

В ПОРЯДКЕ ДИСКУССИИ

УДК 632.4:632.76

ВЗАИМОСВЯЗИ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ, ГРИБОВ И НЕМАТОД И ИХ РОЛЬ В ОСЛАБЛЕНИИ И ГИБЕЛИ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ

А. В. Селиховкин¹, А. Ю. Рысс², Д. А. Шабунин^{1,3}, В. В. Антонь¹,
М. Б. Мартирова¹, М. Ю. Мандельштам¹

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

² Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1

³ Санкт-Петербургский НИИ лесного хозяйства
194021, Санкт-Петербург, Институтский пр., 21

E-mail: a.selikhovkin@mail.ru, Alexander.Ryss@zin.ru, ds1512@mail.ru, vika.may17@mail.ru,
masha2340350@yandex.ru, amitinus@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2024 г.

Отношения в ассоциации короедов, грибов, нематод с деревом-хозяином представляют собой многоуровневую систему трансмиссивных и трофических связей, обеспечивающих лабильный характер сценариев болезней, приводящих к гибели дерева. Трансмиссия короедами фитопатогенных грибов и стволовых нематод нередко выступает как ключевой фактор ослабления и гибели древесных растений в лесных и парковых насаждениях. Тем не менее характер взаимодействия различных организмов в этом четырехкомпонентном комплексе видоспецифичен и роль трансмиссивных патогенов в ослаблении и гибели дерева хозяева далеко не всегда ясна. Для проверки этого тезиса, по нашему мнению, необходимо обеспечить сочетание полевых и экспериментальных исследований роли каждого агента инфекции – короедов, фитопатогенных грибов, и нематод в ослаблении дерева при разной последовательности заселения членами патогенной ассоциации. Полевые исследования должны регистрировать сезонные изменения численности состава патогенов в дереве и переносчике для составления модели-диаграммы инфекции. Экспериментальные исследования должны проверить сценарии взаимодействия патогенов в подсистемах переносчик – гриб, переносчик – нематода, нематода – гриб, а также опыты по инокуляции грибов и нематод в растение, минуя переносчика и посредством переносчика. Сопоставление этих данных даст возможность построить надежную региональную прогностическую модель сценария инфекции как базы для разработки практических мер контроля заболеваний древесных растений. В 2023 и 2024 гг. нами начата серия исследований по изучению трансмиссии короедами грибов и нематод на разных стадиях жизненного цикла наиболее распространенных в таежных лесах Северо-Запада России короеда-типографа (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) на ели (*Picea* A. Dietr.) и большого соснового лубоеда (*Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758)) на сосне (*Pinus* L.). Полученные результаты показывают высокую лабильность связей фитопатогенов и короедов и неоднозначность роли короедов в трансмиссии фитопатогенных грибов.

Ключевые слова: короеды, фитопатогенные грибы, стволовые нематоды, ассоциации, древесные растения, пути заражения.

DOI: 10.15372/SJFS20250101

ВВЕДЕНИЕ

Лесные экосистемы Северо-Запада России – основа стабильности природной среды этого региона. Здесь сосредоточены наибольшие в Европе площади лесов, экономическое и экологическое значение которых трудно переоценить. Изменение климата, увеличение антропогенной нагрузки, интенсивная хозяйственная деятельность и увеличение товарных потоков круглых лесоматериалов из латентных очагов инфекции снижают резистентность древесных растений и способствуют формированию вторичных очагов вредителей и болезней в лесных экосистемах, городских и пригородных насаждениях. Это приводит к учащению вспышек массового размножения некоторых аборигенных вредителей в лесных экосистемах северных регионов, продвижению их ареалов к северу (Dukes et al., 2009; Bergerot et al., 2010; Linnakoski et al., 2019; Селиховкин и др., 2023б), появлению инвазионных вредителей и патогенов, очаги размножения и распространения которых становятся фатальными для лесных и городских насаждений. Экономические потери исчисляются суммами в десятки и сотни миллионов долларов, а в некоторых случаях доходят до сотен миллиардов долларов (Haubrock et al., 2021; Kirichenko et al., 2021; Liu et al., 2023; Ye et al., 2023; Селиховкин и др., 2023а; Selikhovkin et al., 2023).

Нередко, если не в большинстве случаев, в процессе развития вспышек размножения и эпифитотий одновременно участвуют представители сразу нескольких царств живого, в частности насекомые, нематоды, грибы и растение-хозяин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В целом ряде работ сообщается о тесных трофических и трансмиссионных связях между фитопатогенными грибами и короедами, сформировавшихся в эволюционно длительной ретроспективе (Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Zhao et al., 2019) и имеющих признаки коэволюции. На это указывает, с одной стороны, наличие у многих видов короедов микангиев – специальных углублений, или карманов, в которых содержится и транспортируется микобиота (Bueno et al., 2010; Mayers et al., 2022), а с другой – синтез бициклических кетонов офиостомоидными грибами, переносимыми, например, короедом-типографом (*Ips typographus*

(Linnaeus, 1758)). В частности, такие вещества синтезируют *Grosmannia penicillata* (Grosmann) Goid., *Endoconidiophora polonica* (Siemaszko) Z. W. De Beer, T. A. Duong & M. J. Wingf. и *Leptographium europheoides* (E. F. Wright & Cain) M. Procter & Z. W. De Beer. Они представляют собой феромоны и другие семиохимические вещества (Zhao et al., 2019; Jirošová et al., 2022). Взаимосвязи между короедами и грибами представляют собой сложные, многоуровневые взаимодействия, в которых участвуют и другие животные, например клещи и нематоды (Klepzig et al., 2001; Ryss et al., 2015, 2019). Формируются симбиотические взаимоотношения разного типа, в основе которых лежат трофические и трансмиссивные связи. Мицелий трансмиссивных грибов и древесина, частично ими разрушенная, обеспечивают более полноценное питание личинок флеомицетофагов. К этой группе можно отнести весьма агрессивных короедов – малого соснового лубоеда (*Tomicus minor* (Hartig, 1834)) и вершинного короеда (*Ips acuminatus* (Gyllenhal, 1827)), которые питаются как лубом, так и мицелием грибов, развивающихся в маточных и личиночных ходах (Kirisits, 2007; Bleiker, Six, 2007; Hammerbacher et al., 2013; Lieutier et al., 2015; Kandasamy et al., 2019). При этом и насекомые, и грибы, и нематоды могут становиться активными участниками патогенеза растения-хозяина в этом четырехкомпонентном комплексе (Basset et al., 1992; Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Hofstetter et al., 2015; Ryss et al., 2015, 2019; Menkis et al., 2016; Fernández-Fernández et al., 2019; Mayers et al., 2022; Gomez et al., 2023). В ряде публикаций приводится утверждение, что именно трансмиссия короедами фитопатогенных грибов обеспечивает возникновение эпифитотий и вспышек массового размножения стволовых вредителей, прежде всего короедов (Basset et al., 1992; Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Hofstetter et al., 2015; Menkis, et al., 2016; Wadke et al., 2016; Mayers et al., 2022; Gomez et al., 2023).

