

Массовое размножение *Polygraphus proximus* Blandford в пихтовых лесах Сибири, зараженных корневыми и стволовыми патогенами: мониторинг, закономерности, перспективы биологического контроля

И. Н. ПАВЛОВ^{1, 2}, Ю. А. ЛИТОВКА^{1, 2}, Д. В. ГОЛУБЕВ^{1, 3}, С. А. АСТАПЕНКО³, П. В. ХРОМОГИН¹,
Ю. В. УСОЛЬЦЕВА¹, П. В. МАКОЛОВА^{1, 2}, С. М. ПЕТРЕНКО¹

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: forester24@mail.ru

²Сибирский государственный университет науки и технологий
им. академика М. Ф. Решетнева
660037, Красноярск, просп. им. газеты Красноярский рабочий, 31

³Филиал ФБУ “Рослесозащита” “ЦЗЛ Красноярского края”
660036, Красноярск, Академгородок, 50А, корп. 2

Статья поступила 19.07.2019

После доработки 08.08.2019

Принята к печати 20.08.2019

АННОТАЦИЯ

Массовое повреждение пихтовых древостоев в результате комплексного биотического воздействия на территории Красноярского края к 2018 г. достигло площади 541,4 тыс. га; потенциальная площадь дальнейшего усыхания *Abies sibirica* Ledeb. составляет до 10 млн га. Установлена определяющая роль фитопатогенных грибов *Armillaria mellea* s.l. и *Heterobasidion annosum* s.l. при совместном воздействии с короедом *Polygraphus proximus* Blandford. Деревья, пораженные корневыми патогенами, являются центрами усыхания, от которых распространяется патологический отпад, в том числе за счет воздействия *P. proximus* и его фитопатогенных микоассоциантов. Среди сопутствующих возбудителей болезней по масштабам поражения выделяется гриб *Neonectria fuckeliana* (C. Booth) Castl. & Rossman, вызывающий смолотечение, симптоматически похожее на последствия атаки *P. proximus*. Фитопатогенность чистых культур доминирующих в регионе корневых патогенов *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen и *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., а также стволового патогена *N. fuckeliana* подтверждена серией экспериментов *in vitro*. Перспективными природными агентами регуляции численности *P. proximus* являются высоковирулентные аборигенные штаммы *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., приводящие к максимальной гибели насекомых (до 100 %) в течение 7–11 суток и сохраняющие активность в температурном диапазоне (16–24) ± 1 °C.

Ключевые слова: усыхание, *Abies sibirica*, *Polygraphus proximus*, корневые патогены, *Armillaria borealis*, *Heterobasidion annosum* s.s., *Neonectria fuckeliana*, *Beauveria bassiana*, вирулентность, биоконтроль, биоинсектицид.

© Павлов И. Н., Литовка Ю. А., Голубев Д. В., Астапенко С. А., Хромогин П. В., Усольцева Ю. В., Маколова П. В., Петренко С. М., 2020

Пихтовые леса на всей территории своего произрастания в силу биологических особенностей деревьев рода *Abies* считаются чувствительными к воздействию болезней и вредителей. Одним из старейших широко известных случаев гибели пихтовых древостоев является массовое усыхание *Abies alba* Mill. в Центральной Европе (Саксония) в начале XIX в. Дефолиация и отмирание ветвей, начиная с нижней части кроны, постепенно продвигались к вершине дерева, формируя приплюснутую форму в виде “гнезда аиста”. Данный феномен в связи с периодичностью проявления в дальнейшем получил название “Tannensterben” (гибель пихты). Следующая волна усыхания началась в 1880-х годах в горах Фихтель на северо-востоке Баварии и в Чешском лесу. К началу 1920-х годов до 80 % пихтовых деревьев были больны; в настоящее время в этих районах пихта встречается редко [Kandler, 1993]. Последнее появление “Tannensterben” началось в 1950–60-х годах и, после серии засушливых лет, достигло своего пика в 1970-х годах. Причина массовой гибели не установлена до настоящего времени.

Значительная деградация пихтово-еловых лесов отмечена на российском Дальнем Востоке [Манько и др., 1998; Манько, Гладкова, 2003; Власенко, 2005]; в пихтовых древостоях с примесью кедра и ели в районе оз. Байкал [Мозолевская и др., 2003]; в горных пихтовых лесах в Кемеровской области [Алексеев, Шабунин, 2000]. Затухая в одних местах, процесс дигрессии проявляется на других участках в еще более значимых масштабах.

В настоящее время на территории Сибири происходит массовое усыхание *Abies sibirica* Ledeb., причиной которой часто называют инвазийного стволового вредителя *Polygraphus proximus* Blandford [Керчев, 2014; Кривец и др., 2015]. При этом сами авторы отмечают, что “размножение стволовых вредителей, как правило, является следствием ослабления лесов и финальным биотическим фактором, приводящим к гибели деревьев и деградации насаждений. В результате инвазии уссурийского полиграфа в сибирские пихтовые леса оказались под воздействием дополнительного мощного вторичного стрессового фактора” [Керчев, 2013, с. 18]. При массовом размножении в Сибири жуки атакуют не только деревья, утратившие устойчивость против стволо-

вых дендрофагов, но также внешне здоровые и незначительно ослабленные деревья пихты [Кривец и др., 2015]. Широкое распространение *P. proximus* свидетельствует о скрыто протекающей инвазии в новые местообитания в течение последних десятилетий. Массовая датировка погибших деревьев в очаге уссурийского полиграфа впервые показала, что инвайдер присутствовал в лесах Красноярского края еще в 70-х годах прошлого столетия. Его популяции в течение 3–4 десятков лет проходили адаптацию к новому хозяину – пихте сибирской, заселяя ослабленные и погибающие деревья, а в начале 2000-х годов образовали множество очагов массового размножения [Баранчиков и др., 2014].

С нашей точки зрения, массовому усыханию *A. sibirica* предшествовало сочетание нескольких факторов: старение пихтовых древостоев; формирование оптимального сочетания климатических параметров, способствующих ослаблению древесных растений и возрастанию агрессивности корневых, стволовых и листовых фитопатогенов [Pavlov, 2015; Павлов и др., 2016]; антропогенная деятельность, что в итоге и благоприятствовало нарастанию численности *P. proximus* на ослабленных деревьях.

Аборигенно этот короед обитает на *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim. в Приморском крае, Японии, Корее и Китае. *P. proximus* может наносить существенный урон пихтовым лесам *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. и *Abies mariesii* Mast. (Япония), пострадавших от повреждения хвои грызущими вредителями [Hara et al., 2008; Tokuda et al., 2008; Гниненко, 2011]. Как и у большинства видов короедов, успех его поселения на дереве-хозяине зависит от комплекса фитопатогенных грибов-ассоциантов [Баранчиков и др., 2012]. Решающую роль в поэтапном ослаблении *A. sibirica* играют взаимоотношения *P. proximus* с офиостомовыми грибами [Пашеннова и др., 2011]. Установленная в лабораторных условиях способность уссурийского полиграфа проходить полное развитие и на других хвойных растениях сибирской тайги (*Pinus sibirica* Du Tour, *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb.) подтверждена в естественных условиях, что указывает на экологическую пластичность вида и высокую вероятность его дальнейшего распространения [Керчев, 2014].

Одним из способов ограничения численности *P. proximus* является использование биоинсектицидов на основе анаморфных родов энтомопатогенных аскомицетов, широко распространенных в популяциях жуков-короедов. Грибы *Beauveria bassiana* sensu lato являются одним из ведущих факторов смертности различных хвое- и листогрызущих насекомых [Половинко и др., 2010; Barbarin et al., 2012; Павлов и др., 2018], а также значительного числа видов Scolytinae [Battay, 2007; Draganova et al., 2007; Steinwender et al., 2010; Mudrončková et al., 2013; Керчев и др., 2016; Севницкая, 2016; Леднев и др., 2017], что открывает перспективы их практического использования.

Катастрофические масштабы усыхания создают реальную опасность потери уникальных пихтовых насаждений, выполняющих важную биосферную функцию. В связи с чем, целью настоящей работы было исследовать роль корневых и стволовых патогенов в массовом размножении *P. proximus* в пихтовых лесах Сибири, а также осуществить подбор биологической основы микоинсектицида на основе аборигенных энтомопатогенных грибов для ограничения численности уссурийского полиграфа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наличие поражения корневыми патогенами (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l.) оценивалось по наличию плодовых тел, истечению смолы, характерным признакам деструкции ксилемы корней и основания ствола. Для *A. mellea* s.l. особым диагностическим признаком является наличие веера мицелия под корой в районе корневой шейки и на корнях (рис. 1, А). Формирование веера мицелия отмечено не только для сильно ослабленных и усыхающих деревьев *A. sibirica*, но, часто, для деревьев без признаков ослабления.

