

УДК 632+57.6.8
DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2017.3.05

Сосновая стволовая нематода как угроза хвойным насаждениям России

О. А. Кулинич – Всероссийский центр карантина растений, начальник отдела лесного карантина, доктор биологических наук, п. Быково, Московская обл., Российская Федерация, okulinich@mail.ru
Н. И. Козырева – Центр паразитологии, Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова, научный сотрудник, кандидат биологических наук, Москва, Российская Федерация
Е. Н. Арбузова – Всероссийский центр карантина растений, старший научный сотрудник отдела лесного карантина, кандидат биологических наук, п. Быково, Московская обл., Российская Федерация, razhitnovaeeee@mail.ru

Представлен краткий обзор по биологии, вредоносности, мерам борьбы и возможным путям заноса сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus*, относящейся к числу наиболее вредоносных патогенных организмов для хвойных насаждений. В случае заноса и распространения сосновой стволовой нематоды на территории России прямой и косвенный ежегодный ущерб может составить от 47 до 112 млрд руб.

Ключевые слова: сосновая стволовая нематода, *Bursaphelenchus xylophilus*, вилт хвойных пород, биология, патогенность, методы борьбы, обзор.

Для ссылок: <http://dx.doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2017.3.05>
Кулинич, А. О. **Сосновая стволовая нематода как угроза хвойным насаждениям России** [Электронный ресурс] / А. О. Кулинич, Н. И. Козырева, Е. Н. Арбузова // Лесохоз. информ. : электрон. сетевой журн. – 2017. – № 3. – С. 50–66. URL: <http://lhi.vniilm.ru/>

Введение. Впервые специфическое увядание сосновых насаждений зафиксировано в Нагасаки (Япония) в 1905 г. В 1930-х гг. болезнь поразила сосновые леса в 12 префектурах страны, а в 1940-х гг. – уже в 34. Однако причина увядания и гибели сосен была установлена только в 1969 г.: при изучении кусочков древесины с погибшей сосны лесопатолог Токушиге (Dr. Y. Tokushige) заметил нематод. Дальнейшие исследования и тесты подтвердили предположение, что именно вид *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer, 1934) Nickle, 1970, известный под названием «сосновая стволовая нематода» (англ. «pine wood nematode»), является основной причиной массовой гибели деревьев [1]. В англоязычной литературе часто используется термин «pine wilt disease» (вилт хвойных пород), под которым подразумевается заболевание, вызываемое *B. xylophilus*.

В настоящее время *B. xylophilus* выявлена почти во всех префектурах Японии и наносит хвойным насаждениям существенный вред. Наиболее сильно нематоды поражают местные виды сосен – *Pinus densiflora* Siebold & Zucc. и *P. thunbergii* Parl. [2]. В 1980–1990-х гг. этот паразитический вид нематоды обнаружен в соседних странах: Китае, Южной Корее, Тайване.

Таксономия и диагностика. Сосновая стволовая нематода *B. xylophilus* впервые обнаружена в древесине сосны на лесопилке в США в 1934 г. и описана как вид *Aphelenchoides xylophilus* Steiner & Buhrer. В. Никл [3] перевел данный вид в род *Bursaphelenchus*.

В 1970-х гг. в Японии при изучении причин гибели сосен из их древесины выделены нематоды, которые были описаны как новый вид *B. lignicolus* (Mamiya & Kiyuhara, 1972). Однако в дальнейшем этот вид был синонимизирован с *B. xylophilus* [4]. Другой вид – *B. mucronatus* Mamiya & Enda, 1979 – также впервые обнаружен и описан в Японии при исследовании причин увядания сосен. Признаками, отличающими его от *B. xylophilus*, являются наличие выроста (мукро) на терминусе хвоста самок и отсутствие сильного патогенного эффекта по отношению к соснам.

Данные по морфологии и биологии *B. xylophilus* существенно дополнены американски-

ми исследователями [5], выделившими из древесины погибших деревьев пихты нематод, которые по наличию мукро на терминусе хвоста оказались более близки к *B. mucronatus*, чем к *B. xylophilus*. В то же время эти нематоды скрещивались только с *B. xylophilus*. При этом особи *B. xylophilus* с мукро (из пихты) стали обозначать как форму «М», а без мукро (из сосны), с округленным терминусом хвоста, – как форму «R». Наиболее часто популяции *B. xylophilus* формы «М» регистрируются в пихтовых и еловых насаждениях Канады, а *B. xylophilus* формы «R» – в лесах США и тех странах Евразии, где этот вид уже распространился.

Род *Bursaphelenchus* Fuchs выделен в 1937 г., в него входят нематоды, жизненный цикл которых связан с насекомыми или погибшими (погибающими) деревьями, преимущественно хвойных пород. В настоящее время в роде насчитывается около 120 видов и 70 % из них связано с хвойными породами, преимущественно с соснами *Pinus* spp. Среди этой большой группы нематод выделена группа видов, близких *B. xylophilus*. Однако наибольшие сложности возникают в дифференциации следующих трех видов, четко различить которые можно только при использовании методов молекулярной диагностики [6–9]. К ним относятся:

- *B. xylophilus* формы «М» и «R»; нематоды формы «М» пока обнаружены только в Северной Америке;
- *B. mucronatus*; в 2011 г. выделены подвида *B. mucronatus mucronatus* и *B. mucronatus kolyomensis* [10]; морфологически сходны с видом *B. xylophilus* формы «М» и широко распространены в Евразии и Северной Америке;
- *B. fraudulentus*; морфологически близок к *B. mucronatus*. Вид обычно обнаруживали на лиственных породах, но имеются факты его регистрации и на хвойных деревьях [11].

Следует отметить, что виды *B. xylophilus*, *B. mucronatus mucronatus* и *B. mucronatus kolyomensis* имеют сходную биологию, растений-хозяев и переносчиков.

