

УДК 630*416.5:630*844.1

ИЗУЧЕНИЕ ГРИБОВ СИНЕВЫ ДРЕВЕСИНЫ В ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

Н.В. Пашенова¹, Г.Г. Полякова¹, Е.Н. Афанасова²

¹Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50

²Красноярский Государственный Педагогический Университет им. В.П. Астафьева

Приведены результаты многолетних исследований грибов синевы древесины, связанных с наиболее опасными насекомыми-вредителями стволов хвойных в Центральной Сибири. Было установлено, что эти грибы представляют типичный компонент микобиоты, обитающей в ходах насекомых-ксилофагов. Ходы насекомых под корой ослабленных и погибших деревьев являлись основным резервуаром офиостомовых грибов в исследованных лесах, и именно ксилофаги распространяли эти грибы, перенося споры на поверхности экзоскелета. Частота встречаемости грибов в ходах переносчиков варьировала от 50 до 100 %. Были идентифицированы грибы, принадлежащие к родам *Ceratocystis* Ellis & Halstead, *Ceratocystiopsis* Upad. & Kendrick, *Grosmannia* Goid., *Ophiostoma* H. and P. Syd. Среди них виды *Ceratocystis laricicola* Redfern & Minter, *C. polonica* (Siem.) C. Moreau, *Grosmannia penicillata* (Grosmann) Goid., *O.minus* (Hedgc.) H. & P. Syd., *Ophiostoma sp.*, а также несовершенный гриб *Leptographium sibirica* Jacobs & Wingfield, sp. nov., могут приносить наибольший ущерб древесостям. Как было установлено, эти грибы способны развиваться даже во флоэме здоровых деревьев в случае искусственного их заражения. Они вызывали некрозы проводящих тканей с длиной 4 - 10 см и до 40 см в здоровых и ослабленных деревьях, соответственно. В условиях крупномасштабных вспышек численности насекомых-переносчиков, спровоцированных климатическими стрессами и техногенными загрязнениями, эти виды способны превратиться в важный фитопатогенный фактор.

Ключевые слова: грибы синевы древесины, хвойные, насекомые-ксилофаги

The results of the multi-year study of blue stain fungi associated with the most dangerous major conifer pest species in Central Siberia are reported. The fungi were found to be the typical mycobiota component in the galleries of xylophagous insects. The study revealed that the under-bark pest galleries served as the main fungi pools in the forests of interest and that it was xylophages who contributed greatly to the fungi spread by carrying the spores on their exoskeletons. The fungi occurrence was calculated to vary from 50 to 100 % in the vector galleries. The species of the genera *Ceratocystis* Ellis & Halstead, *Ceratocystiopsis* Upad. & Kendrick, *Grosmannia* Goid., *Ophiostoma* H. and P. Syd. were identified, among which *Ceratocystis laricicola* Redfern & Minter, *C. polonica* (Siem.) C. Moreau, *Grosmannia penicillata* (Grosmann) Goid., *O.minus* (Hedgc.) H. & P. Syd., *Ophiostoma sp.* as well as hyphomycetous fungus *Leptographium sibirica* Jacobs & Wingfield, sp. nov. appeared to have the highest pathogenic importance. These fungi were found to be capable to develop even in healthy tree phloem, when artificially inoculated there. They caused conducting woody tissue necrosis that extended 4-10 cm and up to 40 cm in healthy and weakened trees, respectively. These species are deemed to be particularly important, since they can contribute considerably to wood damage caused by large-scale vector outbreaks resulting from ecological stresses and industrial pollution.

Key words: blue stain fungi, conifers, xylophagous insects

ВВЕДЕНИЕ

Сумчатые грибы из сем. *Ophiostomataceae* Nannf., (pp. *Ceratocystis* Ellis & Halstead, *Ceratocystiopsis* Upad. & Kendrick, *Grosmannia* Goid., и *Ophiostoma* H. and P. Syd.), а также – несовершенные грибы рода *Leptographium* Lager. et Mellin, связанные с офиостомовыми в онтогенезе, вызывают большой ущерб в деревообрабатывающей промышленности (возбудители синевы древесины) и лесном хозяйстве (фитопатогены). По способу обитания представители указанных родов варьируют от патогенов до сапротрофов, и большинство видов связано

циала высшей школы (2006-2008)»

насекомыми-ксилофагами, которые, являются их главными распространителями (Gibbs, 1993; Seifert, 1993, Jacobs and Wingfield, 2001).

