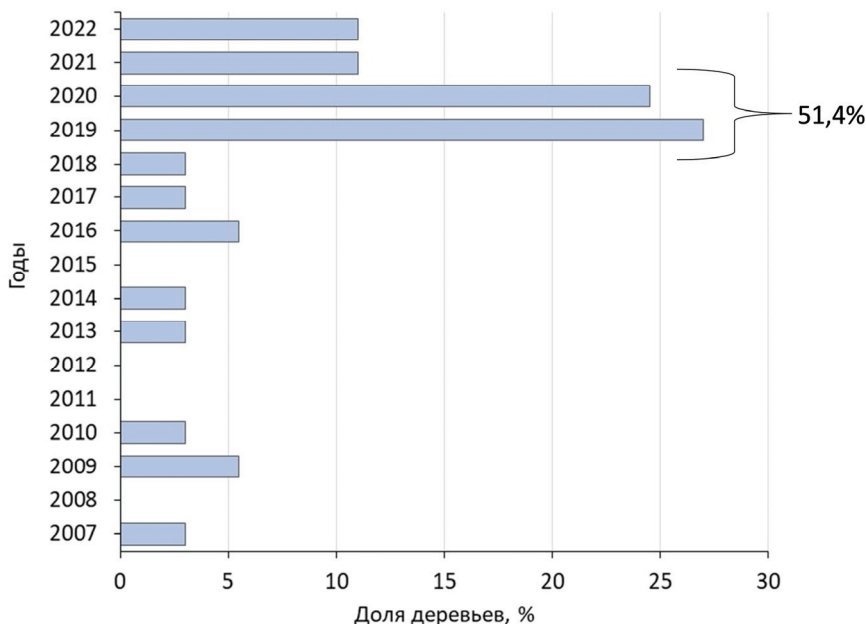


Рис. 3. Динамика гибели пихт, заселенных *P. proximus* в национальном парке «Таганай», по данным дендрохронологического анализа.

Значительный интерес представляет время отмирания первых заселённых полиграфом деревьев, которое позволяет судить о том, когда произошла его инвазия. Наиболее ранняя гибель отмечена для деревьев № 5 (2007 год), 3 и 10 (2009 год) (соответственно, ряды Тага03, Тага05 и Тага10 в нашем исследовании). Коэффициенты корреляции их древесно-кольцевых рядов с мастер-хронологией, построенной по методу исключения отдельных объектов, соответственно были равны 0.57, 0.68 и 0.45 (рис. 4).