В отношении нематод известно, что их взаимодействие с короедами и грибами нередко становится ключевым фактором ослабления и гибели древесных растений в лесных и парковых насаждениях (Grucmanova, Holusa, 2013; Kanzaki et al., 2018; Полянина и др., 2019; Polyanina et al., 2019; Рысс и др., 2024). Экономический ущерб может достигать огромных значений (Ruehle, 1972; Ferraz, Brown, 2002; Кулинич и др., 2003). Наибольшее хозяйственное значение имеют стволовые нематоды из рода

Bursaphelenchus – мико-фитофаги – паразиты грибов и растений, возбудители энтомохорных мико-нематодозов. Эти нематоды питаются клетками обкладки смоляных каналов и луба, а также грибами, как внесенными насекомыми, так и попавшими в ткани дерева другими путями через ворота инфекции. Короеды переносят трансмиссивную стадию нематод (дауер личинки) под надкрыльями и в трахеях. При прокладке маточных ходов жуками, личинки чаще всего попадают во флоэму и линяют, давая начало пропативным поколениям нематод, которые питаются клетками растения-хозяина и грибами (Futai, 2021). Питаясь тканями луба и камбием, нематоды ухудшают состояние деревьев и снижают их резистентность по отношению к насекомым и фитопатогенным грибам (Полянина и др., 2019; Polyanina et al., 2019).

Трансмиссия короедами фитопатогенных нематод и грибов, последующее ослабление и гибель древесных растений подтверждаются уже ставшими классическими примерами. Так, перенос спор гриба-аскомицета *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier, вызывающего голландскую болезнь язвов (*Ulmus* L.), вязовыми заболонниками струйчатым (*Scolytus multistriatus* (Marshall, 1802)), ильмовым большим (*S. scolytus* (Fabricius, 1775)), заболонником-пигмеем (*S. pygmaeus* (Fabricius, 1787)) привел к массовой гибели язвов в Европе и, в частности, на территории Санкт-Петербурга и окрестностей. В Санкт-Петербурге язвы погибли почти полностью (Калько, 2008; Et-Touil et al., 2011; Jürisoo et al., 2021; Селиховкин, 2023). При этом в патогенезе участвует и нематода *Bursaphelenchus ulmophilus* (Ryss et al., 2015, 2021; Ryss, Polyanina, 2017, 2022).

Широко известным примером взаимодействия насекомых, нематод и грибов стали трансмиссивные и трофические связи жуков-усачей (*Monochamus* spp.), сосновой стволовой нематоды (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner 1934) Nickle 1981) и фитопатогенных грибов *Ceratocystis* spp. (*Ophiostoma piceae* (Münch) Syd. & P. Syd., *O. minus* (Hedgc.) Syd. & P. Syd.), а также распространение и развитие вилта сосны (*Pinus* L.) (Hao et al., 2022; Ye et al., 2023; Togashi et al., 2024). Инвазивный и высокоагрессивный аскомицет *Hymenoscyphus fraxineus* (Т. Kowalski) Baral, Queloz et Hosoya вызывает инфекционный некроз ветвей (суховершинность) всех европейских видов ясеня (*Fraxinus* L.) на территории Евразии. В развитии суховершинности принимает участие нематода *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoidoidea), а ее пере-

нощиком выступает ясеневый лубоед (*Hylesinus crenatus* (Fabricius, 1787)) (Gu et al., 2017; Ryss, Polyanina, 2018; Ryss et al., 2019; Marcais et al., 2022; Звягинцев и др., 2023).

Пристальное внимание привлекает изучение ассоциаций короедов и патогенных организмов хвойных деревьев, имеющих большое хозяйственное значение в бореальных лесах. Короеду-типографу, короеду-стенографу, сосновым лубоедам (*Tomicus* spp.) и инвазионному уссурийскому полиграфу (*Polygraphus proximus* Blandford, 1894) и их взаимодействию с грибами и нематодами посвящено немало публикаций (Pain et al., 1997; Masuya et al., 1998; Kirisits, 2007; Lieutier et al., 2009, 2015; Bueno et al., 2010; Linnakoski et al., 2012; Krokene, 2015; Kandasamy et al., 2019; Леднев и др., 2019; Романенко и др., 2021; Romanenko et al., 2021; Баранчиков и др., 2024; Рысс и др., 2024). Тем не менее некоторые утверждения о роли ассоциированных с насекомыми патогенов выглядят весьма спорными. D. L. Six и M. J. Wingfield (2011) в обширном обзоре литературы, посвященном критике классической парадигмы, постулирующей роль ассоциированных с короедами фитопатогенных грибов как решающий фактор, приводящий к гибели дерева, показали сомнительную правомерность такой точки зрения. В частности, обсуждается отсутствие соответствия между ростом гриба в дереве-хозяине и успешности атаки короедов, несоответствие распространенности короедов и переносимых ими вирулентных грибов, возможность успешных атак короедов без участия вирулентных грибов и ряд других спорных моментов (Six, Wingfield, 2011).

Цель данной статьи – обсудить неясные моменты во взаимодействии насекомых, грибов, нематод и их растений-хозяев и обозначить возможные пути исследования.

МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Неоднозначность роли патогенов при трансмиссии короедами в ослаблении и гибели деревьев-хозяев. Наличие тесных связей короедов, грибов и нематод в ходе патогенеза растения-хозяина очевидно. Однако при анализе циклов развития короедов, грибов и нематоды возникает ряд вопросов. Всегда ли переносимые короедами грибы и нематоды ослабляют дерево, способствуя заселению дерева короедами?

Взаимодействия короедов, грибов и стволовых нематод весьма лабильны. Грибы и немато-

ды могут выступать как оппортунисты или как настоящие патогены, вместе или независимо активно участвовать в ослаблении дерева-хозяина или завершать атаку насекомых (Селиховкин, Рысс, 2024; Рысс и др., 2024; Селиховкин и др., 2025).

Переносчиками фитопатогенных грибов могут быть отнюдь не только короеды (Иващенко и др., 2021; Баранов и др., 2021). Анализ видового состава микромицетов на 28 видах насекомых (отряды Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera) показал, что все насекомые несли на себе грибы этой дендрофильной группы, а жуки-филлофаги *Anaspis thoracica* (Linnaeus, 1758) (Scraptiidae), *Cimberis attelaboides* (Fabricius, 1787) (Cimberididae), *Phrathora laticollis* (Suffrian, 1851) (Chrysomelidae) больше всего, в некоторых случаях – до 20 видов. При этом *Cimberis attelaboides* питается генеративными органами сосен (Ren et al., 2017) и, по-видимому, оказался на дубе (*Quercus* L.) случайно. Значительное количество микромицетов было и на гусеницах златогузки (*Euproctis chryorrhoea* Linnaeus, 1758 (Erebidae)) – типичного вредителя листьев дуба (Баранов и др., 2021). Споры возбудителя язвенного рака сосны анаморфного аскомицета *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell наряду с короедами распространяют сосновые слоники (*Pissodes* spp.), сосновый семенной клоп (*Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910) (Hemiptera: Coreidae) и другие виды (Селиховкин и др., 2018; Selikhovkin et al., 2018; Fernández-Fernández et al., 2019). Фитопатогенный гриб *Diplodia pinea* (Desm.) J. Kickx f. распространяет сосновый семенной клоп (Mjøs et al., 2010).