Со второй половины XX века в США, Канаде и ряде европейских стран отмечается большой интерес к офиостомовым грибам, обитающим на хвойных породах: неоднократно проводились ревизии таксонов, изучались биология, экология, филогения и фитопатогенные свойства. Было показано, что фитопатогенное значение офиостомовых грибов для хвойных может существенно возрасти, если они связаны с агрессивными видами насекомых-ксилофагов, которые способны нападать на живые деревья. В этом случае, грибы, заносимые насекомыми в проводящие ткани хвойных, активно распространяются во флоэме и заболони, увеличивая размеры поврежденных насекомыми участков соудистой ткани, нарушают транспорт воды и пита-

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ККФН 7F0164 (1998), РФФИ – ККФН 03-04-99126 (2003), РФФИ – ККФН 09-04-98030 (2009-2010), а также - РНП.2.2.3.1.2466 Министерства образования и науки РФ по ведомственной программе «Развитие научного потен-

тельных веществ по стволу и способствуют быстрому усыханию и гибели растения-хозяина (Pain et al., 1997). Такие явления были отмечены в США, странах Западной и Восточной Европы, в Японии и Китае.

В России данной группой грибов занимались Ванин С.И., Вакин А.Т., Мейер Е.И., Белякова Л.А., Горшин С.Н., Крапивина И.Г. и другие исследователи. Эти работы были связаны с разработкой методов защиты древесины от грибных окрасок. Фитопатогенное значение офиостомовых грибов в хвойных лесах изучалось недостаточно. Исследования грибов синевы древесины, связанных в своем жизненном цикле с наиболее опасными вредителями хвойных пород в лесах Средней Сибири, выполняются в Институте леса СО РАН (г. Красноярск) с 1988 г. Цель данной работы – обобщение результатов, касающихся фитопатогенной роли данных грибов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для исследований собирали на территории Красноярского края и Республики Хакасия в местах локализации разреженных популяций или всплеск численности (в очагах) ксилофагов. Выполняемые исследования были сосредоточены, главным образом, на грибах, являющихся ассоциантами таких опасных вредителей хвойных пород в Сибири, как короед-типограф, большой сосновый лубоед, большой листовичный короед и черный пихтовый усач, но были подвергнуты изучению и популяции других видов ксилофагов (табл. 1). Сбор образцов проводили в течение летнего сезона, но, главным образом, в периоды массового лёта насекомых и заселения ими деревьев. Исследуемые образцы представляли собой: 1). кусочки луба и заболони, вырезанные из стволов хвойных и содержащие различные части ходов ксилофагов, и 2). взрослые особи насекомых. При изучении грибов, переносимых пихтовым усачом, кроме ходов, локализованных в лубе, анализировали образцы пихтовой древесины с ходами личинок старших возрастов и куколочными камерами. Всего было исследовано свыше 1500 образцов.

При изучении грибов, обитающих в ходах насекомых-ксилофагов, использовали метод прямого наблюдения за развитием грибных структур в образцах растительной ткани, помещенных во влажные камеры, изготовленные из чашек Петри и фильтровальной бумаги. Изолирование офиостомовых грибов в чистую культуру проводили путем переноса аскоспор и конидий на плотную питательную среду (Пашенова и др., 1995). Идентификацию видов грибов выполняли на основании морфологических признаков анаморф и телеоморф (Hunt, 1956; Olchowecki, Reid, 1974; Solheim, 1986; Redfern et al., 1987; Grills, Seifert, 1999). Частоту встречаемости рассчитывали по отношению числа образцов, содержащих офиостомовые грибы, к общему количеству образцов в исследуемых партиях.

Анализ грибов филлопланы, подстилки, почвы в местах обитания насекомых, а также, грибов, пе-

реносимых насекомыми на поверхности и внутри тела, выполняли в соответствии со стандартными микробиологическими методиками. Для изолирования и культивирования грибов использовали агаризованное неохмеленное пивное сусло 4°Б, температура культивирования 22-24 °С.