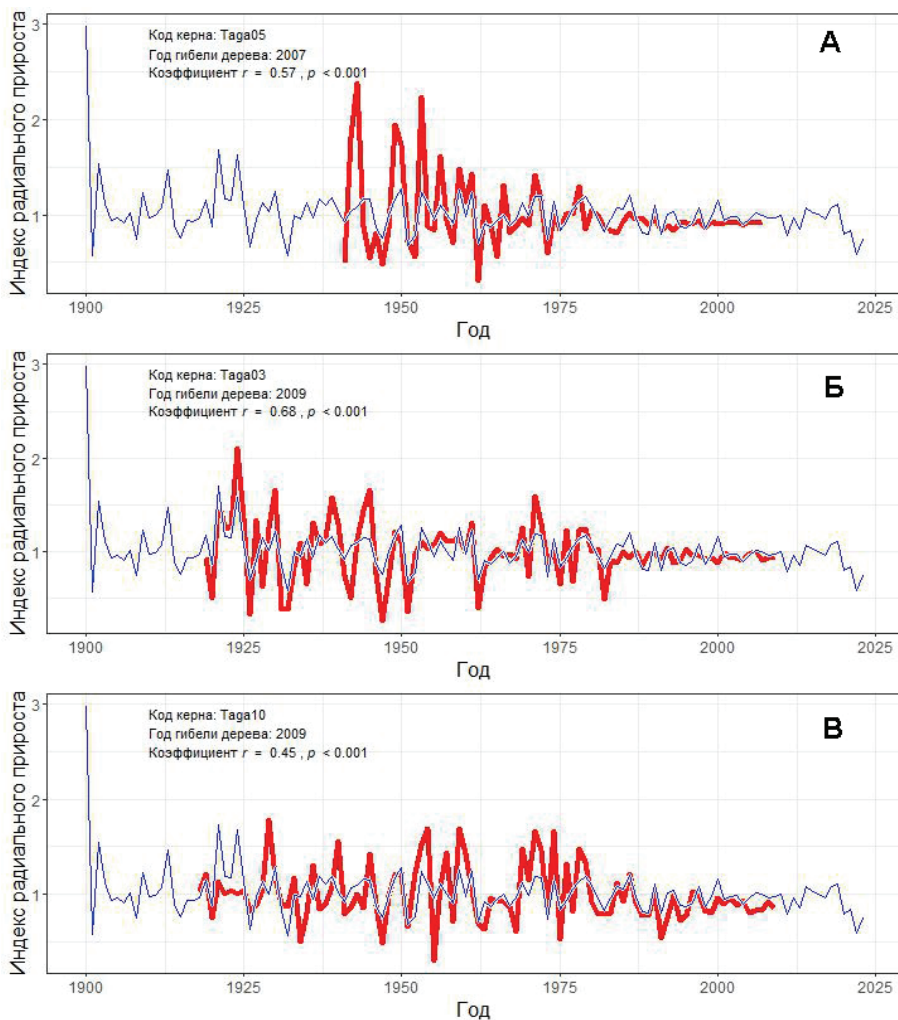


Рис. 4. Проверка качества датировки деревьев, ранее всего погибших из-за заселения *P. proximus* в национальном парке «Таганай» [гибель датирована 2007 (А) и 2009 (Б, В) годом]. Мастер-хронология обозначена тонкой синей линией; проверяемые ряды показаны жирной красной линией.

В начале инвазии *P. proximus* не проявлял сильной агрессивности, заселенные им деревья гибли редко. При этом величина диаметров их стволов была небольшой (до 2015 г. гибли деревья в основном с диаметром ствола меньше 20 см, а после 2015 г. – более 20 см в диаметре) (рис. 5), а сами деревья, по-видимому, были угнетены деревьями из верхнего яруса древостоя.

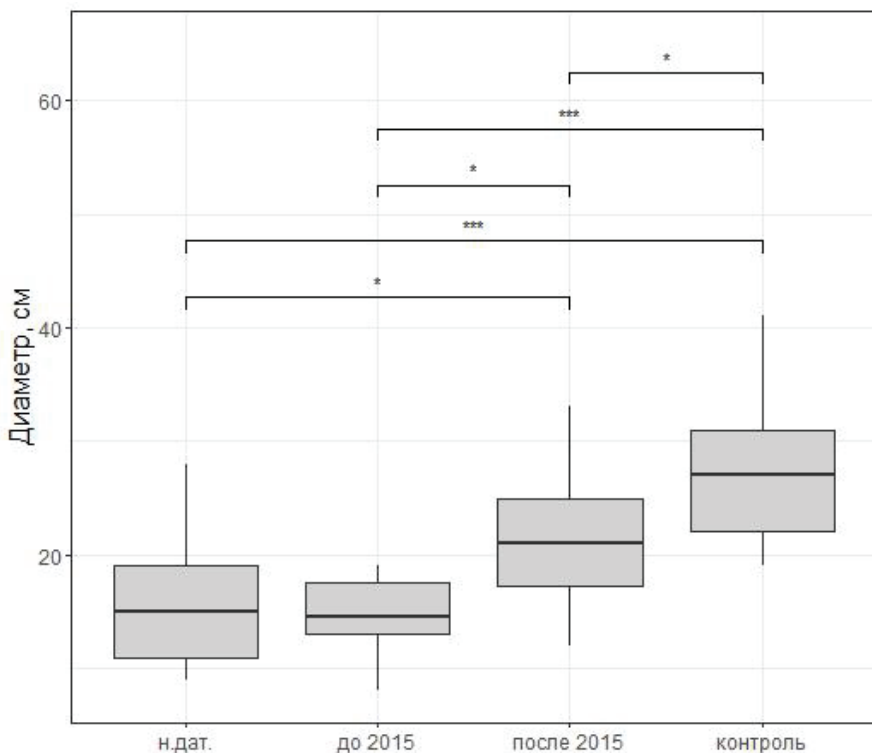


Рис. 5. Показаны диаметры деревьев на разных этапах (начальный – до 2015 г. и современный – после 2015 г.) развития очага. Также для сравнения приведены диаметры тех деревьев, для которых не удалось установить дату гибели (н.дат.) и живых, использованных как эталон при датировке (контроль). Парные сравнения выполнены по критерию Колмогорова – Смирнова (незначимые различия не показаны, * – различия значимы при 0.05, ** – при 0.01, *** – при 0.001).