Нет подтверждения, что именно переносимые насекомыми грибы становятся важным фактором ослабления и гибели растения-хозяина (Six, Wingfield, 2011). В частности, утверждение о том, что именно заболонники – единственный или основной фактор заражения язвов аскомицетом *Ophiostoma novo-ulmi*, нельзя считать верным. Усыхание язвов в Москве и Московской области, вызванное распространением голландской болезни и размножением заболонников, продолжается. При этом сейчас данный процесс происходит без участия заболонников (Колганихина, Синькевич, 2021). Заболонник струйчатый и з. ильмовый большой поселяются исключительно в усыхающих деревьях, и споры грибов, которые несут на себе жуки, не имеют существенного значения как фактор дальнейшего ослабления и гибели деревьев (Колганихина

и др., 2022). Однако показано, что заболонник Ярошевского (*Scolytus jaroschewskii* Schevyrew, 1893) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) заселяет здоровые растения лоха (*Elaeagnus* L.) и при этом несет на себе 94 вида грибов, преимущественно аскомицетов (Петров и др., 2022; Petrov et al., 2022).

Наибольшие сомнения вызывает следующее обстоятельство. Заселение деревьев заболонниками (*Scolytus* spp.), ясеневыми лубоедами (*Hylesinus* spp.) и особенно короедами хвойных – короедом-типографом, короедом-стенографом (*Ips sexdentatus* (Börner, 1776)), сосновыми лубоедами (*Tomicus* spp.), уссурийским полиграфом, т. е. формирование маточных и начало развития личиночных ходов, занимает несколько дней. Это весьма короткий период, продолжающийся обычно не более 2 нед. По-видимому, именно в это время жуки вносят в луб и поверхностные слои заболони споры грибов, находящихся на поверхности тела и в микангиях, а также нематод, находящихся под элитрами и в трахеях. Очевидно, что развитие грибов не сможет оказать существенного воздействия на состояние дерева, так как образование некрозов в процессе развития офиостомоидных грибов происходит довольно медленно. Размножение и распространение нематод также займет довольно продолжительный период, существенно больший, чем время, которое понадобится для развития личинок и перекрытия сосудов или ситовидных трубок флоэмы.

Существует две альтернативных возможности внесения патогенов короедами в дерево-хозяина до начала активного заселения короедами:

- в процессе дополнительного или возобновительного питания короедов после или до диапаузы, перед формированием сестринского поколения, а также дополнительное питание молодых жуков;
- в местах вселения жуков при неудачных попытках поселения.

Дополнительное питание. С. С. Ижевским с соавт. (2005) отмечено, что язвовые заболонники проходят дополнительное питание в кроне, повреждая молодые побеги, и в этот момент вносят в наносимые ими раны споры грибов. Распространению голландской болезни посвящено множество публикаций. Известно, что имаго язвовых заболонников (*Scolytus* spp.) несут на себе конидии и споры грибов *O. novo-ulmi*, вызывающих голландскую болезнь. При этом в патогенезе участвуют и нематоды. На заболоннике струйчатом и з. ильмовом большом всегда есть дауеры 2 видов нематод – *Bursaphelenchus*

ulmophilus Ryss, Polyanina, Popovichev & Subbotin 2015 (Nematoda: Aphelenchoididae) и *Rhabditoilaimus ulmi* (Goodey, 1930) Susoy and Herrmann, 2012 (Nematoda: Diplogastridae), сопутствующих развитию вилта (Basset et al., 1992; Et-Touil et al., 2011; Ploetz et al., 2013; Ryss et al., 2015, 2021; Santini, Faccoli, 2015; Bark beetles..., 2015; Menkis et al., 2016; Ryss, Polyanina, 2017; Davydenko, 2021; Ryss, Polyanina, 2022; и др.). Однако экспериментального подтверждения тезиса о внесении возбудителя голландской болезни и нематод именно в процессе дополнительного питания, т. е. лабораторного исследования на предмет наличия возбудителей голландской болезни в местах дополнительного питания заболонников и на самих, проходивших дополнительное питание заболонниках, нам не удалось обнаружить

Большой сосновый лубоед (*Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758)) и малый (*T. minor* (Hartig, 1834)), также как и вязовые заболонники (*Scolytus* spp.), проходят дополнительное питание в кронах сосен, прокладывая ходы внутри молодых побегов (Римский-Корсаков и др., 1949; Bark beetles..., 2015). Хорошо известно, что жуки сосновых лубоедов переносят большой спектр грибов и в том числе высоковирулентных *Leptographium wingfieldii* M. Morelet и *Ophiostoma minus* (Зарудная, Селиховкин, 1988; Solheim et al., 2001; Lieutier et al., 2004; Ижевский и др., 2005; Jankowiak, 2006; Bark beetles..., 2015), а также нематод (Рысс, Селиховкин, 2024), которых находят в семейных ходах короедов. Однако нам не удалось обнаружить публикаций, в которых бы рассматривалось заражение деревьев сосновыми лубоедами во время дополнительного питания.

Наиболее хозяйственно значимые из трибы Iripini короед-типограф, короед-стенограф, вершинный короед проходят дополнительное питание под корой, чаще всего в лубе, ранее заселенных ими деревьев или в коре ослабленных и ветровальных деревьев (Римский-Корсаков и др., 1949; Маслов, 2010; Bark beetles..., 2015). В этом случае вряд ли имеет смысл говорить о роли энтомохорной трансмиссии грибов в ослаблении дерева-хозяина. Однако во время массовых размножений короеда-типографа в древостое может сохраниться некоторое число здоровых и незаселенных деревьев. Вылетевшие жуки атакуют такие деревья для прохождения дополнительного питания. Мы это явление наблюдали во время вспышки размножения короеда-типографа в Ленинградской области в

2021–2023 гг. (Селиховкин и др., 2023в). Ствол дерева полностью отработан исключительно ходами короедов, проходящих дополнительное питание, но признаков интенсивного развития грибов в ходах не наблюдалось даже в старых ходах (рис. 1).

Попытки поселения. Этот путь внесения патогенов, способных ослабить дерево-хозяина и подготовить успешную атаку, в некоторых случаях, по-видимому, возможен. Гриб гроссмании Аошимы (*Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka) – преобладающий и весьма агрессивный спутник уссурийского полиграфа (Пашенова и др., 2017; Pashenova et al., 2017; Баранчиков и др., 2024). Гроссмания развивалась не только в семейных ходах уссурийского полиграфа, но в местах попыток поселения, на деревьях, «проявивших активный защитный ответ».

Это позволяет предполагать, что развитие гриба может выступить дополнительным фактором ослабления дерева, несмотря на то, что первоначальные некрозы флоэмы были совсем небольшими – до 9 мм (Баранчиков и др., 2024).

Большой сосновый лубоед – еще один вид, для которого характерно появление многочисленных попыток поселения, ослабляющих дерево (рис. 2).

Такие деревья встречались нам постоянно на разных объектах в Карелии, Ленинградской области, Тверской области и в других районах исследования. Однако в неразвившихся маточных ходах (заселение происходит в мае) даже к середине июля не наблюдалось развитие грибов. Следует отметить, что лабораторный анализ микобиоты из этих ходов нами не проводился и, возможно, что в местах попыток поселения офиостомоидные грибы присутствуют.

Кроме рассмотренных путей взаимодействия короедов и патогенов для обеспечения успешности атаки короедов существует и еще одна возможность, а именно синтез аттрактантов офиостомоидными грибами, переносимыми короедами (Zhao et al., 2019; Jirošová et al., 2022). Присутствие аттрактивного эффекта гроссмании Аошимы по отношению к уссурийскому полиграфу подтверждено в эксперименте (Пашенова и др., 2013).