Фитопатогенную активность грибов синевы древесины оценивали на основании размеров некрозов флэзмы, которые образуются у хвойных пород в ответ на искусственное внесение мицелия фитопатогенов в проводящие ткани ствола (Solheim, 1988). На высоте 1,3 м в стволах деревьев стерильным металлическим пробойником (диаметр – 6-7 мм) делали отверстие на глубину луба. В образовавшуюся лунку помещали мицелий гриба, и лунку закрывали высеченной лубяной пробкой, чтобы избежать быстрого высыхания поврежденных тканей. В контроле выполняли механическое поранение проводящих тканей без инокуляции. Через 4 недели мертвую кору вокруг отверстия удаляли до поверхности луба и измеряли длину овального, вытянутого вдоль ствола некротического пятна, которое имело темно-коричневую окраску на фоне более светлого здорового луба. Размеры некротического пятна, развивающегося вокруг места инфицирования, позволяли выявить патогенность гриба, оценить его агрессивность и активность защитной реакции хозяина. Инокулированию подвергались как живые деревья, так и свежезаготовленные фрагменты крупных ветвей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выполненные наблюдения показали, что перенос грибов синевы древесины в лесах Центральной Сибири был характерен для всех исследованных ксилофагов (табл.1). Типичной была высокая частота встречаемости грибов в ходах вредителей (70 – 100 %), однако, для вредителей сосны отмечали более низкий уровень данного показателя (33 – 59 %), (табл. 1).

При посевах на питательную среду почвенных суспензий и водных смывов с хвои, коры, подстилки, отобранных в местах обитания насекомых-переносчиков, грибы из сем. *Ophiostomataceae* и рода *Leptographium* не были обнаружены. В то же время, водные смывы с поверхности отдельных частей тела взрослых жуков-короедов содержали примерно 1000-1500 пропагул офиостомовых грибов на одного жука (табл. 2).

Учет грибов, развивающихся в ходах насекомых и прилегающих к ним участках луба и заболони, показал, что жуки способны переносить на себе одновременно споры нескольких видов грибов и инфицировать ими ткани заселяемых деревьев. Так, в ходах короедов и черного пихтового усача частота встречаемости двух и более видов грибов в среднем достигала уровня 70 – 80 %.

В таблице 3 представлен видовой состав грибов синевы древесины, обнаруженных в ходах ксилофагов. Всего было идентифицировано 12 видов грибов. Некоторые виды, представленные в ходах ксилофагов, выступали, как специфичные ассоци-

анты: *C. laricicola* – для листовничного короеда, *C. polonica* и *O. penicillatum* – для короеда-типографа (табл.3). При этом *C. laricicola* был обнаружен в ходах *I. cembrae* только на листовнице, но не на сосне, которую данный вредитель также заселяет в южных районах Центральной Сибири. Грибы *O. ips*, *O. minus* и *O. piliferum* встречались как в ходах типичных вредителей сосны обыкновенной (*I. acuminatus*, *T. piniperda*, *Pytiogenus sp.*), так и в ходах большого листовничного короеда, поселявшегося в стволах той же кормовой породы. Плодовые тела гриба, идентифицированного как *O. nigrum*, отмечены в ходах черного пихтового усача и древесинника полосатого, причем растение-хозяин было одно и то же – пихта сибирская. Характерные двухцветные перитеции гриба *O. bicolor* развивались в ходах большого листовничного короеда (лиственница, сосна) и короеда-

типографа (ель). Связь с двумя хозяевами (ель и пихта) и двумя переносчиками (короед-типограф, черный пихтовый усач) была также отмечена и для вида *Ophiostoma (Grosmannia) europhioides*. Причем в обоих случаях частота встречаемости этого вида была низкой и позволяла предположить случайный занос в ткани изучаемого растения-хозяина. Грибы, чьи морфологические характеристики соответствовали описанию вида *O. ainoae*, были обнаружены в ходах трех вредителей: короеда-типографа, большого листовничного и вершинного короедов (на ели, листовнице и сосне), табл.3. Перитеции *O. picea* наблюдали в ходах черного пихтового усача на пихте сибирской и на заготовленной древесине кедровой сосны – *Pinus sibirica* Du Tour со следами жизнедеятельности *Polygraphus sp.* и *Monochamus sp.*

Таблица 1 – Частота встречаемости грибов синевы древесины в ходах стволовых вредителей хвойных в Центральной Сибири