Для стимулирования плодообразования *H. annosum* s.l. использовался метод воспроизведения естественных условий формирования базидиом (рис. 1, Б), например, при вывале деревьев или в норах землеройных животных [Павлов и др., 2008]. Истечение смолы в результате попыток заселения *P. proximus* закономерно отделялось от аналогичных явлений, вызываемых фитопатогенным грибом

Neonectria fuckeliana (C. Booth) Castl. & Rossman (рис. 1, В).

Для миколого-фитопатологических и молекулярно-генетических исследований грибы изолировали в чистую культуру: штаммы *A. mellea* s.l. были выделены из базидиом, ризоморфов, базидиоспор и пораженной древесины *A. sibirica* [Maloy, 1974; Whitney et al., 1978]; *H. annosum* s.l. – из древесины *A. sibirica* и базидиом [Методы экспериментальной микологии, 1982]; *N. fuckeliana* – из стебля и ветвей *A. sibirica* с визуальными симптомами поражения [Ramsfield et al., 2013]. Культуральные особенности исследовали на натуральных (морковный, картофельно-декстрозный, мальт-экстракт агар) и синтетических (Норкранс- и SNA-агар) питательных средах при 24 ± 1 °C. Микроструктуры оценивали методами фазово-контрастной и светопольной микроскопии (Nikon Eclipse Ci) в витальных препаратах и микрокамерах [Методы экспериментальной микологии, 1982]. Видовую идентификацию подтверждали секвенированием участков генетических маркеров ITS (*internal transcribed spacer*) и TEF-1alpha (*transcription elongation factor 1-alpha*) с использованием оборудования ЦКП “Инновационные технологии защиты растений” Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (Санкт-Петербург – Пушкин) и ЦКП “Геномика” (ИХБФМ СО РАН, Новосибирск).

Фитопатогенность чистых культур грибов *in vitro* исследовали на сеянцах *Abies sibirica*. Предварительно колонизированную грибами и стерильную (контроль) щепу помещали в пластиковые контейнеры под слой прокаленного песка и высевали простерилизованные семена. Растения инкубировали в климатоканнере JEIO TECH (Корея) при температуре 24 °C и 12-часовом фотопериоде в течение трех месяцев. Состояние растений и грибов оценивали по следующим показателям: грунтовая всхожесть семян (%); послеуборочный отпад (%); жизнеспособность гриба (баллы) [Павлов и др., 2017]. Фитотоксичность штаммов исследовали стандартными методами [Методы экспериментальной микологии, 1982], используя в качестве биотестов семена и проростки *A. sibirica*. Фильтрат культуральной жидкости получали из 21-суточных культур на среде Норкранс путем асептической фильтрации жидкости



Рис. 1. Типичные повреждения *Abies sibirica* в результате патогенного воздействия *Armillaria mellea* s. l. (А), *Heterobasidion annosum* s. l. (Б) и *Neonectria fuckeliana* (Б)

через мембранные фильтры (Владипор МФАС-ОС-2; 0,45 мкм).

Скрининг биоконтрольных агентов с энтомопатогенной активностью осуществляли среди быстрорастущих высоковирулентных штаммов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., выделенных нами ранее из гусениц *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в очагах их массовой гибели [Павлов и др., 2018]. Биотестирование проводили на имаго *P. proximus*, собранных в окрестностях г. Красноярск

(56°11' с. ш.; 92°12' в. д.) с деревьев, усохших в течение лета того же года. Инфицирование осуществляли контактным способом, размещая насекомых на поверхность конидиального слоя 25-суточной культуры гриба в течение 15 с. Контролем служили жуки, не подвергшиеся обработке [Половинко и др., 2010]. Наблюдение за развитием микоза проводили в трех температурных режимах (16, 20 и 24 ± 1 °С); 12-часовом фотопериоде и влажности воздуха 95 %. Вирулентность оценивали

по показателям смертности (%) и срока гибели (сут). Погибших насекомых поверхностно стерилизовали и использовали для реинфекции гриба.

С использованием снимков Landsat 5, 7, 8 (30 м/пиксель) и программы ArcGis 10.1 вычислены средние значения NDVI (нормализованный относительный вегетационный индекс) и построены графики. Для визуализации и моделирования процессов усыхания пихты в пределах пробных площадей использовали сервис Google Earth с последующей верификацией на местности. Дешифрирование выполнено в программе ArcGis 10.1.

Учет численности *P. proximus* проводили в четырех лесничествах Красноярского края в период с 2014 по 2017 г., в древостоях, поврежденных вредителем, но еще сохранивших биологическую устойчивость. В качестве модельных выбраны деревья четвертой (усыхающие) и пятой (сухостой текущего года) категорий санитарного состояния.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По данным дистанционных наблюдений и наземного мониторинга площадь поврежденных пихтовых древостоев на 01.10.2018 на территории Красноярского края достигла 541,4 тыс. га (рис. 2); самое северное обнаружение *P. proximus* – 58°49'51,6" с. ш., 93°10'19,2" в. д. Из зоны некроза выделены фитопатогенные микоассоцианты уссурийского полиграфа *Ophiostoma nikkoense* Yamaoka & Masuya и *Grosmannia aoshimae* Ohtaka, Masuya & Yamaoka.

В целом в Красноярском крае площадь пихтовых лесов, в которых возможно массовое усыхание в результате комплексного биотического воздействия, составляет около 10 млн га (3,7 млн га по результатам обработки данных дистанционного зондирования (ДДЗ) [Барталев и др., 2004]; 6,3 млн га древостоев, имеющих в составе более 3 ед. *A. sibirica* по материалам лесоинвентаризации) (рис. 3).

На рис. 4 представлены цифровые модели усыхания *A. sibirica* по результатам визуального подеревного дешифрирования космических снимков с сервиса Google Earth. Нарастание процессов усыхания происходит равномерно на всей площади, что свиде-

тельствует о ранней зараженности деревьев грибами *A. mellea* s. l. Активизация патологического отпада начинается только при достижении триггерной точки (комбинация погодных параметров, старение древостоя, сопутствующие болезни и вредители, антропогенные факторы).

Дальнейшему возрастанию агрессивности *A. mellea* s. l. и росту численности *P. proximus* способствует увеличение запаса сухостоя. Первые усыхающие деревья (2005–2010 гг.) приурочены к старым полуразложившимся пням *Betula pendula* Roth, *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica*. В ряде случаев на них обнаружены плодовые тела *A. mellea* s. l. и *H. annosum* s. l., из которых, при наличии типичного разложения древесины, выделены чистые культуры грибов.

На рис. 5 представлены средние значения NDVI, вычисленные по космическим снимкам Landsat в период с 1989 по 2011 г. Для снижения влияния сезонной изменчивости средние значения NDVI по годам получены по результатам анализа 3–4 космических снимков, выполненных с равной периодичностью. Полученный график показывает, что деградация древостоев начинается в период 2008–2009 гг., что подтверждает анализ космических снимков сверхвысокого разрешения с сервиса Google Earth.

По результатам учета численности установлено, что уссурийский полиграф заселяет практически всю поверхность ствола, кроме нескольких метров от вершины. В период с 2014 по 2016 г. в Мининском и Пировском лесничествах произошло увеличение плотности поселения как родительского, так и молодого поколения жуков. При этом если показатели плотности молодого поколения в 2014 г. были ниже родительских, то в 2016 г. повсеместно численность молодого поколения была более чем в два раза выше родительской (табл. 1). Такой рост можно объяснить снижением конкуренции за кормовой субстрат в результате интенсивного усыхания древостоя.

В Красноярском и Емельяновском лесничествах отмечено сокращение плотности поселения родительского поколения, при этом в Емельяновском лесничестве численность молодого поколения жуков в 2016 г. значительно преобладает над родительским по сравнению с 2014 г. В Красноярском лесничестве в 2017 г.