Биология. *Bursaphelenchus xylophilus* – червеобразный организм. Длина нематод составляет

около 800 мкм, ширина – 20 мкм. Развитие *B. xylophilus* включает 2 цикла: с участием насекомых (дисперсионный цикл) и без них (пропагативный цикл). Нематоды, попадая в подходящий субстрат (например, в ткани растения-хозяина), начинают быстро размножаться и расселяться по всему дереву. Их можно обнаружить даже в корневой системе дерева. При благоприятных условиях развитие сосновой стволовой нематоды (от яйца до имаго) завершается за 3–5 сут. При этом нематоды могут выступать как фитофаги, питаясь на клетках растений (в случае заноса их в живое дерево), и как микохилофаги, питаясь содержимым гифов различных грибов, которые всегда присутствуют в древесине погибшего дерева (например, на грибах *Botrytis*, *Ceratocystis*, содержащихся в мертвой древесине). В искусственных условиях для поддержания живой культуры *B. xylophilus* используют культуры фитопатогенных грибов, в частности гриб *Botrytis cinerea*, являющийся хорошей трофической базой для нематод *B. xylophilus*. Нематоды *B. xylophilus* всегда раздельнополы. Партогенез, присущий большинству других видов нематод, не отмечен.

Эмбриональное развитие занимает от 15 до 20 ч. Из яйца появляется пропагативная личинка уже 2-го возраста (L_{II}), которая начинает питаться. В своем развитии нематоды проходят 4 личиночные стадии. На грибе *Botrytis cinerea* при температуре +15 °C сосновая стволовая нематода завершает свой жизненный цикл за 12 сут, при 20 °C

– за 6 сут, 25 °C – за 4–5 сут и при 30 °C – за 3 сут [12]. Температурные пороги развития для *B. xylophilus* составляют 9,5 °C и 33 °C. Откладка яиц начинается на 4-е сут после выхода личинки из яйца. Самки производят в среднем 79 яиц в течение 28 сут. Следовательно, теоретически от одной самки за 15 сут можно получить популяцию численностью 263 тыс. особей [13].

Параллельно пропагативному пути развития в пораженных нематодами погибающих деревьях (или бревнах) нематоды проходят и дисперсионный путь развития [14]. Этот цикл развития тесно связан с усачами рода *Monochamus* (рис. 1).

Особенность дисперсионного цикла состоит в том, что осенью в мертвой древесине, где присутствуют нематоды, после линьки пропагативной личинки 2-го возраста образуется дисперсионная личинка 3-го возраста (L_{III}), морфологически и физиологически отличающаяся от личинки подобного возраста при пропагативном пути развития. Дисперсионная личинка очень устойчива к различным неблагоприятным факторам: низким температурам, дефициту пищи и влаги. Зимует сосновая стволовая нематода в стадии дисперсионной личинки (L_{III}).

К концу зимы нематоды еще раз линяют, и дисперсионная личинка преобразуется в личинку 4-го возраста, получившую название дауэр-ларва (dauerlarvae), или трансмиссивная личинка четвертой стадии (L_{IV}). Время образования этой личинки связано с завершением формирования имаго усача и готовности его к отрождению из куколки. Трансмиссивные личинки, адаптированные физиологически к жуку-переносчику, проникают через его дыхальца и расселяются по всему телу насекомого, но большая их часть концентрируется в трахейной системе. В дальнейшем при выходе жуков поздней весной из древесины (бревна или погибшего дерева) они активно заселяют кроны хвойных деревьев и питаются на молодых веточках хвойных в течение 3–4 нед. (период дополнительного питания). Именно в этот период происходит выход нематод из насекомого. Через надгрызы коры, нанесенные жуками веточкам, нематоды проникают в древесину здорового дерева. Питаясь на эпите-

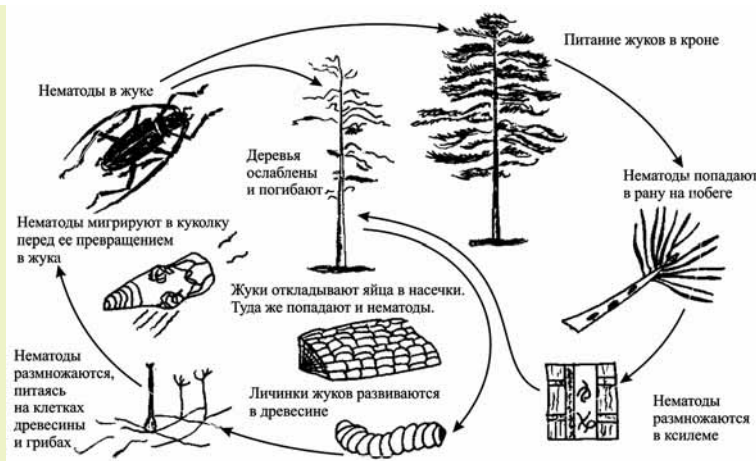


Рис. 1. Схема развития вилта хвойных пород, вызываемого сосновой стволовой нематодой *Bursaphelenchus xylophilus* [15]

лиальных клетках смоляных каналов, нематоды при благоприятных условиях быстро размножаются и расселяются по всему дереву. Пораженные нематодами ветки усыхают. После дополнительного питания самки жуков откладывают яйца на ослабленные или погибшие деревья, и здесь также происходит выход нематод из жуков. Отродившиеся из яиц личинки жуков проникают под кору дерева, где питаются, а в конце своего развития делают колыбельку, в которой окукливаются. Заражение насекомых нематодами осуществляется перед выходом имаго из куколки. В дальнейшем цикл развития повторяется [2, 12, 14, 15].