Если привлекательность дерева-хозяина при этом резко увеличивается, то за счет массовости атака короедов будет более успешной. Не исключено, что именно этот аспект может оказаться решающим, например при взаимодействии гроссмании Аошимы и уссурийского полиграфа.



Рис. 1. Ходы дополнительного питания короеда-типографа на елях в очаге массового размножения (Рощинское лесничество, Ленинградская область, июль 2023 г.).



Рис. 2. Попытки поселения большого соснового лубоеда на соснах: неразвившийся и засмолённый маточный ход (а) и смоляные воронки (б) (Рощинское лесничество, Ленинградская область, июль 2023 г.).

В итоге можно отметить, что роль офиостомидных грибов и стволовых нематод, переносимых короедами как агентами превентивного ослабления дерева-хозяина, не исследована и не очевидна.

В отношении нематод ситуация изучена в еще меньшей степени. Показано, что нематоды присутствуют как в ходах, так и самих жуках, в частности в вязовых заболонниках, большом ясеневом лубоеде, короеде-типографе, большом

сосновом лубоеде и др. (Ryss et al., 2005, 2015, 2019; Полянина и др., 2019; Polyaniina et al., 2019; Рысс и др., 2024). Патогенность некоторых трансмиссивных видов нематод и грибов исследована в фитотестах (Пашенова, Лихута, 2012; Пашенова и др., 2012, 2017; Астраханцева и др., 2014; Ryss et al., 2018; Pashenova et al., 2018; Полянина, 2023; Баранчиков и др., 2024). Однако остаётся неизвестным, вносят ли короеды нематод в процессе дополнительного питания? Могут ли нематоды, попавшие в засмоленные маточные ходы (попытки поселения), развиваться? Если в этих случаях процесс патогенеза возникает, то насколько быстро распространяются нематоды и оказывают ли они значимое влияние на состояние дерева-хозяина?

Для ответа на эти вопросы необходимо сочетание полевых и лабораторных исследований роли каждого агента инфекции – короедов, фитопатогенных грибов и нематод – в ослаблении дерева при разной последовательности заселения членами патогенной ассоциации.

Пути исследования проблемы и некоторые результаты. В процессе полевых исследований необходимо выяснить сопряженность циклов развития насекомых-дендрофагов (в данном случае – короедов), переносимых ими фитопатогенных грибов и нематод. Для этого необходимо регистрировать сезонные изменения в динамике численности состава патогенов в дереве и переносчике с целью составления модели-диаграммы патологического процесса. Экспериментальные исследования должны проверить сценарии взаимодействия патогенов в подсистемах переносчик – гриб, переносчик – нематода, нематода – гриб, а также опыты по инокуляции грибов и нематод в растение, минуя переносчика и посредством переносчика. Сопоставление этих данных даст возможность построить надежную региональную прогностическую модель сценария патогенеза как базы для разработки практических мер контроля заболеваний древесных растений.

Все известные нам работы по трансмиссии короедами грибов и нематод построены на исследовании того, что переносят жуки во время лета (отлов жуков феромонными ловушками – наиболее частый метод сбора, в этом случае на теле жуков находятся десятки случайных видов микромицетов). В некоторых случаях изучается микобиота жуков, извлеченных из семейных маточных ходов, и состав микромицетов самих ходов (Pain et al., 1997; Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Kirisits, 2007; Lieutier et al., 2009; Krokene, 2015; Леднев и др., 2019; Баран-

чиков и др., 2024). В любом случае изучаются основная фаза развития – заселение родительского поколения (феромонные ловушки или сбор из-под коры и со ствола) и развитие молодого поколения (сбор из-под коры).

В 2023 г. нами начата серия исследований по изучению трансмиссии короедами грибов и нематод на разных стадиях жизненного цикла 2 видов, наиболее распространенных в таежных лесах Северо-Запада России – короеде-типографе (ель – *Picea A. Dietr.*) и большом сосновом лубоеде (сосна) – значимых вредителях сосны, формирующих очаги массового размножения. Хорошо известно, что оба вида ассоциированы с офиостомовыми грибами – возбудителями синевы древесины (Masuya, 1998; Lieutier et al., 2015). Эти трансмиссивные грибы, по мнению некоторых авторов, участвуют в ослаблении дерева-хозяина и способствуют успеху размножения короедов (Kirisits, 2007).

Сосновые лубоеды проходят дополнительное питание в кроне внутри молодых побегов (Римский-Корсаков и др., 1949; Bark beetles..., 2015), что позволяет предположить возможность заражения сосен грибами и нематодами во время дополнительного питания.

Для анализа взаимодействия большого соснового лубоеда с грибами и нематодами в 2023 и 2024 гг. мы собрали жуков из ключевых частей цикла развития: родительское поколение из-под коры во время заселения; куколки, личинки и молодые жуки из семейных ходов и молодые жуки из побегов во время дополнительного питания в конце вегетационного сезона. В начале вегетационного сезона собрать жуков из обломанных и упавших побегов сосны (дополнительное питание после выхода из диапаузы) не удалось, так как жуки быстро покидали побеги. Сборы проводились стерильным пинцетом в стерилизованные пробирки, чтобы избежать случайного попадания посторонних видов грибов.

В 2023 г. получен довольно неожиданный результат. В жуках родительского поколения большого соснового лубоеда, собранных из ходов, было выделено 3 вида офиостомоидных грибов, но в жуках и личинках молодого поколения, находящихся в ходах, офиостомовые грибы не обнаружены. В молодых жуках, проходивших дополнительное питание в побегах перед уходом в диапаузу, выявлен только один вид – *Ophiostoma* sp. Выделенные виды находятся в коллекции культур на кафедре защиты леса, древесиноведения и охотоведения Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета (Мартирова, Антонь, 2024). Полу-

ченный результат вызывает сомнения в том, что заражение кроны сосны трансмиссивными офиостомовыми грибами во время дополнительного питания имеет существенное значение. В исследовании 2023 г. использован небольшой объем материала (от 3 до 10 экз. в каждом из трех вариантов), а в 2024 г. собрано значительное число особей большого соснового лубоеда (от 10 до 20 экз. в варианте, семь вариантов), что позволяет рассчитывать на получение репрезентативных данных.

В 2024 г. начато исследование видового состава трансмиссивных нематод на разных стадиях жизненных циклов большого соснового лубоеда и короеда-типографа. Меридиональная трансекта сбора жуков, личинок, куколок и ходов короеда-типографа включала шесть точек от юга Ленинградской области до Северной Карелии (59.422580, 30.7006843; 60.178700, 29.787560; 60.222224, 29.792512; 62.927110, 33.789700; 64.838322, 32.047428; 64.992533, 33.888100). Фауна дауер-личинок была одинаковой для всей трансекты. Следует отметить, что заражены были в основном жуки родительского поколения, отловленные феромонными ловушками, а в жуках молодого поколения личинок почти не было (Рысс и др., 2024).

В 2025–2026 гг. планируется продолжение исследований в этом направлении. После анализа результатов 2023–2024 гг. план исследований будет уточнен. По-видимому, добавится еще одно направление – анализ микобиоты в местах попыток поселения большого соснового лубоеда и короеда-типографа как один из возможных путей попадания трансмиссивных патогенов в дерево до успешного заселения короедов.