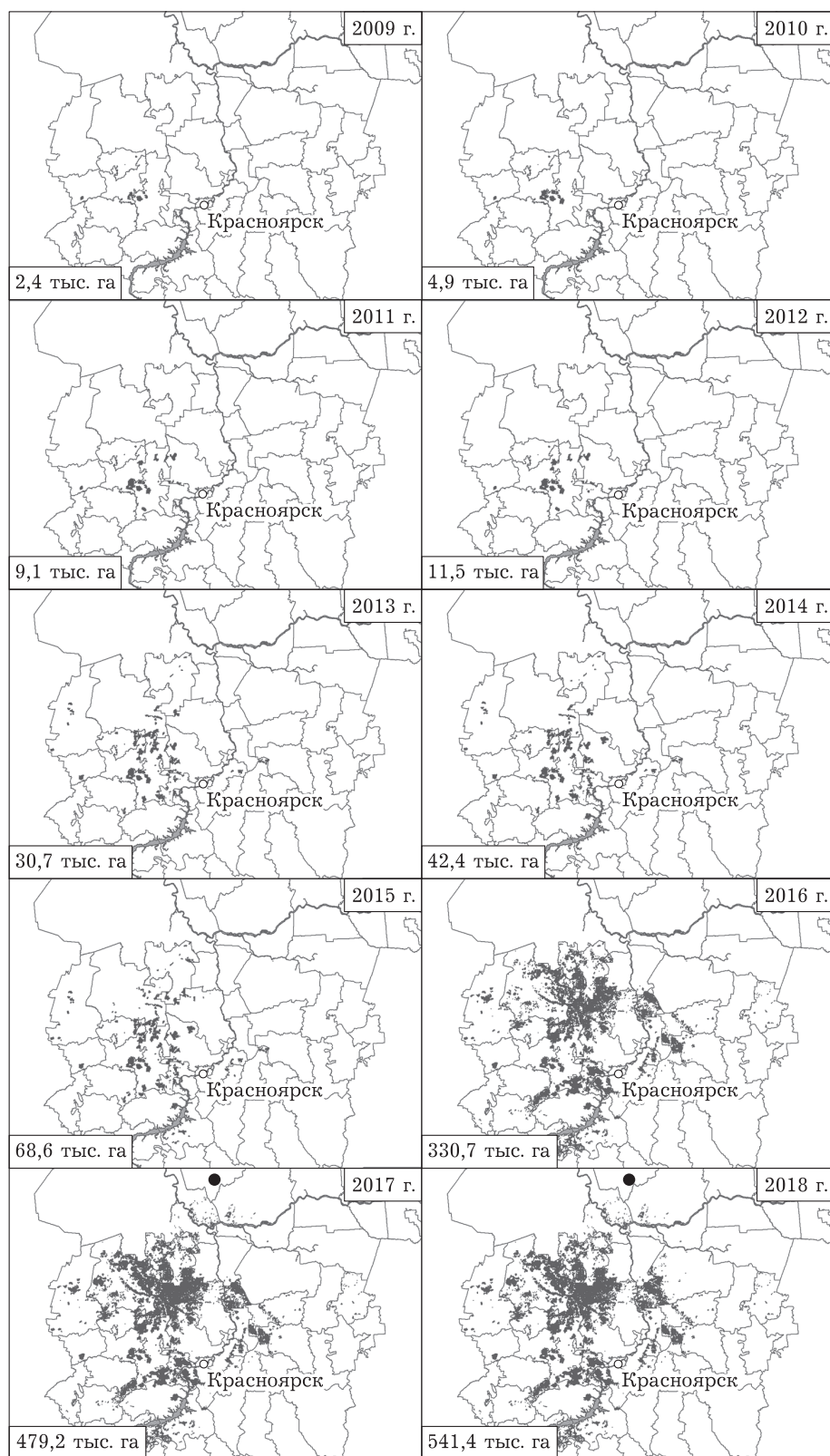


Рис. 2. Насаждения, поврежденные *Polygraphus proximus* в течение 2009–2018 гг., по данным наземных и дистанционных наблюдений филиала ФБУ “Рослесозащита” “ЦЗЛ Красноярского края” (● – самая северная точка обнаружения *P. proximus*)

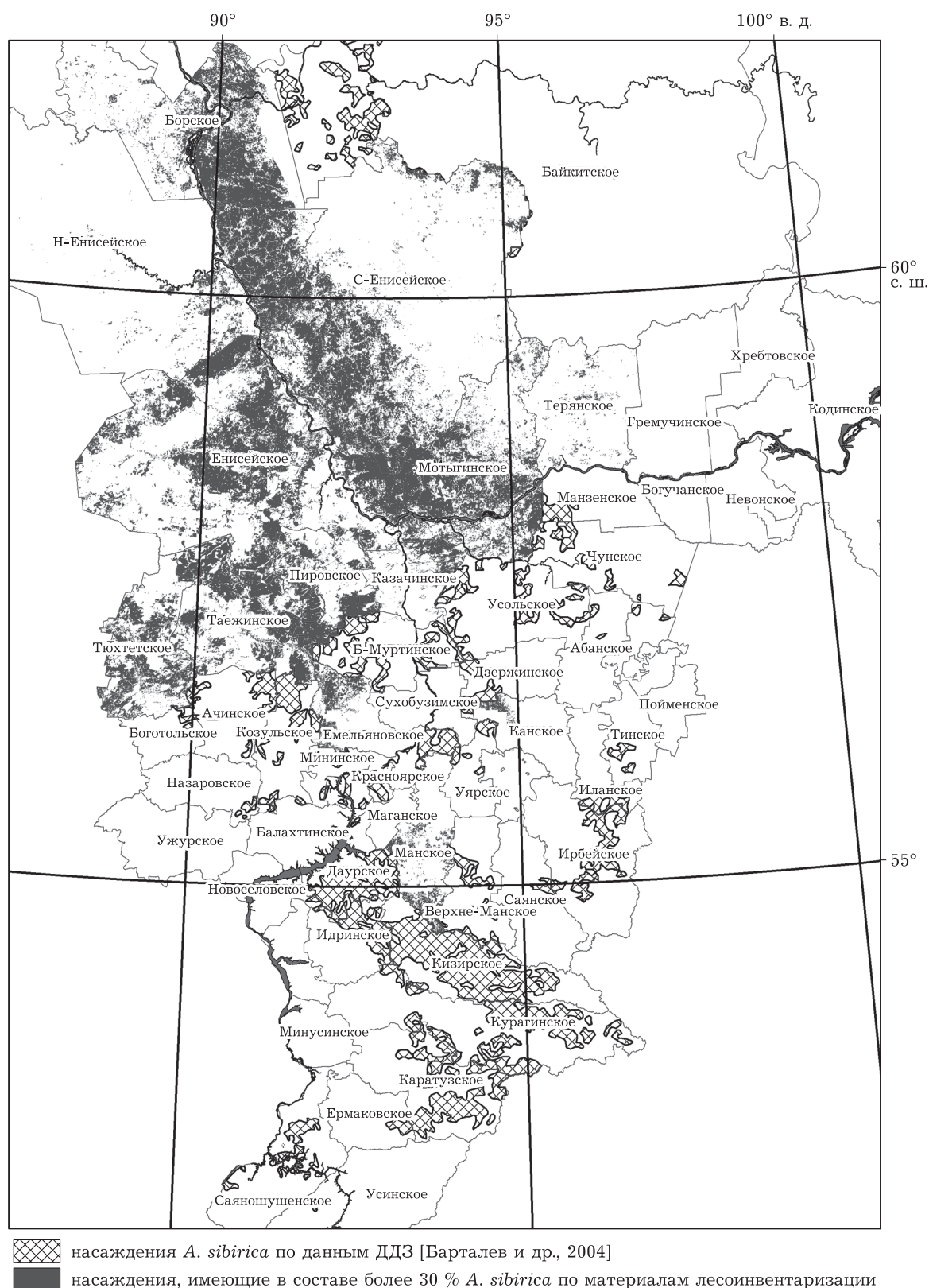


Рис. 3. Насаждения *Abies sibirica* по лесничествам Красноярского края как потенциальная кормовая база *Polygraphus proximus*