Абиотические факторы. Важными абиотическими факторами, влияющими на проявление вилта хвойных пород, вызываемого *B. xylophilus*, являются температура и влажность. Высокая температура и дефицит влаги способствуют интенсивному увяданию хвойных пород, неустойчивых к *B. xylophilus*. Наиболее наглядно это видно на примере Японии. Первоначально сосновая стволовая нематода была распространена только в южных районах страны со среднегодовой температурой воздуха более 15–16 °C и наносила существенный вред соснам. В настоящее время *B. xylophilus* встречается практически на всей территории страны, но эпифитотии хвойных насаждений наблюдаются только в районах со среднегодовой температурой выше 14 °C. В северных районах, где среднегодовая температура воздуха составляет 10–12 °C, существенного увядания сосен, вызываемого сосновой стволовой нематодой, не отмечается. К. Такешитой и коллегами [16] установлено, что среднесуточная температура воздуха в Японии, составляющая 25 °C в течение 55 сут, и количество осадков менее 33 мм в течение 40 сут способствуют интенсивному поражению сосен нематодами. Считается, что увядание хвойных деревьев протекает интенсивно, если среднемесячная температура воздуха самого жаркого летнего месяца составляет 26 °C или выше. При температуре 20 °C увядание деревьев растягивается на 2 года, как, например, на северном острове Хоккайдо [2, 17]. В Японии самый жаркий месяц – август, в России и Европе – июль.

Проведенный анализ [18] показал, что значительная часть территории России (особенно европейская часть, Хабаровский, Приморский края) входит в зону, где может развиваться заболевание, вызываемое сосновой стволовой нематодой. Кроме того, существует угроза проявления заболевания в более жаркие годы, когда среднемесячная температура воздуха значительно выше среднестатистического значения. Учитывая это обстоятельство, многие ученые, даже в Скандинавии, считают, что вид *B. xylophilus* представляет определенную угрозу для хвойных насаждений их стран.

Насекомые-переносчики. Перенос сосновой стволовой нематоды с одного дерева на другое осуществляется с помощью насекомых. Исследованы различные виды насекомых на наличие в них *B. xylophilus*, в частности представители семейств *Cerambycidae*, *Curculionidae*, *Scolytidae*, *Buprestidae*, *Elateridae* (отряд Coleoptera), *Siricidae* (отряд Hymenoptera), *Cercopidae* (отряд Homoptera) и *Rhinotermitidae* (отряд Isoptera) [19–21]. Все изученные насекомые – представители этих семейств – связаны с древесиной хвойных пород. Подробную информацию о видах нематод рода *Bursaphelenchus*, их насекомых-переносчиках, растениях-хозяевах можно найти в аналитических обзорах и монографиях [22–25].

Нематоды *B. xylophilus* обнаружены во многих насекомых, однако их, кроме усачей рода *Monochamus*, можно считать случайными переносчиками. Считается, что все жуки рода *Monochamus* являются потенциальными переносчиками нематод *B. xylophilus*, а также *B. mucronatus* [26]. Основные переносчики *B. xylophilus* в Японии и Китае – усачи *M. alternatus*, в Южной Корее – *M. sultuarius*, в Португалии и Испании – *M. galloprovincialis* и в США – *M. carolinensis*. На территории Российской Федерации распространены черные усачи *Monochamus urusovi*, *M. galloprovincialis*, *M. sutor*, *M. saltuarius*, *M. impluviatus*, *M. nitens*, которых можно рассматривать как потенциальных переносчиков *B. xylophilus*.

Географическое распространение и экономический ущерб. Сосновая стволовая нема-

тогда впервые обнаружена 1934 г. в древесине сосны в США (Флорида). Исследования, проведенные на североамериканском континенте в 1980-х гг., показали, что *B. xylophilus* широко распространена в США и южных провинциях Канады, однако больших очагов поражений, как это наблюдается в Японии, не выявлено [27]. Отмечена лишь единичная гибель сосен-интродуцентов, например *Pinus sylvestris* [28]. В связи с этим принято считать, что *B. xylophilus* – аборигенный вид Северной Америки и не представляет угрозу местным хвойным породам, которые к нему устойчивы. Кроме США и Канады, патоген также обнаружен в Мексике [29].

Учитывая пути возможного заноса этого опасного паразита и угрозу для хвойных насаждений большинства стран Европы, включая Россию, с середины 1980-х гг. введены ограничения на поставки древесины и древесных продуктов из тех регионов мира, где зарегистрирована нематода *B. xylophilus*. Введение данных санкций нанесло существенный ущерб компаниям, экспортирующим древесину за пределы США и Канады. Так, например, доход от продажи древесной щепы в Скандинавские страны и Южную Корею из США в 1981 г. составлял 53,4 млн долл., а в 1986 г. – только 1,8 млн долл. США [30].

На азиатском континенте сосновая стволовая нематода обнаружена в Японии (рис. 2), Китае, Тайване, Южной Корее. В Японии в настоя-

щее время вилт хвойных пород не зарегистрирован только на небольшой части северных островов (Аомори и Хоккайдо) [24, 31]. С 1970 г. правительство Японии выполняет программу по сдерживанию распространения заболевания, ежегодные потери от которого в 1970–1980-х гг. составляли около 2 млн м³ древесины сосны, а затраты на борьбу – 30–40 млн долл. в год.

В Китае вилт хвойных пород относится к числу наиболее опасных заболеваний хвойных насаждений, и вид *B. xylophilus* входит в перечень карантинных организмов, ограниченно распространенных на территории Китая. Впервые увядание хвойных насаждений здесь обнаружено в 1982 г. в окрестностях г. Нанкина (провинция Цзянсу). С 1982 по 2003 г. в этой провинции погибло около 5,2 млн деревьев в результате заражения нематодой. С 2000 по 2005 г. вырублено около 2 млн больных и погибших деревьев, зараженных нематодой. В настоящее время вилт хвойных пород зарегистрирован на 80 тыс. га [32]. Однако увядание проявляется не везде одинаково. В высокогорных районах болезнь протекает медленно или вообще не развивается. Наиболее интенсивно увядание происходит в насаждениях, произрастающих на высоте ниже 1 000 м над ур. моря.

Немалую роль в распространении сосновой стволовой нематоды играют антропогенные факторы, связанные с перемещением древесных грузов по важнейшим транспортным путям и рекам.