Вид насекомого-переносчика	Растение-хозяин	Год исследований *	Частота встречаемости, %
Большой листовничный короед – <i>Ips cembrae</i> Heer.	Лиственница сибирская - <i>Larix sibirica</i> Ledeb.	1993 (7)	62
		1994 (7)	86
		1998 (7)	88
Короед-типограф – <i>I. typographus</i> L.	Сосна обыкновенная - <i>Pinus sylvestris</i> L.	1993 (7)	83
		1994 (7)	96
		1995 (1)	97
		1996 (6)	100
		1997 (1)	100
Черный пихтовый усач – <i>Monochamus urussovi</i> Fisch.	Ель сибирская - <i>Picea obovata</i> Ledeb.	1991 (3)	89
		1993 (2)	92
		1996 (5)	100
		1997 (2)	100
		2006 (4)	94
Древесинник полосатый – <i>Trypodendron lineatum</i> L.	–“–	1998 (6)	95
Большой сосновый лубоед – <i>Tomicus piniperda</i> L.	Сосна обыкновенная	1994 (1)	53
Вершинный короед – <i>Ips acuminatus</i> Gyll.		1998 (1)	73
<i>Pityogenus sp.</i>		1999 (5)	33
Неидентифицированные вредители корней	–“–	1999 (5)	100
	–“–	2005 (1)	59

Примечание: * цифры в скобках обозначают районы сбора образцов в Красноярском крае: Емельяновский (1), Енисейский (2), Ермаковский (3), Ирбейский (4), Минусинский (5), Тасеевский (6); в Республике Хакасия: Ширинский (7).

Таблица 2 – Численность пропагул офиостомовых грибов на экзоскелете имаго короедов

Вид ксилофага	Количество пропагул ($\bar{x} \pm \sigma$) по отделам экзоскелета:		
	голова	грудь	брюшко
Большой листовничный короед	276 ± 21	111 ± 23	899 ± 26
Короед-типограф	255 ± 17	123 ± 20	915 ± 43

Кроме офиостомовых грибов в ходах насекомых, повреждающих стволы пихты и корни сосны, были обнаружены несовершенные грибы рода *Leptographium*. Например, в 2005 г. микологический анализ одревесневших корней молодых деревьев в сосновых культурах, расположенных в окрестностях г. Красноярска, показал присутствие грибов рода *Leptographium* в 59 % образцов, табл.1. Идентификация этих микромицетов не завершена,

но один из представителей этого рода, найденный в ходах черного пихтового усача и древесинника полосатого, был описан как новый вид – *Leptographium sibirica* Jacobs et Wingf. (Jacobs et al., 2000), табл.3.

Совместно с конидиеносцами *L. sibirica* в ходах черного пихтового усача, проложенных в древесине, и куколочных колыбельках наблюдали обильные бесполое спороношения гриба, получившего условное название *Ophiostoma sp.*, табл.3. Конидиальные спороношения этих двух грибов располагались между крупными перитециями характерной для офиостомовых грибов формы, и даже на их поверхности. Столь близкое соседство позволяло предположить онтогенетическую связь между крупными перитециями и одним из указанных грибов. В культурах *L.*

sibirica признаки формирования плодовых тел не были обнаружены. А в культурах *Ophiostoma sp.* изредка наблюдали темноокрашенные структуры, похожие на закладывающиеся перитеции. Но эти

структуры никогда не достигали зрелости и полного развития, что позволило бы подтвердить или отвергнуть онтогенетическую связь с крупными перитециями.

Таблица 3 – Сумчатые грибы синевы древесины, обнаруженные в ходах насекомых-ксилофагов в хвойных лесах Центральной Сибири

Вид насекомого - переносчика	Виды грибов:
Большой лиственничный короед	<i>Ceratocystiopsis minuta</i> (Siem.) Upadhyay&Kendrick, <i>Ceratocystis laricicola</i> Redfern&Minter, <i>Ophiostoma bicolor</i> Davis&Wells, <i>O. ips</i> (Rumb.)Nannf., <i>O. minus</i> (Hedgc.)H.&P.Syd., <i>O. piliferum</i> (Fries)H.&P.Syd
Короед-типограф	<i>Cer. minuta</i> , <i>Ceratocystis polonica</i> (Siem.)C.Moreau, <i>O. ainoae</i> H.Solheim, <i>O. bicolor</i> , <i>O. europaoides</i> (Wright&Cain), <i>O. penicillatum</i> (Grosn.)Siem.
Черный пихтовый усач	<i>Leptographium sibirica</i> Jacobs&Wingfield sp.nov, <i>O. nigrum</i> (Davidson) de Hoog and Scheffer, <i>O. europaoides</i> , <i>O. picea</i> (Munch) H.and P.Syd., <i>Ophiostoma sp.</i>
Древесинник полосатый	<i>L. sibirica</i> , <i>O. nigrum</i>
Большой сосновый лубоед	<i>O. minus</i> , <i>O. piliferum</i> , <i>Cer. minuta</i>
Вершинный короед	<i>Cer. minuta</i> , (?) <i>O. ainoae</i> , <i>O. ips</i> , <i>O. minus</i>
<i>Pityogenus sp.</i>	<i>Cer. minuta</i> , <i>O. ips</i> , <i>O. minus</i>