Скорее всего, поначалу полиграф осваивал свежие ветровальные и сильно ослабленные деревья. Первые невозможно было использовать в исследовании из-за сильного разложения стволов к моменту взятия образцов. У вторых же ход радиального прироста сильно отличался от общих для древостоя закономерностей, и потому не всегда удавалось датировать год формирования их последнего годичного кольца. Из имеющейся выборки датировать время образования последнего кольца не удалось для 17 деревьев (из 54 погибших).

Благодаря результатам дендрохронологического анализа можно сделать вывод, что вспышечный потенциал впервые пришедших в древостой жуков уссурийского полиграфа разворачивался медленно и достиг максимальной скорости отпада деревьев в пределах 10 и более лет. Эти данные подтверждают результаты наших предыдущих исследований (Баранчиков и др. 2014; Демидко, 2014; Ефременко, Демидко 2018). Впоследствии, постепенно увеличив численность популяции, *P. proximus* начал нападать на здоровые деревья первого яруса, ослабляя их до пригодного для заселения состояния. В связи с этим можно предположить, что вредитель пришел в национальный парк «Таганай» около 20 лет назад (примерно в 2002–2004 гг.), так как от года появления полиграфа в парке до гибели от него первого дерева пихты должно было пройти минимум 2-3 года (Кривец и др., 2015). Временной разрыв (12 лет) между первыми случаями гибели деревьев (т.е. 2007 и 2009 гг.) и следующим далее массовым отмиранием древостоя, зафиксированным в 2019–2022 гг., вероятно, связан с адаптацией короеда к новому местообитанию и ростом численности его обосновавшейся популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно результатам наших исследований уссурийский полиграф пришел на территорию национального парка «Таганай» в самом начале 21-го столетия. Следы его поселения несут единичные деревья пихты, отмершие в 2007–2009 годах, за 12 лет до вспышки его массового размножения.

Полученные результаты подчеркивают необходимость совершенствования методологии локального мониторинга инвайдера с целью его как можно более раннего выявления (до момента реализации вспышки его массового размножения). Одним из методов мониторинга может служить надзор за ростом численности летающих жуков с помощью феромонных ловушек. Технология надзора, основанная на выявленном составе агрегационного феромона уссурийского полиграфа (Viklund et al., 2023), в настоящее время находится в разработке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования были выполнены при поддержке гранта РФФ (№ 22-16-00075) (полевые сборы) и в рамках гос. задания ИЛ СО РАН (FWES-2024-0029) (анализ кернов).

ЛИТЕРАТУРА

Астраханцева Н.В., Пашенова Н.В., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. 2014. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka - ассоциантом уссурийского полиграфа. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*, 207:142–153.

Астраханцева Н.В., Серая Л.Г., Пашенова Н.В., Коженкова А.А., Баранчиков Ю.Н. 2023. Анатомические особенности коры как фактор устойчивости видов пихт к заселению уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandf. *Сибирский лесной журнал*, 5: 43–59.

Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петко В.М. 2014. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа. *Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник*, 6: 132–138.

Демидко Д.А. 2014. Датировка инвазии полиграфа уссурийского на территорию Томской области. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*, 207: 225–234.

Ефременко А.А., Демидко Д.А. 2018. Отпад деревьев пихты сибирской на начальных стадиях развития очагов массового размножения уссурийского полиграфа. *Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 10–13 апреля 2018 г. ИЭРИЖ УрО РАН*. Екатеринбург: «Реэкшен». С. 34–42.

Керчев И.А. 2014. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии. *Российский журнал биологических инвазий*, 2: 80–95.

Керчев И.А. 2012. Экспериментальное исследование возможности возникновения новых трофических связей полиграфа уссурийского (*Polygraphus proximus* Blandf.) (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 3 (19): 169–177.

Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Волкова Е.С., Астапенко С.А., Ефременко А.А., Косилев А.Ю., Кудрявцев П.П., Кузнецова Ю.Р., Пономарев В.И., Потапкин А.Б., Тараскин Е.Г., Титова В.В., Шилоносоев А.О., Баранчиков Ю.Н. 2024. Обзор современного вторичного ареала уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) на территории Российской Федерации. *Российский журнал биологических инвазий*, 17(1): 49–69.

Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пашенова Н.В., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. 2015. Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование поврежденных насаждений): Метод. пособие. Томск, Красноярск: Умнум, 48 с.

Криволицкая Г.О. 1958. Короеды острова Сахалина. М.–Л.: изд-во АН СССР, 196 с.