В Южной Корее увядание хвойных, вызванное *B. xylophilus*, впервые обнаружено в 1988 г. Ситуация с вилтом хвойных пород обострилась с 2000 г. С 2000 по 2008 г. вырублено почти 2 млн больных деревьев [33]. Ежегодные затраты на борьбу с нематодой составляют более 10 млн долл., и эта цифра из года в год увеличивается. Благодаря проводимым мерам с 2006 г. площадь зараженных сосновой стволовой нематодой лесов стала понемногу уменьшаться и в 2008 г. составила 60 215 га. Основная восприимчивая к нематоды порода в Корее – сосна корейская *Pinus koraiensis*, на долю которой приходится 23,5 % всех лесов страны, а переносчиком нематод являются преимущественно усачи *Monochamus saltu-*



Рис. 2. Вилт сосен *Pinus thunbergii*, вызванный *Bursaphelenchus xylophilus* (Япония). Фото Keiko Kuroda

arius. Утверждена государственная программа по предотвращению распространения вилта, которая сводится к мониторингу заболевания, раннему обнаружению пораженных деревьев и их рубке, утилизации, сжиганию или фумигации древесины, заселенной насекомыми-переносчиками.

На территории Европы нематоды *B. xylophilus* в открытой среде впервые зарегистрированы в Португалии (рис. 3). В 1999 г. при изучении причины увядания сосен в припортовой зоне Лиссабона из погибших сосен *Pinus pinaster* выделены особи *B. xylophilus*. Переносчиками нематод стали усачи *Monochamus galloprovincialis* [21, 22, 34–36]. Предполагается, что данный организм занесен в страну с упаковочной тарой из Китая. С этого времени службой карантина растений и лесным ведомством ведется постоянный контроль очагов этого патогена. Несмотря на программу по ограничению распространения, локализации и ликвидации очагов сосновой стволовой нематоды, каждый год выявляются все новые очаги вредителя. В настоящее время общая площадь распространения сосновой стволовой нематоды в Португалии составляет 25 % всей территории страны. В 2008 г. очаг *B. xylophilus* обнаружен уже в соседней Испании (рис. 4), на границе с Португалией [37].

Основные меры борьбы с нематодой сводятся к уничтожению жуков-переносчиков, рубке хвойных деревьев с симптомами поражения (в Португалии срублено и утилизировано более 500 тыс. деревьев), термической обработке лесоматериалов и мониторингу хвойных насаждений вдоль дорог, вокруг портов, где осуществляются перевозки и концентрация древесины [38]. Однако эти меры не позволяют полностью сдерживать распространение сосновой стволовой нематоды, поэтому можно предположить, что спустя какое-то время патоген будет обнаружен в других странах Европы.

Обследования хвойных насаждений на наличие *B. xylophilus* постоянно проводятся в большинстве стран Европы. Подсчитано, что ежегодные потери в лесном хозяйстве Евросоюза, при дальнейшем распространении нематоды *B. xylophilus* и отсутствии контроля за этим пато-

геном, могут составить от 300 млн до 3 млрд евро [39]. При этом наибольший ущерб будет нанесен хвойным насаждениям в странах центральной и южной части Европы.

В Российской Федерации исследования по изучению возможного распространения *B. xylophilus* начаты с обследования Приморского края как района наиболее вероятного нахождения данного вида [40]. В дальнейшем обследованы лесные насаждения ряда районов европейской части России и Урала. При этом обнаружен только близкородственный вид *B. mucronatus*, который встречается повсеместно в Европе и Азии.

Дополнительной информацией по возможному распространению *B. xylophilus* могут служить данные стран, импортирующих древесину



Рис. 3. Гибель сосновых насаждений *Pinus pinaster* в результате поражения нематодой *Bursaphelenchus xylophilus* (Португалия, о. Мадейра). Фото О. А. Кулинич

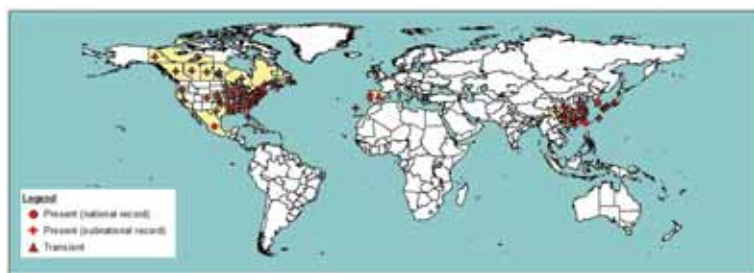


Рис. 4. Распространение сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* в мире (карта Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений – ЕОКЗР, 2016).

из России и исследующих ее на наличие карантинных вредителей. Только службой карантина растений Финляндии ежегодно просматривается около 2 500 древесных проб из России на наличие нематоды *B. xylophilus*. При обследовании древесины сосны из Сибири и европейской части России представителями данных ведомств обнаружен только близкородственный вид *B. mucronatus*. Единственной информацией об обнаружении *B. xylophilus*, связанной с территорией России, является публикация немецких ученых, которые в рамках исследовательского проекта проводили анализ древесины, импортированной из различных районов России [11]. Ими обнаружен вид *B. xylophilus* в лиственнице, вывезенной из Красноярского края. Авторами приведены фотографии и рисунки обнаруженных особей, однако попытка размножить нематод и провести ДНК-анализ оказалась безуспешной.

История регистрации карантинных объектов насчитывает много случаев, когда первоначальная информация об обнаружении какого-либо опасного вредителя позже не подтверждалась. При дальнейших масштабных обследованиях хвойных насаждений в Красноярском крае нами выявлен только вид *B. mucronatus*. Таким образом, в настоящее время вышеприведенный факт регистрации немецкими нематологами *B. xylophilus* в древесине из Красноярского края не является валидным и официально считается, что территория Российской Федерации свободна от вида *B. xylophilus*.

Проведенный в 2007 г. анализ фитосанитарного риска для территории Российской Федерации показал, что нематода *B. xylophilus* может акклиматизироваться на значительной части территории страны и ежегодный возможный прямой и косвенный ущерб в случае адаптации составит, по разным оценкам, от 47,8 до 112,2 млрд руб. [18, 41, 42].