Проверка фитопатогенных свойств обнаруженных грибов показала, что некоторые из них были способны быстро распространяться по лубу живых деревьев, вызывая при этом некротизацию тканей. Принимая во внимание, что в полевых опытах зоны некрозов флоэмы после механического повреждения (контроль) не превышали 20 – 25 мм на деревьях разных пород, в группу возможных фитопатогенов хвойных в Центральной Сибири мы относили виды, вызывающие на здоровом растении-хозяине

некрозы с длиной более 4,0 см. Для ели сибирской подобными видами были *C. polonica*, *O. penicillatum*, *G. europaoides*, для лиственницы сибирской – *C. laricicola*, для пихты сибирской - *L. sibirica*, *Ophiostoma sp.*, а для сосны обыкновенной – *O. minus*, табл.4. В случае инокулирования ослабленных деревьев, длина некрозов флоэмы могла приближаться к 40 см, что свидетельствует о снижении скорости защитной реакции растения-хозяина, рис.

Таблица 4 – Длина некрозов флоэмы, образовавшихся после инокуляции здоровых деревьев грибами синевы древесины

Тест-объект (растение-хозяин)	Тест-организм (вид гриба)	Длина некрозов ($\bar{x} \pm \sigma$, мм)	
		контроль	опыт
Ель сибирская	<i>Ceratocystis polonica</i>	10,2 ± 1,0	42,9 ± 4,8
	<i>Grosmania europaoides</i>	14,3 ± 0,9	121,7 ± 14,4
	<i>Ophiostoma penicillatum</i>	15,3 ± 1,8	211,7 ± 12,2
Лиственница сибирская	<i>C. laricicola</i>	10,8 ± 1,1	40,0 ± 4,4
Пихта сибирская	<i>Leptographium sibirica</i>	18,0 ± 5,1	61,0 ± 10,1
	<i>Ophiostoma sp.</i>	16,0 ± 2,7	56,7 ± 11,3
Сосна обыкновенная	<i>O. minus</i>	15,3 ± 3,5	75,7 ± 11,0

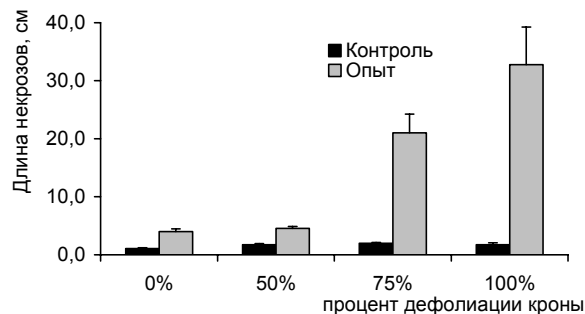


Рисунок – Размеры некрозов, вызванных инокуляцией мицелия *Ceratocystis laricicola* во флоэму лиственницы сибирской, поврежденной шелкопрядом

В естественных условиях для грибов, демонстрирующих склонность к паразитическому образу жизни, отмечалась связь с определенными видами насекомого-переносчика и растения-хозяина:

C. laricicola (большой лиственничный короед - лиственница сибирская), *C. polonica*, *G. europaoides*, *O. penicillatum* (короед-типограф - ель сибирская), *O. minus* (большой сосновый лубоед - сосна обыкновенная) и *L. sibirica* и *Ophiostoma sp.* (черный пихтовый усач - пихта сибирская). Однако эксперименты по перекрестному инокулированию показали, что данные грибы способны развиваться в тканях «нехозяев» в случае искусственного инфицирования. При этом в живых деревьях сосны некрозы флоэмы, достоверно превышающие по размерам контроль, отмечали после инокуляции мицелия всех исследуемых культур предполагаемых патогенов. То же самое наблюдалось в опытах со срезанными ветвями ели. Во флоэме крупных ветвей сосны кроме *O. minus* распространялся мицелий грибов рода *Ceratocystis*, а культура *O. minus*, изолированная из тканей сосны, вызывала небольшие, но досто-

верно отличающиеся от контроля некрозы в ветвях лиственницы. Живые деревья пихты сибирской могли быть успешно инфицированы только куль-

турами грибов, приуроченных к этому виду в природе, но во флоэме крупных ветвей пихты могли развиваться мицелий *O. minus* (табл. 5).