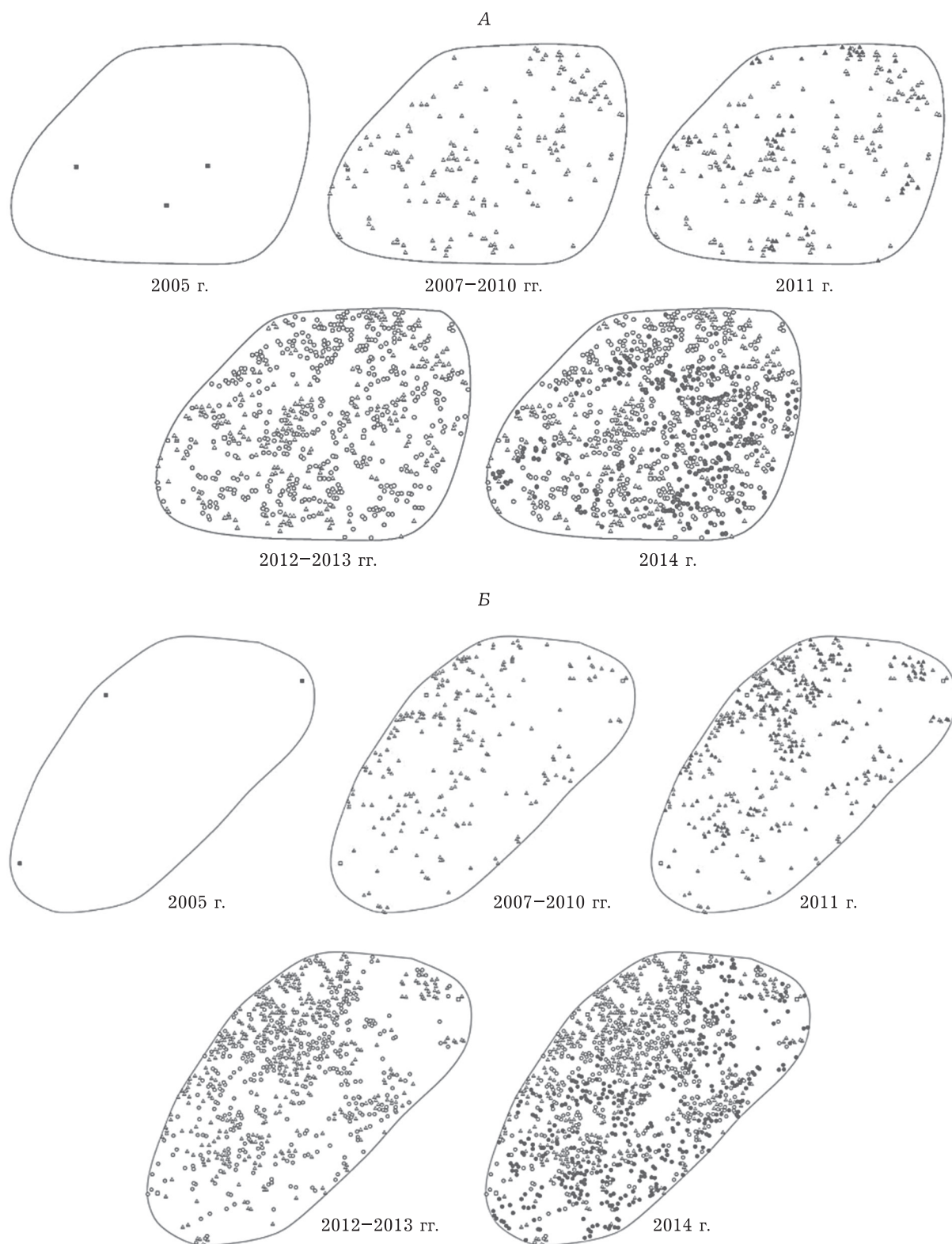


Рис. 4. Цифровая модель усыхания *Abies sibirica* в период 2005–2014 гг.: А – равномерное развитие усыхания; Б – развитие усыхания с выраженным вектором распространения. ■, ▲, ● – деревья (старый сухостой), погибшие в 2005 г., 2007–2011 гг., 2012–2014 гг. соответственно; аналогичные обозначения без заливки – свежий сухостой

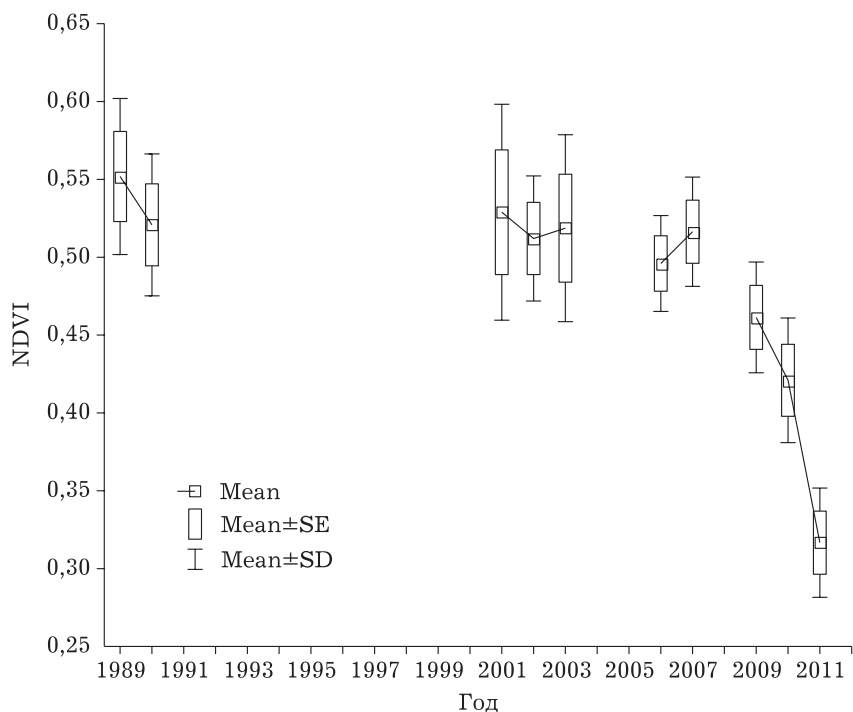


Рис. 5. Динамика нормализованного относительного вегетационного индекса NDVI за июнь–август в очагах массового усыхания *Abies sibirica*

доля молодого поколения жуков едва превышает долю родительского поколения, что, вероятно, связано с высокой конкуренцией за кормовой ресурс или гибелью части популяции под воздействием энтомофагов и болезней.

Детальное обследование усыхающих древостоев *A. sibirica* с раскопкой корневых систем в конце вегетационного периода (время максимального развития веера мицелия *A. mellea* s. l.) позволило установить определяющую роль возбудителей корневых гнилей

Т а б л и ц а 1
Результаты учета численности *Polygraphus proximus* в лесничествах Красноярского края

Год учета	Лесничество	Участковое лесничество	Плотность поселения, шт./дм ²		Численность на дерево, шт.	
			родительского поколения	молодого поколения	родительского поколения	молодого поколения
2014	Мининское	Бирюсинское	5,7	8,6	1165	1406
2016			10,4	23,2	1203	2674
2014		Шумихинское	3,2	2,4	672	488
2016			13,1	28,7	1138	2511
2014		Зеледеевское	5,8	3,7	963	617
2016			8,8	16,3	1283	2336
2014	Емельяновское	Кемчугское	9,3	5,2	1603	820
2016			5,6	14,1	872	1966
2014	Пировское	Пировское	5,3	3,4	1397	810
2016			12,1	23,4	1347	2411
2015	Красноярское	Кедровое	8,9	34,4	1148	4420
2017			5,5	6,4	728	967

Сопряженность биотического воздействия *Armillaria mellea* s. l. и *Polygraphus proximus* на *Abies sibirica*

Расположение деревьев	Биотическое воздействие	Состояние <i>A. sibirica</i>							
		Сухостой				Живые деревья			
		+		–		+		–	
	Наличие веера мицелия <i>A. mellea</i> s. l.								
	Истечение смолы в результате воздействия <i>P. proximus</i>	+	–	+	–	+	–	+	–
Доля деревьев, %									
Центр очагов усыхания / первый этап		4	82	3	11	0	0	0	0
Граница очагов усыхания / дальнейшее распространение усыхания		21	28	13	6	22	0	10	0

в возникновении очагов патологического отпада (табл. 2). Присутствие *P. proximus* отмечено на всех деревьях пихты, однако в центре очагов усыхания на большей части деревьев отсутствовали смоляные потеки, что свидетельствует о гибели *A. sibirica* до момента заселения короедов. Интенсивное развитие веера мицелия *A. mellea* s. l. под корой не только свежего сухостоя пихты, но и на деревьях без признаков ослабления подтверждает ранее сделанное заключение об определяющей роли корневых патогенов в образовании очагов массового усыхания. Деревья, пораженные корневыми патогенами, действуют как центры усыхания, от которых идет дальнейшее распространение патологического отпада, в том числе за счет воздействия *P. proximus* и переносимых им фитопатогенных микоассоциантов. В дальнейшем, по мере увеличения численности *P. proximus* возрастает и его роль в увеличении патологического отпада *A. sibirica*.