Патогенность. При благоприятных условиях (температура, влажность, вид растения-хозяина) пораженное нематодой *B. xylophilus* дерево погибает к концу лета. Первые симптомы патологической реакции растений на воздействие паразитов наблюдаются уже через 24 ч после внед-

рения нематод. Происходит грануляция цитоплазмы, деформация и разрушение ядра клеток паренхимы радиальных и аксиальных лучей, что приводит к их гибели. Клетки начинают гибнуть еще до накопления в растении большого количества *B. xylophilus*. Внешние признаки увядания растений в опытах наблюдали через 10–20 сут у взрослых деревьев и через 6–9 сут у сеянцев. Выделение живицы к этому времени прекращается, а транспирация резко снижается. В результате происходит увядание хвои. Цвет ее делается бурым или желтым. Прекращается камбиальная активность. Камбиальные пучки, включая веретеновидные и радиальные основы, разрушаются. Обусловливается это кавитацией – закупориванием проводящих сосудов воздушными пробками. Как считают японские ученые, это является основной причиной, вызывающей увядание и гибель растений [43]. Помимо кавитации, на дерево действуют также токсины и метаболиты, поступающие из пораженных участков тканей, которые обнаруживаются в пораженных деревьях [44]. Однако нематоды токсины не выделяют. Исследования, проведенные в последние 10–15 лет, показали, что на кутикуле нематоды *B. xylophilus* присутствуют патогенные бактерии, которые, вероятнее всего, выделяют токсины. Однако окончательного заключения, что именно патогенные бактерии вызывают вилт хвойных пород, пока нет. Данная теория требует подтверждения [25, 45–49].

Можно выделить следующие последовательные этапы развития вилта хвойных пород при поражении деревьев нематодами *B. xylophilus*: 1) прекращение выделения живицы; 2) снижение и затем полное прекращение транспирации; 3) увядание и побурение хвои; 4) полная гибель дерева.

Следует отметить, что *B. xylophilus* не поражает хвойные породы, родиной которых является Северная Америка. Считается, что большую патогенность проявляет *B. xylophilus* формы «R». В опытах с сеянцами сосны (*P. sylvestris*), лиственницы (*L. occidentalis*) и ели (*P. mariana*) нематоды *B. xylophilus* формы «R» оказались патогенными на всех трех видах сеянцев [50], в то время как *B. xylophilus* формы «M» из Канады проявили высо-

кую патогенность на лиственнице, слабую – на ели и оказались непатогенными для сосны. Аналогичные результаты получены Т. Пенесаром и Дж. Сутерландом [51] для сосен *P. sylvestris* и *P. contorta*. Другие исследователи, основываясь на собственных экспериментах, считают, что нет оснований различать формы «М» и «R» по патогенности [52, 53].

Степень патогенности зависит от множества факторов, но прежде всего от вида или даже популяции нематод. Интересные результаты были получены при сравнении патогенности португальских, китайских и американских изолятов *B. xylophilus* [54]. Если при инъекции тремя изолятами все растения *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. cembra* и *Larix decidua* погибли, то сосны *Pinus pinea* при средней восприимчивости к португальским изолятам оказались в большей степени устойчивы к китайским и, особенно, американским изолятам. К числу растений-хозяев сосновой стволовой нематоды относятся почти все породы хвойных: *Pinus*, *Abies*, *Chamaecyparis*, *Cedrus*, *Larix*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, за исключением растений родов *Thuja* и *Taxus*, но в природе гибель от *B. xylophilus* отмечена только для сосен.

К числу восприимчивых к *B. xylophilus* видов сосен относятся *Pinus densiflora*, *P. engelmannii*, *P. koraiensis*, *P. leiophylla*, *P. luchuensis*, *P. monticola*, *P. mugo*, *P. muricata*, *P. nigra*, *P. oocarpa*, *P. pentaphylla*, *P. pinaster*, *P. ponderosa*, *P. radiata*, *P. rudis*, *P. strobiformis*, *P. sylvestris*, *P. thunbergii*, *P. junnanensis*. Среди других восприимчивых пород хвойных: *Abies balsamea*, *Cedrus atlantica*, *C. deodara*, *Larix decidua*, *L. laricina*, *Picea glauca*, *Pseudotsuga* sp. Многие из этих пород широко распространены на территории России.

Вид *B. mucronatus* в ряде случаев тоже проявляет патогенность. Опыты по изучению взаимоотношений между хвойными растениями и популяциями *B. mucronatus* из Франции, Норвегии, Германии позволили сделать вывод, что эти нематоды могут быть патогенными [51, 55–58].

Патогенность разных изолятов *B. mucronatus* из России проверялась в опытах как российскими, так и зарубежными исследователями. Прежде всего необходимо отметить обнаружение высо-

кой численности нематод *B. mucronatus* в погибших соснах *Pinus sylvestris* и *Pinus koraiensis* при обследовании лесных насаждений Приморского края, где плотность популяции *B. mucronatus* составляла 20 000 особей/г древесины. По мнению исследователей, гибель этих деревьев могла быть вызвана нематодами [40]. Дальнейшие опыты [59] с этой популяцией показали, что нематоды проявили сильную патогенность на растениях *Pinus koraiensis* и *Larix olgensis*, меньшую степень патогенности на *P. sylvestris* и *P. densiflora*. Несмотря на то что вид *B. mucronatus* часто проявляет патогенность в лабораторных экспериментах, он не вызывает эпифитотий в естественных насаждениях Европы и Азии.

Методы защиты хвойных насаждений от сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*. К методам защиты хвойных насаждений от сосновой стволовой нематоды относятся карантинные мероприятия и мероприятия, проводимые непосредственно в очаге вредителя (паразита).

Целью карантинных мероприятий является предотвращение заноса извне на другую территорию сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*. Большинство стран Европы и Азии, в том числе Россия, с середины 1980-х гг. включили вид *B. xylophilus* в число карантинных объектов и полностью запретили ввоз древесины и продуктов ее переработки из тех мест, где нематода обнаружена. Согласно фитосанитарным требованиям этих стран, запрещен ввоз посадочного материала и живых веток (включая рождественские деревья) хвойных пород, а также других хвойных лесоматериалов из регионов распространения нематоды *B. xylophilus*.