Авторы выражают благодарность Ю. Н. Баранчикову и Н. В. Пашеновой за полезные советы и конструктивное обсуждение материала в процессе редактирования статьи.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 24-16-00092 «Взаимосвязи насекомых-вредителей и патогенных организмов и ответные реакции древесных растений Северо-Запада Европейской части России: мониторинг и методы контроля плотности популяций вредителей и патогенов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астраханцева Н. В., Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka – ассоциантом уссу-

рийского полиграфа // Изв. СПбЛТА. 2014. № 207. С. 142–153.

Баранов О. Ю., Иващенко Л. О., Пантелеев С. В., Колганихина Г. Б. Сравнительная оценка структуры микобиомов фитофагов дуба черешчатого на основе данных фрагментного анализа локуса ITS1 // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. тр. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2021. Вып. 81. С. 126–134.

Баранчиков Ю. Н., Пономарев В. И., Пашенова Н. В., Ефременко А. А., Голиков Д. Ю., Клобуков Г. И., Крауцкий Б. В., Кириченко Н. И. Первые находки инвазивного тандема короед – фитопатогенный гриб в Среднеуральском мегаполисе // Сиб. лесн. журн. 2024. № 1. С. 107–115.

Иващенко Л. О., Пантелеев С. В., Баранов О. Ю., Колганихина Г. Б., Романенко М. О., Ярмолович В. А. Молекулярно-генетическая идентификация доминирующих видов в микобиомах насекомых-фитофагов листовных пород // Лесное хозяйство: Материалы 85-й научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с междунар. участ.), Минск, 1–13 февр. 2021 г. Минск: БГТУ, 2021. С. 125–127.

Ижевский С. С., Никитский Н. Б., Волков О. Г., Долгин М. М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула: Гриф и К, 2005. 220 с.

Зарудная Г. И., Селиховкин А. В. Синева и лубоеды – взаимосвязанные факторы ослабления сосняков, подверженных воздействию загрязнения. Л.: ЛЛТА им. С. М. Кирова, 1988. 6 с. (деп. в ВИНТИ 25.10.88. № 7658-B88).

Звягинцев В. Б., Демидко Д. А., Пантелеев С. В., Пашенова Н. В., Серая Л. Г., Ярук А. В., Баранчиков Ю. Н. Распространение инвазивного возбудителя некроза ветвей ясеня аскомицета *Hymenoscyphus fraxineus* в Европейской части России // Изв. СПбЛТА. 2023. Вып. 244. С. 88–115.

Калько Г. В. Голландская болезнь вязов в Санкт-Петербурге // Микол. и фитопатол. 2008. Т. 42. № 6. С. 564–571.

Колганихина Г. Б., Пантелеев С. В., Петров А. В. Разнообразие микобиомов и трансмиссивная роль ильмовых заболонников в экосистемах Теллермановского леса // Научные основы устойчивого управления лесами. Материалы конференции с международным участием, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН. М., 2022. С. 58–60.

Колганихина Г. Б., Синькевич В. В. К изучению проблемы усыхания вязов в Москве и Подмоскowie // Тр. СПбНИИЛХ. 2021. № 3. С. 67–85.

Кулинич О. А., Тюльдюков П. В., Козырева Н. И. Фитопаразитические нематоды, имеющие карантинное значение для России и других стран мира // Защита растений. 2003. С. 24–28.

Леднев М. В., Левченко И. А., Казарцев Г. Р. Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips tyrographus*), в Ленинградской области // Микол. и фитопатол. 2019. Т. 53. № 2. С. 80–89.

Маслов А. Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.

Мартирова М. Б., Антонь В. В. Ассоциации офиостомовых грибов с лубоедами *Tomicus piniperda* и *T. minor* на территории Ленинградской области // Научное

- творчество молодежи – лесному комплексу России: Материалы XX Всероссийской (нац.) научно-технической конференции студентов и аспирантов. Екатеринбург: УГЛТУ, 2024. С. 228–231.
- Пашенова Н. В., Лихута Я. И. Взаимоотношения грибов, распространяемых вредителями пихты сибирской, при лабораторном культивировании // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Материалы Всероссийской конференции с международным участием, Красноярск, 25–27 сент., 2012 г. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2012. С. 75–81.
- Пашенова Н. В., Петько В. М., Керчев И. А., Бабичев Н. С. Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Изв. СПбЛТА. 2012. № 200. С. 114–120.
- Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Атрактивность фитопатогенного гриба *Grossmannia aoshimae* для жуков его инвазивного переносчика – уссурийского полиграфа // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. IX Международный научный конгресс: Международная научная конференция «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью»: сб. мат-лов. В 4 т. Новосибирск: СГА, 2013. Т. 4. С. 102–106.
- Пашенова Н. В., Кононов А. В., Устьянцев К. В., Блинов А. Г., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Рос. журн. биол. инваз. 2017. № 4. С. 80–95.
- Петров А. В., Колганыхина Г. Б., Пантелеев С. В., Виноградова С. В. Особенности развития и разнообразии микробиомов заболонника *Scolytus jaroschewskii* Schevurew, 1893 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) на лохе *Elaeagnus angustifolia* L. в Дагестане // Энт. мол. обзор. 2022. Т. 101. № 4. С. 691–704.
- Полянина К. С. Ксилобионтные нематоды лиственных древесных растений: фауна, жизненные циклы и паразито-хозяйные отношения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 1.5.17. СПб: Зоол. ин-т РАН, 2023. 25 с.
- Полянина К. С., Мандельштам М. Ю., Рысс А. Ю. Краткий обзор ассоциаций ксилобионтных нематод с жуками-короедами (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Энт. мол. обзор. 2019. Т. 98. № 3. С. 481–499.
- Римский-Корсаков М. Н., Гусев В. И., Полубояринов И. И., Шиперович В. Я., Яцентковский А. В. Лесная энтомология. 3-е изд. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1949. 597 с.
- Романенко М. О., Уэгу Дж. А., Иващенко Л. О. Микобиота короедов рода *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Iprini) и ее хозяйственное значение // Энт. мол. обзор. 2021. Т. 100. № 4. С. 797–813.
- Рысс А. Ю., Мандельштам М. Ю., Полянина К. С., Селиховкин А. В. Энтомохорные нематоды как потенциальные агенты биоконтроля короедов хвойных лесов: мониторинг трансмиссивных личинок нематод, переносимых *Ips tyrographus* на Северо-Западе Европейской части России // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XIII чтения памяти О. А. Катаева: Материалы Всероссийской конференции, Санкт-Петербург, 28.10–01.11.2024 г. / под ред. А. В. Селиховкина, Ю. Н. Баранчикова, В. И. Пономарёва. СПб.: СПбГЛТУ, 2024. С. 98–99.
- Рысс А. Ю., Селиховкин А. В. Первая находка *Bursaphelenchus hofmanni* в России // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XIII чтения памяти О. А. Катаева: Материалы Всероссийской конференции, Санкт-Петербург, 28.10–01.11.2024 г. / под ред. А. В. Селиховкина, Ю. Н. Баранчикова, В. И. Пономарёва. СПб.: СПбГЛТУ, 2024. С. 100–101.
- Селиховкин А. В. Вредители и патогены древесных растений в насаждениях Санкт-Петербурга: динамика и прогноз // Изв. СПбЛТА. 2023. № 243. С. 162–176.
- Селиховкин А. В., Марковская С., Васайтис Р., Мартынов А. Н., Мусолин Д. Л. Фитопатогенный гриб *Fusarium circinatum* и возможности его распространения насекомыми в России // Рос. журн. биол. инваз. 2018. Т. 11. № 2. С. 53–63.
- Селиховкин А. В., Нехаева М. Ю., Мельничук И. А. Экономические и социальные последствия инвазий вредителей и патогенов древесных растений в Санкт-Петербурге // Рос. журн. биол. инваз. 2023а. № 2. С. 163–171.
- Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Мандельштам М. Ю., Алексеев А. С. Роль стволовых вредителей в изменении состояния хвойных лесов на Северо-Западе Европейской части России // Лесоведение. 2023б. № 3. С. 304–321.
- Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Осечкина Т. А., Мамеев Н. А., Мартирова М. Б. Динамика состояния популяции короледа-типографа в Ленинградской области в очаге массового размножения // Изв. СПбЛТА. 2023в. № 244. С. 184–199.
- Селиховкин А. В., Рысс А. Ю. Ассоциации дендрофильных насекомых, нематод и грибов древесных растений: постановка задачи // Лесные экосистемы бореальной зоны: биосферная роль, биоразнообразие, экологические риски: Материалы международной конференции, Красноярск, 16–20 сент. 2024 г. / Отв. ред. А. В. Пименов. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2024. С. 346–348.
- Селиховкин А. В., Шабунин Д. А., Антонь В. В., Мартирова М. Б., Мандельштам М. Ю. Ассоциации дендрофильных насекомых и грибов – фатальный фактор городских и пригородных насаждений? // Изучение и сохранение природной и антропогенной микробиоты: Материалы международной конференции, Красноуфимск Свердлов. обл., 25–31.08.2024 г. Екатеринбург: Ин-т экол. раст. и животн. УрО РАН, 2025.
- Basset Y., Favaro A., Springate N. D., Battisti A. Observations on the relative effectiveness of *Scolytus multistriatus* (Marsham) and *Scolytus pygmaeus* (Fabricius) (Coleoptera: Scolytidae) as vectors of the Dutch elm disease // Mitteilungen der Schweizerischen Entomol. Gesellschaft. 1992. V. 65. P. 61–67 (in German with English abstract).
- Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam: Elsevier, 2015. P. 177–207.
- Bergerot B., Julliard R., Baguette M. Metacommunity dynamics: decline of functional relationship along a habitat fragmentation gradient // PLoS One. 2010. V. 5. Iss. 6. Article number 11294. 6 p.
- Bleiker K. P., Six D. L. Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: Potential implications of multiple