Фитопатогенность выделенных нами чистых культур корневых патогенов была исследована и подтверждена в условиях *in vitro* на семенах и сеянцах *A. sibirica*. В качестве основных объектов использовали сибирские штаммы доминирующих в регионе видов *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen и *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. Установлено пролонгированное ингибирующее действие большинства штаммов *A. borealis* на развитие сеянцев пихты. Достоверное снижение грунтовой всхожести семян (в 1,9–2,8 раза по сравнению с контролем) отмечено под действием 29 % культур. В ходе дальнейшей вегетации послевсходовая гибель сеянцев приобрела массовый характер (до 90 %), при этом под действием 83 % исследуемых штаммов грибов гибель растений превысила 55 % (табл. 3). В зоне контакта *A. borealis* с корнями *A. sibirica* сформировалась плотная мицелиальная пленка площадью от 35 до 55 %

Т а б л и ц а 3

Фитопатогенность грибов *in vitro* в отношении сеянцев и семян *Abies sibirica*

Показатель	Фитопатогенные грибы			Контроль
	Корневые патогены		Стволовой патоген	
	<i>Armillaria borealis</i>	<i>Heterobasidion annosum</i> s. s.	<i>Neonectria fuckeliana</i>	
Сеянцы				
Грунтовая всхожесть, %	9,0–23,0*	13,4–22,9	15,5–26,1	24,9
Погибшие сеянцы, %	35,2–90,1	45,2–92,1	79,1–86,9	20,3
Жизнеспособность мицелия, баллы	2,6–3,0	2,5–3,0	2,2–2,9	–
Реизоляция гриба из погибших растений, %	83,1–93,4	84,9–95,1	87,1–97,6	–
Семена				
Лабораторная всхожесть, %	33,8–56,1	30,9–46,3	19,2–24,6	51,3
Длина главного корня, мм	10,3–18,4	4,2–6,1	4,3–8,4	23,1
Масса проростка, мг	1,3–2,0	0,8–1,3	0,6–1,2	2,4

* Минимальные и максимальные значения показателей у нескольких штаммов каждого вида.

визуализируемой зоны наблюдения с высокой жизнеспособностью мицелия и различной степенью ризоморфообразования (от единичных до многочисленных разветвленных ризоморфов).

Аналогичная тенденция отмечена при исследовании сибирских штаммов *H. annosum*: грунтовая всхожесть ниже контрольных показателей в 1,1–1,9 раза, однако после всхожести гибель сеянцев находится в пределах 45–92 %. Доля штаммов, вызывающих гибель более 60 % сеянцев, составляет 86 %; жизнеспособность мицелия в корнеобитаемой зоне высокая (до 3 баллов). Гибель сеянцев *A. sibirica* от исследуемых корневых патогенов подтверждена массовой реинкубацией грибов из погибших растений: в 83–93 % случаев при исследовании *A. borealis* и в 85–95 % случаев при использовании *H. annosum*.

Биотестирование метаболитов корневых патогенов, полученных в глубинной культуре на среде Норкранс, оценивали на семенах *A. sibirica*. Не выявлено достоверного ингибирующего влияния на лабораторную всхожесть семян (см. табл. 3) и развитие надземной части проростков. Показатели длины главного корня были ниже контрольных значений в 1,3–2,2 раза под действием метаболитов *A. borealis* и более выражено, в 3,8–5,5 раза, – под влиянием *H. annosum*, при этом после 14 суток вегетации на корнях большинства растений отмечено наличие некротических зон различной степени интенсивности. Массовое развитие некротического процесса (более чем у 35 и 47 % сеянцев соответственно для *A. borealis* и *H. annosum*) привело к достоверному снижению массы сухого проростка (максимально – в 1,9 и 3 раза).

ОБСУЖДЕНИЕ

Деревья, ослабленные болезнями, ценотическими факторами, погодными аномалиями и антропогенным воздействием, более подвержены воздействию короедов. Существенное снижение их устойчивости к насекомым происходит при развитии корневых гнилей. Исследованиями [Tkacz, Schmitz, 1985] установлена значительная и устойчивая связь между поражениями корней *Pinus contorta* Douglas, вызываемыми *A. mellea* s. l., и успешным нападением ксилофагов *Dendroctonus ponderosae*

Hopkins. Деревья *Abies lasiocarpa*, успешно атакованные *Dryocoetes confusus* Swaine, имели меньший объем кроны, более низкий радиальный рост за последние 5 лет и были старше, чем неповрежденные деревья, при этом они характеризовались более низким процентом отверстий и меньшим количеством выделенной смолы [Bleiker et al., 2003].

К началу 1990-х годов выдвинуто более 170 рабочих гипотез, объясняющих усыхание леса [Rehfuess, 1991], и если до этого времени ведущее значение в ухудшении состояния древесных ценозов отводилось загрязняющим веществам, то по мере исследований на первое место, как и на начальном этапе изучения этого явления, ставятся погодные условия [Манько, Гладкова, 1995]. Безусловно, нельзя недооценивать роль климата. Установлена корреляция усыхания еловых древостоев в Беларуси с осадками, дефицитом влажности, индексом сухости, относительной влажностью воздуха и эвапотранспирацией. Усыханию также способствуют заморозки в начале периода вегетации [Харук и др., 2016].

Как и в случае массового усыхания пихтово-еловых лесов Дальнего Востока [Манько и др., 1998], грибным инфекциям не отводится главенствующей роли (только как сопутствующие факторы деградации). В то же время авторы указывают на массовое появление плодовых тел опенки сразу после рубок на пнях ели, что, с нашей точки зрения, косвенно указывает на вероятное патогенное воздействие именно *A. mellea* s. l. Причиной значительного занижения вредоносности возбудителей корневых гнилей является сложность их идентификации при отсутствии плодовых тел и обязательном сопряженном наличии следов поражения другими болезнями и вредителями.

Корневая система всех видов пихт, произрастающих на территории бывшего СССР, в сильной степени поражается корневой губкой и осенним опенком [Крылов и др., 1986]. Большинство исследователей называют *H. annosum* s. l. основным виновником корневых (комлевых) гнилей в пихтовых древостоях Сибири, Дальнего Востока, Кавказа и Карпат. Высокая зараженность корневыми патогенами (опенок осенний, трутовик Швейница, корневая губка) отмечена на Дальнем Востоке для *Abies nephrolepis*, *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere и *Pinus koraiensis* Siebold

& Zucc [Любарский, Васильева, 1975]. Авторы отмечают особое значение опенка осеннего в горных ельниках Приморского и Хабаровского краев: в 1949 г. зараженность *P. jezoensis* местами достигала 72 % (по числу деревьев) или 89 % (по массе); зараженность *A. nephrolepis* – 42 и 63 % соответственно. В результате происходит возникновение очагов массового размножения короедов, златок и других вредителей. Так, наиболее крупные очаги массового размножения стволовых вредителей, возникшие в связи с масштабным распространением корневых и стволовых патогенов, обнаружены в горных ельниках Южного Приморья, где они встречаются фрагментарно, но в виде довольно значительных пятен.

При исследовании вспышек массового размножения ксилофагов *Ips typographus* Linnaeus и *Polygraphus polygraphus* L. в 583 еловых древостоях Восточной Словакии под воздействием корневых патогенов (*A. mellea*), загрязнения воздуха и резкого увеличения уровня солнечной радиации выделено два уровня развития усыхания насаждений [Jakuš, 1998, 2001]. Первый уровень связан непосредственно с воздействием болезней растений, вызываемых в основном *Armillaria* sp. В дальнейшем происходит интенсивный рост популяции короедов, и вспышка может перейти во вторую стадию, когда насекомые атакуют относительно здоровые деревья.

В целом многочисленными исследованиями в 70-х годах прошлого века доказано, что значительная доля деревьев погибает в результате воздействия корневых патогенов, когда популяции короедов находятся не в фазе вспышки [Partridge, Miller, 1972; Cobb et al., 1974; Lane, Goheen, 1979; Alexander et al., 1980]. При стремительном росте популяции насекомых деревья, пораженные корневыми патогенами, действуют как центры очагов, от которых происходит дальнейшее распространение вспышки во время засухи или под действием других стрессовых факторов [Cobb et al., 1974].

Масштабные исследования в пихтовых древостоях (*Abies grandis* (Douglas ex D. Don) Lindl., *Abies concolor* (Gordon) Lindley ex Hildebrand, *Abies amabilis* Douglas ex J. Forbes, *Abies procera* Rehder, *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. и *Abies magnifica* A. Murray) показали,

что 90,9 % деревьев были заражены короедами (*Scolytus ventralis* Le Conte (для большинства видов *Abies*) и *Dryocoetes confuses*) и 85,6 % из них – корневыми патогенами (чаще *A. mellea* s. l. и *Phellinus weirii* (Murrill) Gilb.; редко – *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. и *Verticicladiella procera* (W. B. Kendr.) M. J. Wingf.) [Lane, Goheen, 1979]. Большинство грибных инвазий хорошо развиты, что указывает на вторичное заражение насекомыми. Почти все деревья, зараженные короедами, но не грибами, были механически ранены или недавно подвержены стрессовому воздействию. При исследовании менее агрессивного корневого патогена *Inonotus tomentosus* (Fr.) Teng (*Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst.) установлены сходные закономерности воздействия *Dendroctonus rufipennis* Kirby (Kirby) на еловые насаждения *Picea glauca* (Moench) Voss и *Picea engelmannii* Parry ex Engelm. [Lewis, Lindgren, 2002].