Фитосанитарные требования коснулись даже деревянной упаковочной тары, и в 2002 г. был принят международный стандарт МСФМ 15[60], регламентирующий обязательную обработку древесных упаковочных материалов при температуре 56 °C в течение не менее 30 мин. Считается, что именно при таких технических условиях происходит гибель самой устойчивой стадии нематоды – дисперсионной личинки (L_{III}).

Мероприятия, проводимые непосредственно в очаге вредителя, направлены на уничтожение

нематод и ее переносчиков и включают: химические и биологические меры борьбы, агротехнические мероприятия, методы обработки зараженной нематодами древесины.

Химические меры борьбы с сосновой стволовой нематодой можно подразделить, во-первых, на мероприятия, направленные на подавление численности ее переносчиков-усачей, и, во-вторых, на меры борьбы непосредственно с нематодой *B. xylophilus*.

Один из основных методов борьбы с нематодой *B. xylophilus* – подавление численности ее переносчика (главным образом усачей рода *Monochamus*), что позволяет предотвратить перенос нематод с зараженных деревьев на здоровые. Кроме того, происходит гибель жуков, являющихся серьезными стволовыми вредителями. Эффективным методом контроля может служить обработка инсектицидами кроны деревьев в период дополнительного питания усачей на молодых ветках хвойных пород (весной – летом). Обработку можно проводить наземным способом и с использованием авиации (в больших лесных массивах).

К числу эффективных химических мер борьбы с сосновой стволовой нематодой относится метод инъекций системного нематотицида (и/или инсектицида) в ствол зараженного дерева или превентивная инъекция за 2–3 мес. до возможного заражения нематодами. При этом достигается 100 %-й результат и эффект сохраняется в течение 3-х лет [2].

Биологические меры борьбы с *B. xylophilus* в последние годы становятся наиболее популярными и применяются преимущественно в отношении их переносчиков – усачей рода *Monochamus*. Ликвидация переносчика нематод приводит к локализации очага сосновой стволовой нематоды. Представляет интерес опыт китайских ученых по использованию ос-бетилид *Scleroderma guani*. Крошечные самки этих ос нападают на превосходящих их в тысячи раз по размеру личинок усачей *Monochamus alternatus*, обитающих в древесине, и откладывают яйца в тела обездвиженных личинок усача. Бетилид выращивают в лабораторных условиях, а затем переносят в открытую среду. Применение данного метода существенно снизило распространение заболевания сосновых деревьев в Китае [61, 62].

К числу перспективных и экологически чистых методов можно отнести выращивание сосен, устойчивых к нематодам *B. xylophilus*. Исследования показывают, что разные виды сосен в различной степени устойчивы к *B. xylophilus* [2, 54].

Завоз зараженной древесины, даже если в ней отсутствуют переносчики-жуки, представляет определенный риск. Опыты показывают, что возможна миграция личинок нематод из зараженного древесного субстрата в незараженный, если они соприкасаются. В связи с этим подготовлены международные стандарты ЕОКЗР по обработке древесины, щепы, коры и других продуктов ее переработки, зараженных нематодами *B. xylophilus*.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ
(грант № 15-04-07559).*

Список использованной литературы

1. Kiyohara, T. Inoculation experiments of a nematode, *Bursaphelenchus* sp., onto pine tree / T. Kiyohara, Y. Tokushige // J. Jpn. For. Soc. – V. 53. – 1971. – P. 210–218.
2. Mamiya, Y. The pine wood nematode / Y. Mamiya // Plant and insect nematodes. – 1984. – P. 589–627.
3. Nickle, W. R. A taxonomic review of the genera of the *Aphelenchoidea* (Fuchs, 1937) Thome, 1949 (Nematoda: Tylenchida) / W. R. Nickle // J. Nematol. – V. 2. – 1970. – P. 375–392.
4. On the taxonomy and morphology of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner, 1934; Nickle, 1970) / W. R. Nickle, A. M. Golden, Y. Mamiya, W. P. Wergin // J. Nematol. – V. 13. – 1981. – № 3. – P. 385–393.
5. Wingfield, M. J. Comparison of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* from pine and balsam fir / M. J. Wingfield, R. A. Blanchette, E. Kondo // Europ. J. Forest Pathol. – V. 13. – 1983. – P. 360–372.
6. Hoyer, U. Identification of *Bursaphelenchus* species (Nematoda: Aphelenchoididae) on the basis of amplified ribosomal DNA (ITS-RFLP) / U. Hoyer, W. Burgermeister, H. Braasch // Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst. – Bd. 50. – 1998. – P. 273–277.
7. Braasch, H. *Bursaphelenchus* species (Nematoda: Parasitaphelenchidae) found in coniferous trees in Germany and their ITS-RFLP patterns / H. Braasch, K. Metge, W. Burgermeister // Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst. – Bd. 51. – 1999. – P. 312–320.
8. ITS-RFLP analysis, an efficient tool for identification of *Bursaphelenchus* species / W. Burgermeister, H. Braasch, K. Metge, J. Gu, T. Schroder, E. Woldt // Nematology. – 11. – 2009. – P. 649–668.
9. EPPO Standards PM 7/4 (3). Diagnostic. *Bursaphelenchus xylophilus* // Bulletin OEPP/EPPO. – 43 (1). – 2013. – P. 105–118.
10. Braasch, H. *Bursaphelenchus mucronatus kolymensis* comb.n. – new definition of the «European type» of *B. mucronatus* / H. Braasch, J. Gu, W. Burgermeister // J. Nematode Morphol. Syst. – V. 14. – 2011. – № 2. – P. 77–90.
11. Records of *Bursaphelenchus* spp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia / H. Braasch, Ch. Tomiczek, K. Metge, U. Hoyer, W. Burgermeister, I. Wulfert, U. Schonfeld // Forest Pathol. – № 31. – 2001. – P. 129–140.
12. Mamiya, Y. The life history of the pinewood nematode *Bursaphelenchus lignicolus* / Y. Mamiya // Jap. J. Nematol. – № 5. – 1975. – P. 16–25.
13. Mamiya, Y. Fecundity and reproductive rate of *Bursaphelenchus lignicolus* / Y. Mamiya, M. Furukawa // Jap. J. Nematol. – 1977. – V. 7. – P. 6–9.
14. The pine wood nematode: a comparison of the situation in the United States and Japan / M. J. Wingfield, R. A. Blanchette, T. H. Nicholis, K. Robbins // Canad. J. Forest Res. – V. 12. – 1982. – N 1. – P. 71–75.
15. Wingfield, M. J. A comparison of the mycophagous and the phytophagous phases of the pine wood nematode / M. J. Wingfield // Pathogenicity of the Pine Wood Nematode Symposium Series. – St Paul : APS Press (The American Phytopathological Society), 1987. – P. 81–90.
16. Takeshita, K. Environmental analysis on pine damage in Western Japan / K. Takeshita, Y. Hagihara, S. Ogawa // Bull. Fukuoka Forest Exp. Station. – 1975. – N 24. – P. 1–15.
17. Fukuda, K. Electrical resistance of wood tissue and water relation parameters of leaves in «over-year wilt» of pines induced by pine wilt disease / K. Fukuda, K. Suzuki // Ann. Phytopath. Soc. Jap. – V. 54. – 1988. – P. 625–628.
18. Kulinich, O. A. On the possibility of establishment of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* in the countries of the former USSR and the potential threat for conifers of the area / O. A. Kulinich, N. V. Kolosova // Russ. J. Nematol. – V. 1. – № 1. – 1995. – P. 35–48.
19. Linit, M. J. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system / M. J. Linit // J. Nematol. – V. 20. – 1988. – № 2. – P. 227–235.