- associates on host population dynamics // Environ. Entomol. 2007. V. 36. Iss. 6. P. 1384–1396.
- Bueno A., Diez J. J., Mercedes M. F. Ophiostomatoid fungi transported by *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) in *Pinus pinaster* in NW Spain // Silva Fenn. 2010. V. 44. N. 3. P. 387–397.
- Davydenko K. Occurrence and pathogenicity of tree pathogenic fungi vectored by bark beetles. Doctoral Thesis No. 2021: 25. Uppsala: Fac. For. Sci., 2021. 70 p.
- Dukes J. S., Pontius J., Orwig D., Garnas J. R., Rodgers V. L., Brazeal N., Cooke B., Theoharides K. A., Stange E. E., Harrington R., Ehrenfeld J., Gurevitch J., Manuel L., Stinson K., Wick R., Ayres M. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict? // Can. J. For. Res. 2009. V. 39. N. 2. P. 231–248.
- Et-Touil A., Rioux D., Mathieu F., Bernier L. External symptoms and histopathological changes following inoculation of elms putatively resistant to Dutch elm disease with genetically close strains of *Ophiostoma* // Can. J. Bot. 2011. V. 83. N. 6. P. 656–667.
- Ferraz L. C. C. B., Brown D. J. F. An introduction to nematodes: Plant nematology. Sofia: Pensoft Publ., 2002. 221 p.
- Fernández-Fernández M., Naves P., Witzell J., Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Paraschiv M., Chira D., Martínez-Alvarez P., Martín-García J., Muñoz-Adalia E. J., Altunisik A., Massimino Cocuzza G. E., Di Silvestro S., Cristina Zamora C., Diez J. J. Pine pitch canker and insects: relationships and implications for disease spread in Europe // Forests. 2019. V. 10. Iss. 8. Article number 627. 23 p.
- Futai K. Pine wilt disease and the decline of pine forests. A global issue. Walker, Newcastle, UK: Cambridge Scholars Publ., 2021. 201 p.
- Gomez D. F., Riggins J. J., Cognato A. I. Bark beetles // Forest Entomology and Pathology. V. 1: Entomol / J. D. Allison, T. D. Paine, B. Slippers, M. J. Wingfield (Eds.). Springer Nature Switzerland AG, 2023. P. 299–337.
- Gu J., Tomalak M., He J., Fang Y. *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Tylenchina: Aphelenchoididae), a nematode associated with the Greater ash bark beetle, *Hylesinus crenatus* Fabricius, in dying ash, *Fraxinus excelsior* L., in Europe // Nematology. 2017. V. 19. Iss. 4. P. 413–426.
- Gručanová S., Holusa J. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe // Acta Zool. Bulgar. 2013. V. 65. N. 4. P. 547–556.
- Hammerbacher A., Schmidt A., Wadke N., Wright L. P., Schneider B., Bohlmann J., Brand W. A., Fenning T. M., Gershenzon J., Paetz C. A. Common fungal associate of the spruce bark beetle metabolizes the stilbene defenses of Norway spruce // Plant Physiol. 2013. V. 162. Iss. 3. P. 1324–1336.
- Haubrock P. J., Turbelin A. J., Cuthbert R. N., Novoa A., Taylor N. G., Angulo E., Ballesteros-Mejia L., Bodey T. W., Capinha C., Diagne C., Essl F., Golivets M., Kirichenko N., Kourantidou M., Leroy B., Renault D., Verbrugge L., Courchamp F. Economic costs of invasive alien species across Europe // NeoBiota. 2021. V. 67. P. 153–190.
- Hao X., Liu X., Chen J., Wang B., Li Y., Ye Y., Ma W., Ma L. Effects on community composition and function *Pinus massoniana* infected by *Bursaphelenchus xylophilus* // BMC Microbiol. 2022. V. 22. Iss. 1. Article number 157. 10 p.
- Harrington T. C. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners // Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution / F. E. Vega and M. Blackwell (Eds.). N. Y.: Oxford Univ. Press, 2005. P. 257–291.
- Hofstetter R. W., Dinkins-Bookwalter J., Davis T. S., Klepzig D. Symbiotic association of bark beetles // Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 2015. P. 209–238.
- Jankowiak R. Fungi associated with *Tomicus piniperda* in Poland and assessment of their virulence using Scots pine seedlings // Ann. For. Sci. 2006. V. 63. N. 7. P. 801–808.
- Jirošová A., Modlinger R., Hradecký J., Ramakrishnan R., Beránková K., Kandasamy D. Ophiostomatoid fungi synergize attraction of the Eurasian spruce bark beetle, *Ips typographus* to its aggregation pheromone in field traps // Front. Microbiol. 2022. V. 13. Article number 980251.
- Jürisoo L., Selikhovkin A. V., Padari A., Shevchenko S. V., Shcherbakova L. N., Popovichev B. G., Drenkhan R. The extensive damages of elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in north-western Russia // Urban Forestry & Urban Greening. 2021. V. 63 (9128). Article number 127214.
- Kandasamy D., Gershenzon J., Andersson M. N., Hammerbacher A. Volatile organic compounds influence the interaction of the Eurasian spruce bark beetle (*Ips typographus*) with its fungal symbionts // The ISME J. 2019. V. 13. Iss. 7. P. 1788–1800.
- Kanzaki N., Ekino T., Ide T., Masuya H., Degawa Y. Three new species of parasitaphelenchids, *Parasitaphelenchus frontalis* n. sp., *P. costati* n. sp. and *Bursaphelenchus hirsutae* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae), isolated from bark beetles from Japan // Nematology. 2018. V. 20. N. 10. P. 957–1005.
- Kirichenko N., Haubrock P. J., Cuthbert R. N., Akulov E., Karimova E., Shneyder Y., Liu C., Angulo E., Diagne C., Courchamp F. Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia // NeoBiota. 2021. V. 67. P. 103–130.
- Kirisits T. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi // Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis / F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J. C. Grégoire, and H. F. Evans (Eds.). Dordrecht: Springer, 2007. P. 181–236.
- Klepzig K. D., Moserl J. C., Lombardero F. J., Hofstetter R. W., Ayres M. P. Symbiosis and competition: complex interactions among beetles, fungi and mites // Symbiosis. 2001. V. 30. Iss. 2. P. 83–96.
- Klepzig K. D., Six D. L. Bark beetle-fungal symbiosis: context dependency in complex associations // Symbiosis. 2004. V. 37. Iss. 1. P. 189–205.
- Krokene P. Conifer defense and resistance to bark beetles In: Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam: Elsevier, 2015. P. 177–207.
- Lieutier F., Yart A., Ye H., Sauvard D., Gallois V. Variations in growth and virulence of *Leptographium wingfieldii* Morelet, a fungus associated with the bark beetle *Tomicus piniperda* L. // Ann. For. Sci. 2004. V. 61. N. 1. P. 45–53.
- Lieutier F., Yart A., Salle A. Stimulation of defenses by ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers // Ann. For. Sci. 2009. V. 66. Iss. 8. P. 801–822.