Одним из механизмов снижения устойчивости деревьев является ограничение поглощения воды под действием корневых патогенов, что приводит к уменьшению выделения смолы в ответ на внедрение насекомых [Shrimpton, 1978; Cerny, 1989; Aguadé et al., 2015]. Установлено снижение содержания лигнина в клеточных стенках *Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson, инокулированных *H. annosum*, что увеличивает восприимчивость дерева к колонизации короедами и ассоциированными с ними фитопатогенными грибами *Ceratocystiopsis brevicomis* Hsiau & T. C. Harr и *Ophiostoma minus* (Hedgc.) Syd. & P. Syd. [Bonello et al., 2003]. Кроме снижения сопротивления корневые патогены, вероятно, обеспечивают усиление привлекательности деревьев для насекомых [Ferrell, Parmeter, 1989].

Исследования в районе вулкана Унзэн (Mount Unzen) в Японии [Tokuda et al., 2008] показали, что *P. proximus* выступает в качестве вторичного вредителя, успешно атакуя деревья *Abies firma* Siebold et Zucc. с меньшим количеством хвои, предварительно ослабленные *Parendaues abietinus*. В условиях влажного климата гибель деревьев после дефолиации насекомых обычно невелика, поэтому смертность *A. firma* после серьезной дефолиации под действием *P. abietinus*, вероятно, была бы также невысока без допол-

нительной атаки короедом [Kamata, 2002]. Аналогичный пример выявлен в Ньюфаундленде: *Polygraphus rufipennis* Kirby успешно колонизировал деревья *Picea mariana* Mill., Britton, Sterns & Poggenburg, ослабленные *Choristoneura fumiferana* Clemens [Bowers et al., 1996].

Методом диэлектрической спектроскопии для оценки состояния и устойчивости отдельных деревьев к насекомым-ксилофагам установлено, что существует некоторый фактор ослабления деревьев, не проявляющийся на пробных площадях, где не обнаружены поселения уссурийского полиграфа. В качестве такого гипотетического фактора ослабления может выступать заражение корневой системы пихт корневой губкой *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. [Донякина и др., 2013].

В нашем случае среди сопутствующих возбудителей болезней масштабами поражения выделяется гриб *N. fuckeliana*, вызывающий усыхание ветвей, поражение ствола и способствующий значительному ослаблению деревьев. Вызываемые им смоляные потеки похожи на последствия атаки *P. proximus*. Отмечены случаи гибели подроста (небольших экземпляров, до 3 м в высоту) в результате воздействия только этого фитопатогена. Фитопатогенность чистых культур *N. fuckeliana* подтверждена в условиях *in vitro* (см. табл. 3): послевсходовая гибель семян *A. sibirica* составила 79–87 %; жизнеспособность мицелия фитопатогена в корнеобитаемой зоне достаточно высокая (2,2–2,9 балла); реизоляция гриба из патологического материала – до 98 %. Метаболиты *N. fuckeliana* ингибируют ростовые процессы семян и проростков *A. sibirica*: лабораторная всхожесть семян ниже контрольного значения

в 2,1–2,7 раза; длина главного корня – в 2,8–5,4 раза. На 10–12-е сутки отмечен массовый некроз корневой системы (до 75 %) под влиянием большинства исследуемых штаммов.

В древостоях, ослабленных корневыми патогенами и сопутствующими болезнями, нарастание численности *P. proximus* происходит стремительно из-за его высокой продуктивности, однако данные наблюдений указывают на то, что потенциально эти показатели могли бы быть выше. Очевидно, что на популяции короеда оказывают влияние негативные факторы, в том числе насекомые-энтомофаги [Керчев, 2014].

В районах инвазии уссурийского полиграфа в Сибири выявлено 30 видов его энтомофагов [Баранчиков и др., 2012; Керчев, 2012; Баранчиков, Петько, 2013], однако их роль в снижении численности инвайдера не столь велика. Причиной достаточно высокой смертности *P. proximus* на преимагинальных стадиях являются энтомопатогенные грибы [Steinwender et al., 2010; Mudrončková et al., 2013; Керчев и др., 2016; Севницкая, 2016; Леднев и др., 2017], которые могут стать эффективной основой биоинсектицидов с высокой степенью специфичности и экологической безопасности.

Проведенное нами исследование вирулентности *B. bassiana* показало, что быстрорастущие аборигенные штаммы, выделенные нами ранее из гусениц *D. sibiricus* [Павлов и др., 2018], обладают выраженными энтомопатогенными свойствами и в отношении имаго уссурийского полиграфа *in vitro* (табл. 4).

Развитие микоза инфицированных насекомых при 24 °C сопровождалось быстрым ограничением двигательной активности и массовой

Т а б л и ц а 4

Смертность (%) имаго *Polygraphus proximus* после инфицирования енисейскими штаммами *Beauveria bassiana*

Штамм	Длительность, сут				Реизоляция, %
	3	5	7	9	
Сш 2–4	27,5	70,1	90,5	100,0	77
Сш 2–5	32,5	95,2	100,0	100,0	93
Сш 3–1	27,5	75,0	92,0	100,0	90
Сш 3–3	17,5	81,9	98,5	100,0	78
Сш 4–5	27,5	92,5	100,0	100,0	89
Сш 4–6	25,0	82,3	95,0	100,0	75
Контроль	7,2	17,1	25,0	29,8	0

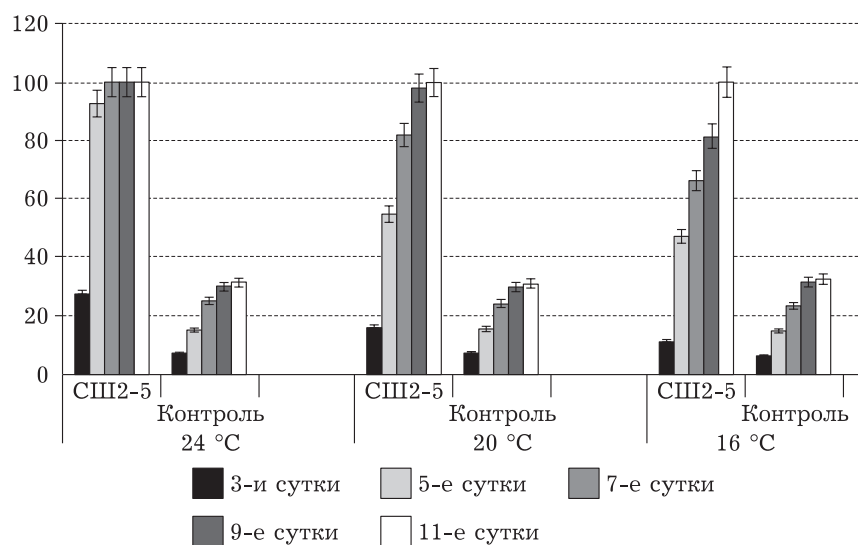


Рис. 6. Динамика смертности *Polygraphus proximus* под действием *Beauveria bassiana* при различных температурах

гибелью жуков на 5-е сутки эксперимента (70–95 % особей). Реизоляция исходных штаммов из погибших насекомых варьировала в пределах 75–93 % на фоне отсутствия *B. bassiana* в контрольной группе, что подтверждает гибель насекомых от применяемых энтомопатогенных грибов и их высокую эффективность. Гибель *P. proximus* в контрольном варианте (насекомые без обработки грибами) в результате микоза не зафиксирована; естественная смертность на момент окончания эксперимента (11-е сутки) была достаточно высокой и составила 31 %.

Грибы *B. bassiana* характеризуются широкими температурными границами роста, однако максимальная вирулентность проявляется в диапазоне 20–28 °C [Kryukov et al., 2012] (в нашем случае при 24–26 °C), что в целом не совпадает с температурными оптимумами массового лета *P. proximus*.

Серия экспериментов по оценке вирулентности при пониженных и не оптимальных для гриба температурах выявила увеличение инкубационного периода на 2–4 суток в зависимости от температуры на фоне сохранения высоких вирулентных свойств наиболее активного штамма. Массовая смертность насекомых (более 80 %) отмечена на 7-е и 9-е сутки соответственно для 20 и 16 °C; максимальная смертность (100 %) – на 11-е сутки (рис. 6).

Несмотря на наличие штаммов грибов, сохраняющих вирулентность при понижении

температуры, масштабная эффективная обработка древостоев, пораженных короедами, весьма проблематична. В настоящее время нами разрабатывается способ ограничения численности *P. proximus* на основе феромонных ловушек барьерного типа и высокоактивных аборигенных штаммов энтомопатогенов. Предлагаемый способ заражения жуков требует модернизации уже существующей модели-ловушки. Изменение заключается в установке внутри приемного стакана еще одной емкости меньшего диаметра/высоты с небольшими отверстиями в дне для улавливания лесного мусора и энтомофагов, которые массово попадают в ловушку и уничтожают короедов. Из верхнего стакана жуки *P. proximus* попадают в нижнюю емкость, заполненную биоинсектицидом, инфицируются и через нижние отверстия вылетают наружу, что обеспечивает дополнительное распространение биоконтрольных штаммов грибов в популяции короеда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным дистанционных наблюдений и наземного мониторинга площадь поврежденных пихтовых древостоев на 01.10.2018 на территории Красноярского края достигла 541,4 тыс. га. Площадь пихтовых лесов, в которых возможно массовое усыхание в результате комплексного биотического воздействия, составляет около 10 млн га.