Таблица 5 – Размеры некрозов, вызванных офиостомовыми грибами во флоэме хвойных пород Центральной Сибири

Вид хвойных (Тест-объект)	Вариант инокуляции**	Размер некрозов ($\bar{x} \pm \delta$) мм во флоэме:	
		живых деревьев	отрезков ветвей
Ель сибирская	Контроль	22,8±9,6	8,8±1,3
	<i>C. polonica</i> (е)	38,6±6,3*	59,4±31,6*
	<i>C. laricicola</i> (л)	33,6±9,9	71,4±27,0*
	<i>O. minus</i> (с)	40,0±9,6*	26,0±8,6*
	<i>L. sibirica</i> (п)	24,6±6,8	13,6±1,5*
	<i>Ophiostoma sp.</i> (п)	50,0±8,2*	-
Лиственница сибирская	Контроль	24,6±6,5	11,2±0,8
	<i>C. polonica</i> (е)	32,2±5,4	15,4±7,1
	<i>C. laricicola</i> (л)	41,0±7,5*	323,6±44,6*
	<i>O. minus</i> (с)	34,4±10,2*	17,2±3,1*
	<i>L. sibirica</i> (п)	24,2±5,2	10,8±1,9
	<i>Ophiostoma sp.</i> (п)	39,6±9,2*	-
Сосна обыкновенная	Контроль	22,2±5,9	28,5±22,0
	<i>C. polonica</i> (е)	33,4±8,5*	75,0±26,2*
	<i>C. laricicola</i> (л)	58,2±25,1*	50,4±24,4*
	<i>O. minus</i> (с)	113,2±37,7*	145,0±47,2*
	<i>L. sibirica</i> (п)	37,2±8,2*	27,2±4,7
	<i>Ophiostoma sp.</i> (п)	42,2±8,6*	-
Пихта сибирская	Контроль	19,5±12,4	9,7±0,8
	<i>C. polonica</i> (е)	42,6±24,3	9,2±1,1
	<i>C. laricicola</i> (л)	22,4±10,6	12,3±4,9
	<i>O. minus</i> (с)	27,6±4,9	20,3±6,8*
	<i>L. sibirica</i> (п)	51,2±22,3*	15,5±1,4*
	<i>Ophiostoma sp.</i> (п)	62,8±24,4*	-

Примечание: * - средние значения некрозов достоверно отличаются от контроля по критерию Манна-Уитни ($P \geq 0.05$); **В скобках указана хвойная порода, из тканей которой был изолирован гриб, использованный для инокуляции: ель (е), лиственница (л), сосна (с), пихта (п).

Выполненные исследования показали, что грибы синевы древесины являются типичным компонентом микобиоты, обитающей в ходах вредителей хвойных в Центральной Сибири. Заслуживает внимания высокий уровень встречаемости грибов в ходах насекомых, и обнаружение видов, способных быстро распространяться по флоэме здоровых растений-хозяев, что вызывает обширные некрозы. Как указывалось выше, в ходе микробиологического анализа элементов лесных биогеоценозов, возбудители синевы древесины не были обнаружены в почве, подстилке, на поверхности хвои и коры. В то же время наши эксперименты подтвердили наличие грибных пропагул на поверхности взрослых жуков-короедов. Это указывает на то, что численность пропагул офиостомовых грибов, свободно мигрирующих в лесных биоценозах, невелика. Основным резервуаром грибов синевы древесины в лесах, скорее всего, являются ходы вредителей в стволах усыхающих и погибших деревьев, и насекомые-переносчики обеспечивают их массовое распространение.