- Lieutier F., Långström B., Faccoli M. The Genus *Tomicus* // Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam: Elsevier, 2015. P. 371–426.
- Linnakoski R., Wilhelm de Beer Z., Niemelä P., Wingfield M. J. Associations of conifer-infesting bark beetles and fungi in Fennoscandia // *Insects*. 2012. V. 3. Iss. 1. P. 200–227.
- Linnakoski R., Kasanen R., Dounavi A., Forbes K. M. Editorial: Forest health under climate change: effects on tree resilience, and pest and pathogen dynamics // *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. Article number 1157.
- Liu F., Su H., Ding T., Huang J., Liu T., Ding N., Fang G. Refined assessment of economic loss from pine wilt disease at the subcompartment scale // *Forests*. 2023. V. 14. Iss. 1. Article number 139. 15 p.
- Marçais B., Kosawang C., Laubray S., Kjaer E., Kirisits T. Ash dieback. Chapter 13 // *Forest microbiology*. V. 2: Forest tree health / F. O. Asiegbu, A. Kovalchuk (Eds.). Elsevier, 2022. P. 215–237.
- Masuya H., Kaneko S., Yamaoka Y. Blue stain fungi associated with *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae) on Japanese red pine // *J. For. Res.* 1998. V. 3. Iss. 4. P. 213–219.
- Mayers C. G., Harrington T. C., Biedermann P. H. W. Mycangia define the diverse ambrosia beetle-fungus symbioses // *The convergent evolution of agriculture in humans and insects* / T. R. Schultz, R. Gawne, P. N. Peregrine (Eds.). Cambridge, MA: The MIT Press, 2022. P. 105–141.
- Menkis A., Ostbrant I. L., Davydenko K., Bakys R., Balalajkins M., Vasaitis R. *Scolytus multistriatus* associated with Dutch elm disease on the island of Gotland: phenology and communities of vectored fungi // *Mycol. Progress*. 2016. V. 15. Iss. 6. Article number 55. 8 p.
- Mjos A. T., Nielsen T. R., Ødegaard F. The western conifer seed bug (*Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910) (Hemiptera, Coreidae) found in SW Norway // *Norw. J. Entomol.* 2010. V. 57. P. 20–22.
- Pain T. D., Raffa K. F., Harrington T. C. Interaction among Scolytid bark beetles, their associate fungi, and life host conifers // *Ann. Rev. Entomol.* 1997. V. 42. P. 179–206.
- Pashenova N. V., Kononov A. V., Ustyantsev K. V., Blinov A. G., Pertsovaya A. A., Baranchikov Yu. N. Ophiostomoid fungi associated with the four-eyed fir bark beetle on the territory of Russia // (*Rus. J. Biol. Invas.*). 2018. V. 9. P. 63–74 (Original Rus. Text © N. V. Pashenova, A. V. Kononov, K. V. Ustyantsev, A. G. Blinov, A. A. Pertsovaya, Yu. N. Baranchikov, 2017, publ. in *Ros. zhurn. biol. invaz.* 2017. N. 4. P. 80–95).
- Petrov A. V., Kolganikhina G. B., Pantelev S. V., Vinogradova S. V. Developmental features and microbiome diversity in the bark beetle *Scolytus jaroschewskii* Schevyrew, 1893 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) feeding on the Russian olive *Elaeagnus angustifolia* in Dagestan // *Entomol. Rev.* 2022. V. 102. Iss. 7. P. 916–927 (Original Rus. Text © A. V. Petrov, G. B. Kolganikhina, S. V. Pantelev, S. V. Vinogradova, 2022, publ. in *Entomol. obozr.* 2022. V. 102. N. 4. P. 691–704).
- Ploetz R. C., Hulcr J., Wingfield M. J., De Beer Z. W. Destructive tree diseases associated with ambrosia and bark beetles: Black swan events in tree pathology? // *Plant Disease*. 2013. V. 97. Iss. 7. P. 856–872.
- Polyanina K. S., Mandelshtam M. Yu., Ryss A. Yu. Brief review of the associations of xylobiont nematodes with bark beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // *Entomol. Rev.* 2019. V. 99. N. 5. P. 598–614 (Original Rus. Text © K. S. Polyanina, M. Yu. Mandelshtam, A. Yu. Ryss, 2019, publ. in *Entomol. obozr.* 2019. V. 98. N. 3. P. 481–499).
- Ren L., Zarazaga M. A., Zhenzhen Song Z., Zhang R. *Cimberis attelaboides* (Fabricius) (Coleoptera: Curculionoidea), the first record of Nemonychidae from China // *The Coleopterists Bull.* 2017. V. 71. Iss. 3. P. 589–594.
- Romanenko M. O., Ugwu J. A., Ivashchenko L. O. (Mycobiota of bark beetles of the genus *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) and its economic impact) // *Entomol. Rev.* 2021. V. 101. N. 8. P. 1113–1125 (Original Rus. Text © M. O. Romanenko, J. A. Ugwu, L. O. Ivashchenko, 2021, publ. in *Entomol. obozr.* 2021. V. 98. N. 3. P. 481–499).
- Ruehle J. L. Nematodes of forest trees In: *Economic nematology* / J. M. Webster (Ed.). N. Y., USA: Acad. Press, 1972. P. 312–334.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S. Diagnostics of the stages of post-embryonic development in *Bursaphelenchus ulmophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) // *Parazitologiya*. 2017. V. 51. N. 6. P. 466–480.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S. Characterization of Juvenile Stages of *Bursaphelenchus crenati* Ruhm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae) // *J. Nematol.* 2018. V. 50. Iss. 4. P. 459–472.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S. Life cycle and population dynamics of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Rhabditida: Diplogastridae) in vitro // *Rus. J. Nematol.* 2022. V. 30. Iss. 1. P. 21–30.
- Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species // *Nematology*. 2005. V. 7. Iss. 3. P. 393–458.
- Ryss A., Polyanina K. S., Popovichev B. G., Subbotin S. A. Description of *Bursaphelenchus ulmophilus* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of *Ulmus glabra* Huds. in the Russian Northwest // *Nematology*. 2015. V. 17. Iss. 6. P. 685–703.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S., Popovichev B. G., Krivets S. A., Kerchev I. A. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments // *Parazitologiya*. 2018. V. 52. N. 1. P. 32–40.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S., Petrov A. V., Sazonov A. A., Mandelshtam M. Y., Subbotin S. A. Report of *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Parasitaphelenchinae) from Belarus and Russia with a diagnostic key and phylogeny of the Sexdentati group // *Forest Pathol.* 2019. V. 49. Iss. 4. Article number e12534.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S., Álvarez-Ortega S., Subbotin S. A. Morphology, development stages and phylogeny of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Diplogastridae), a phoront of the bark beetle *Scolytus multistriatus* from the elm *Ulmus glabra* Huds. in Northwest Russia // *J. Nematology*. 2021. V. 53. Article number 025.
- Santini A., Faccoli M. Dutch elm disease and elm bark beetles: a century of association // *iFor.-Biogeosci. & Forestry*. 2015. V. 8. Iss. 2. P. 126–134.
- Selikhovkin A. V., Markovskaya S., Vasaytis R., Martynov A. N., Musolin D. L. Phytopathogenic fungus *Fusarium circinatum* and potential for its transmission in Russia by insects // *Rus. J. Biol. Invas.* 2018. V. 9. N. 3. P. 245–252