Установлена определяющая роль корневых патогенов *Armillaria borealis* и *Heterobasidion annosum* s.s. в усыхании пихтово-кедровых лесов не только при их совместном воздействии с *Polygraphus proximus*, но и при его отсутствии (на юго-западном склоне Восточного Саяна, Кизирское лесничество). Интенсивное развитие веера мицелия *A. borealis* под корой не только свежего сухостоя пихты, но и на деревьях без признаков ослабления подтверждает определяющую роль гриба в образовании очагов массового усыхания. Отсутствие смоляных потеков на большей части деревьев в центре очагов при заселении короедов свидетельствует о гибели *A. sibirica* на момент их внедрения. В дальнейшем, по мере возрастания численности заселения *P. proximus*, возрастает его роль в увеличении патологического отпада пихты сибирской.

Среди сопутствующих возбудителей болезней выделяется масштабами поражения аскомицетовый стволовой вредитель *Neonectria fuckeliana*. Гриб вызывает усыхание ветвей, поражение ствола и способствует значительному ослаблению деревьев. Вызываемые им смоляные потеки часто путают с последствиями атаки *P. proximus*.

Перспективным методом ограничения численности *P. proximus* является использование биоинсектицидов на основе вирулентных аборигенных штаммов *B. bassiana*, сохраняющих высокую энтомопатогенную активность при 16–24 °С. Для практического использования энтомопатогенных грибов в пихтовых древостоях для контроля численности *P. proximus* эффективным способом может стать применение модернизированных феромонных ловушек барьерного типа, содержащих различные формы биопрепаратов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А., Шабунин Д. А. Побеговый рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике. СПб.: СПб НИИЛХ, 2000. 29 с.
- Баранчиков Ю. Н., Демидко Д. А., Лаптев А. В., Петько В. М. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Лесн. вестн. (Forestry bulletin). 2014. Т. 18, № 6 (106). С. 132–138.
- Баранчиков Ю. Н., Пашенова Н. В., Петько В. М. Факторы динамики численности популяций уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) на фронтах его инвазийного наступления // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2012. Т. 4. С. 100–104.
- Баранчиков Ю. Н., Петько В. М. О перспективах биологического контроля популяций инвазийного вредителя пихты сибирской – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Bland // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2013. Т. 3, № 4. С. 97–101.
- Барталев С. А., Егоров В. А., Ильин В. О., Лупян Е. А. Синтез улучшенных сезонных изображений Северной Евразии для картографирования и мониторинга динамики растительности по данным SPOT-VEGETATION // Дистанционное зондирование поверхности Земли и атмосферы. Иркутск: ИСЗФ СО РАН. 2004. Вып. 5. С. 12–14.
- Власенко В. И. Усыхающие ельники среднего Сихотэ-Алиня // Ритмы и катастрофы в растительном покрове российского Дальнего Востока: материалы Междунар. науч. конф. Владивосток, 12–16 окт., 2004 г. Владивосток, 2005. С. 129–135.
- Гниненко Ю. И. Новые инвазивные вредители леса в России, проникшие в леса в начале XXI в. // Лесн. вестн. 2011. № 4. С. 74–77.
- Донякина С. С., Ковалев А. В., Тарасова О. В., Пальникова Е. Н., Астапенко С. А., Суховольский В. Г. Устойчивость пихты сибирской к ксилофагам: сопоставление визуальных и инструментальных оценок // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. 30 (3–4). С. 26–30.
- Керчев И. А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. Т. 7, № 2. С. 80–95.
- Керчев И. А. Экология уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в западно-сибирском регионе инвазии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2013. 24 с.
- Керчев И. А. Экспериментальное исследование возможности возникновения новых трофических связей полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2012. № 3 (19). С. 169–177.
- Керчев И. А., Крюков В. Ю., Ярославцева О. Н., Половинко Г. П., Токарев Ю. С., Глухов В. В. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Nypocreales) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 41–50.
- Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Трансформация таежных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Рос. журн. биол. инвазий. 2015. Т. 8 (1). С. 41–63.
- Крылов Г. В., Марадудин И. И., Михеев Н. И., Козакова Н. Ф. Пихта. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
- Леднев Г. Р., Успанов А. М., Левченко М. В., Сабитова М. Н., Каменова А. С., Абдукерим Р., Конурова Д. С., Дуйсембеков Б. А., Казарцев И. А. Возбудители микозов жуков-короедов и перспективы их использования для снижения численности данной группы ксилофагов // Вестн. защиты растений. 2017. № 4 (94). С. 22–28.
- Любарский Л. В., Васильева Л. Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 159 с.

- Манько Ю. И., Гладкова Г. А. О факторах усыхания пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. 1995. № 2. С. 3.
- Манько Ю. И., Гладкова Г. А. Массовое усыхание пихтово-еловых лесов на российском Дальнем Востоке: основные итоги изучения // Комаровские чтения. 2003. № 49. С. 131–171.
- Манько Ю. И., Гладкова Г. А., Бутовец Г. Н., Камибаяси Н. Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в Центральном Сихотэ-Алине // Лесоведение. 1998. № 1. С. 3.
- Методы экспериментальной микологии / под ред. В. И. Билай. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.
- Мозолевская Е. Г., Галасьева Т. В., Соколова Э. С. Роль болезней и вредителей в ослаблении и усыхании пихты в Байкальском заповеднике в середине 80-х годов // Лесн. вестн. 2003. № 2. С. 136–142.
- Павлов И. Н., Корхонен К., Губарев П. В., Черепнин В. Л., Барабанова О. А., Миронов А. Г., Агеев А. А. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1–2. С. 28–36.
- Павлов И. Н., Литовка Ю. А., Голубев Д. В., Астапенко С. А., Хромогин П. В. Новая вспышка массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в Сибири (2012–2017 гг.): закономерности развития и перспективы биологического контроля // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 4. С. 462–478 [Pavlov I. N., Litovka Yu. A., Golubev D. V., Astapenko S. A., Chromogin P. V. New outbreak of *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. in Siberia (2012–2017): monitoring, modeling and biological control // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 4. С. 406–419].
- Павлов И. Н., Литовка Ю. А., Кулаков С. С. К вопросу об усыхании побегов пихты сибирской мужского генеративного яруса // Материалы Междунар. науч. конф. Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 г. С. 78–79.
- Павлов И. Н., Литовка Ю. А., Литвинова Е. А., Тимофеев А. А., Пашенова Н. В., Сафронова И. Е., Кулаков С. С., Мулява В. В., Мулява В. Е. *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen: распространение, фитопатогенность и морфолого-культуральные особенности // АгроЭкоИнфо. 2017. № 3 (29). С. 18.
- Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н., Петько В. М. Агрессивные офиостомовые грибы из ходов полиграфа уссурийского // Защита и карантин растений. 2011. № 6. С. 31–32.
- Половинко Г. П., Ярославцева О. Н., Тешебаева З. А., Крюков В. Ю. Доминирующие виды энтомофильных анаморфных аскомицетов Западной Сибири, Приморья и Киргизии // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 709–716.
- Севницкая Н. Л. Продуктивность и вирулентность энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. при культивировании на разных питательных средах // Тр. БГТУ. 2016. № 1. С. 177–181.
- Харук В. И., Им С. Т., Двинская М. Л. Усыхание ели (*Picea abies*) в лесах Беларуси // Экология. 2016. № 3. С. 189–196.
- Aguadé D., Poyatos R., Gómez-Gallego M., Oliva J., Vilalta J. M. The role of defoliation and root rot pathogen infection in driving the mode of drought-related physiological decline in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Tree Physiol. 2015. Vol. 35, N 3. P. 229–242.
- Alexander S. A., Skelly J. M., Webb R. S., Bardinelli T. R., Bradford B. Association of *Heterobasidion annosum* and the southern pine beetle on loblolly pine // Phytopathology. 1980. Vol. 70. P. 510–513.
- Barbarin A. M., Jenkins N. E., Rajotte E. G., Thomas M. B. A preliminary evaluation of the potential of *Beauveria bassiana* for bed bug control // J. Invertebrate Pathol. 2012. Vol. 111. P. 8285.
- Battay A. Biocontrol of almond bark beetle (*Scolytus amygdali* Geurin-Meneville, Coleoptera: Scolytidae) using *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (Deuteromycotina: Hyphomycetes) // J. Appl. Microbiol. 2007. Vol. 103, N 5. P. 140–141.
- Bleiker K. P., Lindgren B. S., MacLauchlan L. E. Characteristics of subalpine fir susceptible to attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) // Can. J. Forest Res. 2003. Vol. 33. P. 1538–1543.
- Bonello P., Storer A. J., Gordon T. R., Wood D. L., Heller W. Systemic effects of *Heterobasidion annosum* on ferulic acid glucoside and lignin of presymptomatic ponderosa pine phloem, and potential effects on bark-beetle-associated fungi // J. Chem. Ecol. 2003. Vol. 29, N 5. P. 1167–1182.
- Bowers W. W., Borden J. H., Raske A. Incidence and impact of *Polygraphus rufipennis* (Coleoptera: Scolytidae) in Newfoundland // For. Ecol. Manag. 1996. Vol. 89. P. 173–187.
- Cerny A. Parasitic wood destroying fungi. Praha: SZN, 1989. 104 p.
- Cobb Jr F. W., Parmeter Jr J. R., Wood D. L., Stark R. W. Root pathogens as agents predisposing ponderosa pine and white fir to bark beetles / Proc. of the Fourth Inter. Conf. on *Fomes annosus*. Athens, GA. Sept. 17–22, 1973. IUFRO. U.S.D.A. Forest Service, 1974. P. 8–15.
- Draganova S., Takov D., Doychev D. Bioassays with isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and *Paecilomyces farinosus* (Holm.) Brown & Smith against *Ips sexdentatus* Boerner and *Ips acuminatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae) // Plant Sci. 2007. Vol. 44. P. 24–28.
- Ferrell G. T., Parmeter Jr J. R. Interactions of root disease and bark beetles // Research and Management of Annosus Root Disease (*Heterobasidion annosum*) in Western North America. 1989. P. 105–108.
- Hara H., Miyoshi H., Tokuda S. Forest decline after the damage by a typhoon in the Kubo thinning experiment forest [Japan] of Todo-fir, *Abies sachalinensis* and the occurrence of a fir bark beetle *Polygraphus proximus* // Bull. Hokkaido Forestry Res. Inst. (Japan). 2008. P. 21–27.
- Jakuš R. Bark beetle (Coleoptera, Scolytidae) outbreak and system of IPM measures in an area affected by intensive forest decline connected with honey fungus (*Armillaria* sp.) // Anzeiger für Schädlingskunde (J. Pest Sci.). 2001. T. 74, N 2. S. 46–51.
- Jakuš R. Types of bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) infestation in spruce forest stands affected by air pollution, bark beetle outbreak and honey fungus (*Armillaria mellea*) // Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz. 1998. T. 71, N 3. S. 41–49.
- Kamata N. Outbreaks of forest defoliating insects in Japan, 1950–2000 // Bul. Entomol. Res. 2002. Vol. 92 (2). P. 109–118.
- Kandler O. Development of the recent episode of Tan-nensterben (Fir decline) in Eastern Bavaria and the Bavarian Alps // Forest decline in the Atlantic and