20. Linit, M. J. Transmission of pinewood nematode through feeding wounds of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) / M. J. Linit // J. Nematol. – V. 22. – 1990. – № 2. – P. 231–236.
21. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal / E. Sousa, M. A. Bravo, J. Pires, P. Naves, A. C. Penas, L. Bonifácio, M. M. Mota // Nematology. – V. 3. – 2001. – № 1. – P. 89–91.
22. Preliminary survey for insects associated with *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal / E. Sousa, P. Naves, L. Bonifácio, M.A. Bravo, A.C. Penas, M. Serrao // OEPP/EPPO. Bulletin. – 2002. – № 32. – P. 499–502.
23. Pine wilt Disease: A worldwide Threat to Forest Ecosystems, Portugal / M. Mota, P. Vieira, Eds. // Springer. – 2008. – P. 405.
24. Futai, K. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / K. Futai // Annu. Rev. Phytopathol. – V. 51. – 2013. – P. 61–83.
25. Interspecific communication between pinewood nematode, its insect vector, and associated microbes / L. Zhao, M. Mota, P. Viera, R. Bucher, J. Sun // Trends in Parasitology. TREPAP-1286. – 2014. – P. 1–10.
26. Akbulut, S. Insect vectors of the pinewood nematode: a review of the biology and ecology of *Monochamus* species / S. Akbulut, W.T. Stamps // For. Pathol. – V. 42 – 2011. – P. 89–99.
27. Sutherland, J.R. A brief overview of the pine wood nematode and pine wilt disease in Canada and the United States / J.R. Sutherland // Ed. by Zhao B.G., Futai K., Sutehrland J. R., Takeuchi Y. Eds. Pine Wilt Disease. Springer, Tokyo. – 2008. – P. 13–25.
28. Malek, R. B. Epidemiology of pine wilt in Illinois / R. B. Malek, J. E. Appleby // Plant Disease. – V. 68. – 1984. – № 3. – P. 180–186.
29. Dwinell, L. D. First report of pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) in Mexico / L. D. Dwinell // Plant Disease. – V. 77. – 1993. – P. 846.
30. Bergdahl, D. R. Impact of pinewood nematode in North America: present and future / D. R. Bergdahl // J. Nematol. – V. 20. – 1988. – № 2. – P. 260–265.
31. Futai, K. Pine Wilt in Japan: From First Incidence to Present / K. Futai ; ed. by B. G. Zhao, J. R. Sutehrland, Y. Takeuchi // Pine Wilt Disease. – Tokyo : Springer, 2008. – P. 5–13.
32. Wang, H. Y. The biogeography and economic geography of the pine wood nematode in China / H. Y. Wang // Inter. Symposium on pine wilt disease. (Abst.) IUFRO 20–23 July, Nanjing Forestry University, China. – 2009. – P. 45–46.
33. Shin Sang-Chul. Pine wilt disease in Korea / Sang-Chul Shin // Pine wilt disease. – Tokyo: Springer. – 2008. – P. 26–32.
34. Mota, M. Pine wilt disease in Portugal / M. Mota, P. Vieira ; ed. by B. G. Zhao, J. R. Sutehrland, Y. Takeuchi // Pine Wilt Disease. – Tokyo : Springer, 2008. – P. 33–39.
35. First record of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe / M. M. Mota, H. Braasch, M. A. Bravo, A. C. Penas, W. Burgermeister, K. Metge & E. Sousa // Nematology. – 1999. – 1. – P. 727–734.
36. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal / E. Sousa, M. A. Bravo, J. Pires, P. Naves, A. C. Penas, L. Bonifacio, M. M. Mota // Nematology. – V. 3. – 2001. – № 1. – P. 89–91.
37. Detection of *Bursaphelenchus xylophilus*, Causal Agent of Pine Wilt Disease on *Pinus pinaster* in Northwestern Spain / A. Abelleira, A. Picoaga, J. P. Mansilla, O. Aguín // Plant Disease. – V. 95. – 2011. – № 6. – P. 776 (<http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-12-10-0902>).
38. Rodrigues, J. M. Portuguese national action plan for pinewood nematode control: strategy, action and results / J. M. Rodrigues, E. Sousa // Inter. Symposium on Pine Wilt Disease (IUFRO 20–23 July). – Nanjing Forestry University, China, 2009. – P. 23.
39. Framework for modeling economic impact of invasive species, applied to pine wood nematode in Europe / T. Soliman, M. C. M. Mourits, Wopke van der Werf, G. M. Hengeveld, C. Robinet, A. G. J. M. O. Lansink // Plos one. – V. 7. – 2012. – № 9.