- (Original Rus. Text © A. V. Selikhovkin, S. Markovskaya, R. Vasaytis, A. N. Martynov, D. L. Musolin, 2018, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2018. V. 11. N. 2. P. 53–63).
- Selikhovkin A. V., Nekhaeva M. Yu., Melnichuk I. A. Economic and social consequences of invasions of tree pests and pathogens in St. Petersburg // Rus. J. Biol. Invaz. 2023. V. 14. N. 2. P. 398–404 (Original Rus. Text © A. V. Selikhovkin, M. Yu. Nekhaeva, I. A. Melnichuk, 2023, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2023. N. 2. P. 163–171).
- Six D. L., Wingfield M. J. The role of phytopathogenicity in bark beetle–fungus symbioses: A challenge to the classic paradigm // Annu. Rev. Entomol. 2011. V. 56. Iss. 1. P. 255–272.
- Solheim H., Krokene P., Langstrom B. Effects of growth and virulence of associated blue-stain fungi on host colonization behaviour of the pine shoot beetles *Tomicus minor* and *T. piniperda* // Plant Pathol. 2001. V. 50. Iss. 1. P. 111–116.
- Togashi K., Kasuga H., Kasuga S., Matsunaga K., Jikumaru S. Pathogenicity and boarding ability of hybrid-derived populations between *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) // Nematology. 2024. V. 26. Iss. 1. P. 1–13.
- Wadke N., Kandasamy D., Vogel H., Lah L., Wingfield B., Paetz C., Wright L., Gershenson J., Hammerbacher A. The bark-beetle-associated fungus, *Endoconidiophora polonica*, utilizes the phenolic defense compounds of its host as a carbon source // Plant Physiol. 2016. V. 171. Iss. 2. P. 914–931.
- Zhao T., Ganji S., Schiebe C., Bohman B., Weinstein P., Krokene P., Borg-Karlson A.-K., Unelius C. R. Convergent evolution of semiochemicals across kingdoms: bark beetles and their fungal symbionts // The ISME J. 2019. V. 13. Iss. 6. P. 1535–1545.
- Ye J. R., Wu X. Q., Sun H. Pine wilt disease // Forest Microbiology. Pittsburgh, PA, USA: Acad. Press, 2023. P. 169–181.

RELATIONSHIP OF DENDROBIONTIC INSECTS, FUNGI AND NEMATODES AND THEIR ROLE IN THE WEAKENING AND DEATH OF HOST PLANTS

A. V. Selikhovkin¹, A. Yu. Ryss², D. A. Shabunin^{1,3}, V. V. Anton¹,
M. B. Martirova¹, M. Yu. Mandelshtam¹

¹ Saint Petersburg State Forest Engineering University
Institutsky pereulok, 5, Saint Petersburg, 194021 Russian Federation

² Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Universitetskaya Naberezhnaya, 1, Saint Petersburg, 199034 Russian Federation

³ Saint Petersburg Research Institute of Forestry
Institutsky Prospekt, 21, Saint Petersburg, 194021 Russian Federation

E-mail: a.selikhovkin@mail.ru, Alexander.Ryss@zin.ru, ds1512@mail.ru, vika.may17@mail.ru, masha2340350@yandex.ru, amitinus@mail.ru

The interactions in the association of bark beetles, fungi, nematodes with the host tree is a multi-level system of transmission and trophic links that ensure the labile nature of disease scenarios leading to tree death. Transmission of phytopathogenic fungi and stem nematodes by bark beetles often acts as a key factor in the weakening and death of woody plants in forest and park plantations. Nevertheless, the nature of the interaction of various organisms in this four-component complex is species-specific and the role of transmission pathogens in the weakening and death of the host tree is far from always clear. To test this thesis, in our opinion, it is necessary to ensure a combination of field and experimental studies of the role of each infection agent – bark beetles, phytopathogenic fungi, and nematodes in weakening the tree with different sequences of colonization by members of the pathogenic association. Field studies should record seasonal changes in the dynamics of the number of pathogens in the tree and the vector in order to compile a model-diagram of infection. Experimental studies should test the scenarios of pathogen interaction in the vector-fungus, vector-nematode, nematode-fungus subsystems, as well as experiments on inoculation of fungi and nematodes into a plant, bypassing the vector and through the vector. Comparison of these data will make it possible to build a reliable regional predictive model of the infection scenario as a basis for developing practical measures to control diseases of woody plants. In 2023 and 2024, we began a series of studies to study the transmission of fungi and nematodes by bark beetles at different stages of the life cycle of two species of bark beetles, the most common in the taiga forests of the northwest of the European part of Russia – the European spruce bark beetle (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) (spruce (*Picea* A. Dietr.)) and the Common pine shoot beetle (*Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758)) (pine (*Pinus* L.)). The results obtained show the high lability of the relationships between phytopathogens and bark beetles and the ambiguity of the role of bark beetles in the transmission of phytopathogenic fungi.

Keywords: bark beetles, phytopathogenic fungi, stem nematodes, associations, woody plants, infection routes.

How to cite: Selikhovkin A. V., Ryss A. Yu., Shabunin D. A., Anton' V. V., Martirova M. B., Mandelshtam M. Yu. Relationship of dendrobiontic insects, fungi and nematodes and their role in the weakening and death of host plants // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 3–15 (in Russian with English abstract and references).