Криволицкая Г.О. 1996. Сем. Scolytidae. В кн.: *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3, Ч. 3.* Владивосток: Дальнаука. С. 312–373.

Куренцов А.И. 1950. Вредные насекомые хвойных пород Приморского края. Владивосток: Дальневосточный филиал АН СССР, 256 с.

Куренцов А.И. 1941. Короеды Дальнего Востока СССР. М.; Л.: Издательство АН СССР, 234 с.

Национальный парк «Таганай». 2024. URL: <http://pochel.ru/c/4-natsionalnyij-park-taganaj/> (дата обращения: 26.04.2024).

Пашенова Н.В., Кононов А.В., Устьянцев К.В., Блинов А.Г., Перцова А.А., Баранчиков Ю.Н. 2018. Офистомотовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России. *Российский журнал биологических инвазий*, 1: 65–80.

Серая Л.Г., Пашенова Н.В., Мухина Л.Н., Дымович А.В., Александрова М.С., Баранчиков Ю.Н. 2014. Повреждаемость видов рода *Abies* Mill. в коллекции Главного ботанического сада РАН уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Bland. и его грибными ассоциантами. *Лесные биогеоценозы boreальной зоны: география, структура, функции, динамика: материалы Всерос. науч. конф. с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (Красноярск,*

16–19 сентября 2014 г.). Сиб. отд-ние Рос. акад. наук, Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Новосибирск: изд-во СО РАН. С. 649–652.

Старк В.Н. 1955. Сем. Iridae – короеды. *Вредители леса. Т. 2.* М.–Л.: АН СССР. С. 649–734.

Таганай национальный парк. 2024. О парке. URL: <https://taganay.org/about> (дата обращения: 26.04.2024).

Чилахсаева Е.А. 2008. Первая находка *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 113 (6): 39–42.

Brockerhoff E.G., Knížek M., Bain J. 2003. Checklist of indigenous and adventive bark and ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) of New Zealand and interceptions of exotic species (1952–2000). *New Zealand Entomologist*, 26: 29–44.

Bunn A.G. 2008. A Dendrochronology Program Library in r (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2): 115–124.

Cook E.R., Kairiukstis L.A. (Eds.). 1990. Methods of Dendrochronology. Dordrecht: Springer Netherlands, 394 p.

Karpov A., Pirtskhalava-Karpova N., Trubin A., Mezei P., Potterf M., Jakuš R. 2024. Infestation patterns of two bark beetle species in multi-species coniferous forests on Kunashir Island in North Pacific Ocean region. *Forest Ecology and Management*, 558: 121774.

Kirichenko N.I., Rudoi V.V., Efremenko A.A., Petrov A.V., Baranchikov Yu.N. 2023. First record of the invasive bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the Republic of Kazakhstan. *Acta Biologica Sibirica*, 9: 1003–1022.

Knížek M. 2011. Subfamily Scolytinae. Pp. 204–251. In: *Catalogue of Palaearctic Coleoptera* (eds Löbl I., Smetana A.). Curculionioidea I. Vol. 7. Stenstrup: Apollo Books, 373 p.

Koizumi C. 1977. Beetle infestations associated with the cutting operations in the spruce-fir forests in Hokkaido. *Bulletin of the Government Forest Experiment Station*, 297: 1–34. [In Japanese with English summary]

Niijima Y. 1910. Die Borkenkäfer Nord-und Mittel-Japans. *Transactions of the Sapporo Natural History Society*, 3: 1–15.

Niijima Y. 1941. Revision und neubeschreibung der *Polygraphus*-Arten (Coleoptera, Iridae) in Japan. *Insecta Matsumurana*, 15 (4): 123–135.

Nobuchi A. 1966. Bark-beetles injurious to pine in Japan. *Bulletin of the Government Forest Experiment Station*, 185: 1–50. [In Japanese with English summary]

Nobuchi A. 1979. Studies on Scolytidae XVIII. Bark beetles of tribe Polygraphini in Japan (Coleoptera Scolytidae). *Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute*, 308: 1–16.

Takagi E., Masaki D., Kanai R., Sato M., Iguchi K. 2018. Mass mortality of *Abies veitchii* caused by *Polygraphus proximus* associated with tree trunk diameter in Japan. *Forest Ecology and Management*, 428: 14–19.

Viklund L., Baranchikov Y., Schroeder M., Efremenko A., Demidko D., Hedenström E. 2022. Identification of sex-specific compounds in the invasive four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus*. *Chemecology*, 32: 183–195.