Видовой состав офиостомовых грибов, зарегистрированных в ходах короедов в Красноярском крае и Хакасии, был довольно разнообразен. Обнаруженные нами виды проявляют некоторое соответствие грибным комплексам, связанным в странах Европы и Азии (Япония) с такими вредителями как большой лиственничный короед (Redfern et al., 1987; Yamaoka et al., 1998), короед-типограф

(Solheim, 1986; Yamaoka et al., 1997) и большой сосновый лубоед (Lieutier, Yart, 1992). Полученные данные расширили список офиостомовых грибов, зарегистрированных на территории России и стран бывшего Советского Союза (Потлайчук, Щекунова, 1985). Можно ожидать, что работы в данной области будут способствовать дальнейшему пополнению этого списка и обнаружению еще неизвестных специалистам видов.

Наибольший интерес с точки зрения фитопатологии представляет обнаружение в России грибов из рода *Ceratocystis*: *C. laricicola* и *C. polonica*. По данным зарубежных исследователей характерной особенностью данных грибов является быстрое продвижение мицелия из флоэмы ствола в заболонь, повреждение которой делает усыхание растения-хозяина необратимым (Redfern et al., 1987; Solheim, 1992; Pain et al., 1997). Эти грибы в условиях крупномасштабных вспышек численности насекомых-переносчиков способны превратиться в важный фитопатогенный фактор, и должны учитываться при лесопатологических обследованиях.

В древостоях, ослабленных в результате действия неблагоприятных природных или антропогенных факторов, создаются условия, способствующие вспышкам численности агрессивных видов насекомых-ксилофагов, выступающих переносчиками грибов. Массовое размножение переносчика обеспечивает и множественную инокуляцию деревьев грибами, в результате чего зоны отмирающих из-

распространения грибов проводящих тканей перекрываются, прекращая ток воды и минеральных элементов по стволу. Таким образом, не являясь, в целом, очень агрессивными патогенами, возбудители синевы древесины могут внести существенный вклад в ослабление и усыхание древостоев, подвергнувшихся в силу разных причин нападению насекомых-ксилофагов. Необходимо обратить внимание на выявленное в ходе исследований отсутствие строгой приуроченности к переносчику и растению-хозяину у наиболее опасных видов возбудителей синевы. Это позволяет предположить, что при случайном заносе в ослабленные, переспелые или срубленные деревья, данные грибы могут достаточно успешно развиваться в тканях «нехозяев».

В более глубоком изучении нуждаются обнаруженные в ходе работ несовершенные грибы рода *Leptographium*. Этот род связан в онтогенезе с представителями сем. *Ophiostomataceae*. Некоторые виды данного рода известны как анаморфы офиостомовых грибов, однако, для большей части видов телеоморфы не установлены (Jacobs, Wingfield, 2001). Зарубежные публикации свидетельствуют о большом экономическом ущербе, приносимом представителями данного таксона (синевы лесоматериалов, поражение корней саженцев хвойных и взрослых деревьев) (Jacobs, Wingfield, 2001), но на территории России эти грибы изучены недостаточно для оценки их экологической роли в лесных биогеоценозах и возможного фитопатогенного значения.

ВЫВОДЫ

1. В хвойных лесах Центральной Сибири офиостомовые грибы являлись типичным компонентом микобиоты, связанной с агрессивными видами насекомых-ксилофагов. В популяциях переносчиков в большинстве случаев отмечали высокую встречаемость грибов – 70–100 %.

2. В ходах стволовых вредителей присутствовали виды, способные при искусственной инокуляции вызывать некрозы флоэмы здоровых растений-хозяев с длиной от 4 до 20 см. Такими видами являлись: для ели сибирской - *Ceratocystis polonica*, *G. europhioides*, *O. penicillatum*, для лиственницы сибирской – *C. laricicola*, для пихты сибирской - *L. sibirica*, *Ophiostoma sp.*, а для сосны обыкновенной – *O. minus*.

3. Среди грибов, обнаруженных в хвойных лесах Центральной Сибири, наибольшее фитопатогенное значение, по данным литературы, имеют виды *Ceratocystis laricicola* и *Ceratocystis polonica*, активная роль которых в усыхании хвойных показана зарубежными исследователями. Данные грибы должны учитываться при лесопатологических исследованиях.

4. Наблюдаемая в природе специфическая связь между определенными видами грибов, насекомых-переносчиков и хвойных не получила подтверждения в опытах по перекрестному инфицированию хвойных пород. Это позволяет предположить, что возбудители синевы древесины могут достаточно

успешно развиваться в тканях «нехозяев» при случайном заносе.