- Pacific region. Berlin, Heidelberg: Springer, 1993. S. 216–226.
- Kryukov V. Yu., Yaroslavl'tseva O. N., Elisaphenko E. A., Mitkovets P. V., Lednev G. R., Duisembekov B. A., Zakian S. M., Glupov V. V. Change in the temperature preferences of *Beauveria bassiana* sensu lato isolates in the latitude gradient of Siberia and Kazakhstan // Microbiology. 2012. Vol. 81, N 4. P. 453–459.
- Lane B. B., Goheen D. J. Incidence of root disease in bark beetle-infested eastern Oregon and Washington true firs // Plant Dis. Rep. 1979. Vol. 63, N 4. P. 262–266.
- Lewis K. J., Lindgren B. S. Relationship between spruce beetle and tomentosus root disease: two natural disturbance agents of spruce // Can. J. For. Res. 2002. Vol. 32, N 1. P. 31–37.
- Maloy O. C. Benomyl-malt agar for the purification of cultures of wood decay fungi // Plant Dis. Rep. 1974. Vol. 58. P. 902–904.
- Mudrončková S., Mazán M., Nemčovič M., Šalamon I. Entomopathogenic fungus species *Beauveria bassiana* (Bals.) and *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) used as mycoinsecticide effective in biological control of *Ips typographus* (L.) // J. Microbiol. Biotechnol. and Food Sci. 2013. Vol. 2, N 6. P. 2469–2472.
- Partridge A. D., Miller D. L. Bark beetles and root rots related in Idaho conifers // Plant Dis. Rep. 1972. Vol. 56. P. 498–500.
- Pavlov I. N. Biotic and abiotic factors as causes of coniferous forests dieback in Siberia and Far East // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 4. C. 440–456.
- Ramsfield T. D., Power M. W., Kimberley M. O. The relationship between pruning and the incidence of *Neodectria fuckeliana* in *Pinus radiata* // New Zealand J. of Forestry Sci. 2013. Vol. 43, N 13. P. 1–6.
- Rehfuess K.-E. Review of forest decline research activities and results in the federal republic of Germany // J. Environ. Sc. Health. Part A: Environmental Sci. and Eng. and Toxicol. 1991. Vol. 1. P. 415–445.
- Shrimpton D. M. Resistance of lodgepole pine to mountain pine beetle infestation / Theory and Practice of Mountain Pine Beetle Management in Lodgepole Pine Forests // Eds.: A. A. Berryman, G. D. Amman, R. W. Stark, D. L. Kibbee. Moscow: Univ. Idaho, 1978. P. 64–76.
- Steinwender B., Krenn H., Wegensteiner R. Different effects of the insect pathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae) // J. Plant Dis. Protection. 2010. 117. P. 33–38.
- Tkacz B. M., Schmitz R. F. Association of an endemic mountain pine beetle population with lodgepole pine infected by *Armillaria* root disease in Utah. V.353. US Dept. of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. 1985. 8 p.
- Tokuda M., Shoubu M., Yamaguchi D., Yukawa J. Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinaceae) trees caused by *Parendaus abietinus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on Mount Unzen, Japan // Appl. Entomol. Zool. 2008. Vol. 43 (1). P. 1–10.
- Whitney R. D., Myren D. T., Britnell W. E. Comparison of malt agar with malt plus orthophenylphenol for isolating *Armillaria mellea* and other fungi from conifer roots // Can. J. For. Res. 1978. Vol. 8. P. 348–351.

Mass reproduction of *Polygraphus proximus* Blandford in fir forests of Siberia infected with root and stem pathogens: monitoring, patterns, biological control

I. N. PAVLOV^{1, 2}, Yu. A. LITOVKA^{1, 2}, D. V. GOLUBEV^{1, 3}, S. A. ASTAPENKO³,
P. V. CHROMOGIN¹, Yu. V. USOLTSEVA¹, P. V. MAKOLOVA^{1, 2}, S. M. PETRENKO¹

¹V. N. Sukachev Institute of Forest of SB RAS
60036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: forester24@mail.ru

²Reshetnev Siberian State University of Science and Technology
60037, Krasnoyarskiy rabochiy av., 31

³Federal Forestry Agency “Russian center of forest health”
Branch “Centre of forest health of Krasnoyarsk region”
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50A/2

Conifer decline (*Abies sibirica* Ledeb. stands) as a result of complex biotic effects on the territory of the Krasnoyarsk region by 2018 reached an area of 541,4 thousand hectares; the potential area of further death of *A. sibirica* is up to 10 million hectares. The main reason is the phytopathogenic fungi *Armillaria mellea* s. l. and *Heterobasidion annosum* s. l. when combined with bark beetle *Polygraphus proximus*. Trees affected by root pathogens are centers of forest dieback, from which pathological outbreaks spread, including due

to the effects of *P. proximus* and its phytopathogenic mycoassociates. *Neonectria fuckeliana* (C. Booth) Castl & Rossman is among the concomitant pathogens in the scale of the lesion, which causes a resin flow that is similar to the effects of *P. proximus* attack. The phytopathogenicity of pure cultures of the dominant root pathogens of *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen and *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., as well as the stem pathogen of *N. fuckeliana*, has been confirmed by a series of experiments *in vitro*. Promising natural agents for the regulation of *P. proximus* abundance are highly virulent aboriginal strains of *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., resulting in maximum insect death (up to 100 %) for 7–11 days and retaining activity in the temperature range of $(16-24) \pm 1$ °C.

Key words: forest decline, *Abies sibirica*, root pathogens, *Polygraphus proximus*, *Armillaria borealis*, *Heterobasidion annosum* s. s., *Neonectria fuckeliana*, *Beauveria bassiana*, virulence, biocontrol, bioinsecticide.