5. Помимо сумчатых возбудителей синевы древесины в лесах Центральной Сибири обнаружены микромицеты из рода *Leptographium*, фитопатогенное значение которых нуждается в дополнительных исследованиях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Пашенова, Н.В. Офиостомовые грибы в ходах большого лиственничного короэда / Н.В. Пашенова, В.П. Ветрова, Р.М. Матренина, Е.Н. Сорокина // Лесоведение. – 1995. - № 6. – С. 62-68.
- Потлайчук, В.И. Распространение видов рода *Ceratocystis* Ell. Halst. emend. Bakshi в Советском Союзе / В.И. Потлайчук, Е.Г. Щекунова // Новости систематики низших растений. – 1985. – Т. 22. – С. 148-155.
- Gibbs, J.N. The biology of ophiostomatoid fungi causing sapstain in trees and freshly cut logs / J.N. Gibbs // *Ceratocystis and Ophiostoma*. Taxonomy, Ecology and Pathogenicity – St. Paul, MN: APS PRESS. – 1993. – P. 153-160.
- Grills, B.T. A synoptic key to species of *Ophiostoma*, *Ceratocystis* and *Ceratocystiopsis* / B.T. Grills, K.A. Seifert // *Ceratocystis and Ophiostoma*. Taxonomy, Ecology, and Pathogenicity, 2nd ed. - St. Paul, MN: APS PRESS. – 1999. – P. 261-268.
- Hunt, J. Taxonomy of the genus *Ceratocystis* / J. Hunt // *Lloydia*. – 1956. – V.19. – P. 1-58.
- Jacobs, K. *Leptographium* species / K. Jacobs, M.J. Wingfield - St. Paul, MN: APS PRESS. - 2001. - 207p.
- Jacobs, K.M. A new *Leptographium* species from Russia / K. Jacobs, M.J. Wingfield, N.V. Pashenova, V.P. Vetrova // *Mycological Research* – 2000. – V.104. – P.1524-1529.
- Lieutier, F. Preferenda thermiques des champignons associés à *Ips sexdentatus* Boern. et *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera: Scolytidae) / F. Lieutier, A. Yart // *Ann. Sci. Forest.* – 1986. – V. 46. – P. 411-415.
- Olchowecki, A. Taxonomy of the genus *Ceratocystis* in Manitoba / A. Olchowecki, J. Reid // *Canad. J. Bot.* – 1974. – V.52. – N7. – P.1675-1711.
- Paine, T.D. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. / T.D. Paine, K.F. Raffa, T.C. Harrington // *Annu. Rev. Entomol.* – 1997. – V.42. – P. 179-206.
- Redfern, D.B. Dieback and death of larch caused by *Ceratocystis laricicola* sp. nov. following attack by *Ips cembrae* / D.B. Redfern, J.T. Stoakley, H. Steel // *Plant Pathology*. – 1987. – V.36. – P. 467-480.
- Seifert, K.A. Sapstain of commercial lumber by species of *Ophiostoma* and *Ceratocystis* / K.A. Seifert // *Ceratocystis and Ophiostoma*: Taxonomy, Ecology, and Pathogenicity – St. Paul, MN: APS PRESS. – 1993 – P. 141 – 151.
- Solheim, H. Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce / H. Solheim // *Medd. Nor. Inst. Skogforsk.* – 1988. – V. 40, N 14. – P. 1-11.
- Solheim, H. Species of *Ophiostomataceae* isolated from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus* / H. Solheim // *Nord. J. Bot.* – 1986. – V.6. - N 2. – P. 199-207.
- Solheim, H. The early stages of fungal invasion in Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus* / H. Solheim // *Canad. J. of Botany.* – 1992. – V.70. – P. 1-5.
- Yamaoka, Y. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips cembrae* in Japan and their pathogenicity to Japanese larch / Y. Yamaoka, M. J. Wingfield, M. Ohsava, Y. Kuroda //

Mycoscience. – 1998. – V. 39. – 367-378.
Yamaoka, Y. Ophiostomatoid fungi associated with the
spruce bark beetle *Ips typographus f. japonicus* in Japan

/ Y Yamaoka, M. J. Wingfield, I. Takahashi, H. Solheim
// Mycological research. – 1997. – V. 101. - N 10. – P
1215-1227.

Поступила в редакцию 11 февраля 2009 г.
Принята к печати 13 марта 2009 г.