40. Occurrence and distribution of the nematode *Bursaphelenchus mucronatus* in the Russian Far East / O. A. Kulinich, I. Kruglic, A. S. Eroshenko, N. V. Kolossova // Russ. J. Nematol. – V. 2. – 1994. – № 2. – P. 113–120.
41. Kulinich, O. A. Pathogenicity and possible adaptation of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in central European Russia / O. A. Kulinich, P.D. Orlinski // Protection of world forests from pests: advances in research, IUFRO World Series. Vienna, 2001. – V. 11. – P. 185–193.
42. Тара – объект возможного заноса карантинных организмов / О. А. Кулинич, У. Ш. Магомедов, Й. Паутапя, О. Хукка, Е. Н. Арбузова, Н. И. Козырева // Защита и карантин растений. – № 32. – 2013. – С. 37–40.
43. Effects of cavitation on the development of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus* / K. Kuroda, T. Yamata, K. Mimo, H. Tamura // Ann. Phytopathol. Soc. Jap. – V. 54. – 1988. – P. 606–615.
44. Myers, R. F. Cambium destruction in conifers caused by pinewood nematodes / R. F. Myers // Nematology. – V. 18. – 1986. – № 3. – P. 398–402.
45. Pathogenic roles the bacteria carried by *Bursaphelenchus mucronatus* / B. Zhao, F. Lin, D. Guo, R. Li, Sh. Li, O. Kulinich, A. Ryss // Nematology. – V. 41. – 2009. – № 1. – P. 11–16.
46. Composition of bacterial communities associated with a plant-parasitic nematode *Bursaphelenchus mucronatus* / X. Tian, X. Cheng, Z. Mao, G. Chen, J. Yang, B. Xie // Curr. Microbiol. – V. 62. – 2011. – P. 117–125.
47. Bacteria associated with the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* collected in Portugal / C.S.L. Vicente, F. Nascimento, M. Espada, M. Mota, S. Oliveira // Antonie van Leeuwenhoek. – 2011. – 100: 477–481. – DOI 10.1007/s10482-011-9602-1.
48. Заболевание «вилт хвойных пород» и возможные причины его проявления на территории России / Е. Н. Арбузова, О. А. Кулинич, С. В. Зиновьева, Е. С. Мазурин, А. Ю. Рысс, Н. И. Козырева // Известия РАН. Сер. биологическая, Микробиология. – 2016. – № 416. – С. 358–365.
49. Suppression of pine wilt disease by an antibacterial agent, oxolinic acid / Kwon Hyeok Ran, Gyung Ja Choi, Yong Ho Choi, Kyoung Soo Jang, Nack-Do Sung, Mun Seong Kang, Yilseong Moon, Seung Kyu Lee and Jin-Cheol Kim // Pest Manag. Sci. – V. 66. – № 6. – 2010. – P. 634–639.
50. Futai, K. Pathogenicity and attraction to host extracts of Canadian pinewood nematodes: studies with Scots pine, western larch, and black spruce seedlings / K. Futai, J. R. Sutherland // Canad. J. Forest Res. – V. 19. – 1989. – P. 1256–1261.
51. Panesar, T. S. Pathogenicity of Canadian isolates of the *Bursaphelenchus xylophilus* (pinewood nematode) to provenances of *Pinus sylvestris* and *Pinus contorta* as grown in Finland : A greenhouse study / T. S. Panesar, J. R. Sutherland // Scand. J. Forest Res. – V. 4. – 1989. – № 4. – P. 549–557.
52. Riga, E. Pathogenicity of pinewood nematode isolates and hybrids to Scots seedlings / E. Riga, J. R. Sutherland, J. M. Webster // Nematologica. – V. 37. – 1991. – P. 285–292.
53. Sutherland, J. R. Canadian conifers as hosts of the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*): Results of seedling inoculations / J. R. Sutherland, F. M. Ring, J. E. Seed // Scand. J. Forest Res. – V. 6. – 1991. – P. 209–216.
54. Phrame (Plant Health Risk And Monitoring Evaluation), QLK5-CT-2002-00672: Development of improved pest risk analysis techniques for quarantine pests, using pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Portugal as a model system : final report. – July 2007. – 246 p.
55. Braasch, H. Intra- and interspecific crossing experiments with a German and a Siberian isolate of *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) and related *Bursaphelenchus* species / H. Braasch // Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst. – Bd. 46. – 1994. – P. 276–281.
56. Mamiya, Y. Review on the pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* / Y. Mamiya // Proc. of Intern. Symp., Tokyo, 27–28 Oct., 1998: Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline. – Tokyo, 1999. – P. 57–64.
57. Kulinich, O. Pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* in Russia / O. Kulinich, B. Zhao, N. Kozyreva // Journal of Nanjing Forestry University. – V. 34. – 2010. – № 2. – P. 153–154.
58. Schauer-Blume, M. Preliminary investigations on pathogenicity of European *Bursaphelenchus* species in comparison to *Bursaphelenchus xylophilus* from Japan / M. Schauer-Blume // Rev. Nematol. – V. 13. – 1990. – № 2. – P. 191–195.

59. Eroshenko, A. S. Korean pine pathogenic nematodes in the Russia Far East South / A. S. Eroshenko, I. A. Kruglik // The cedar and deciduous forest of the Far East. Khabarovsk. – 1996. – P. 196–197.
60. Международные стандарты по фитосанитарным мерам МСФМ 15. Регулирование древесного упаковочного материала в международной торговле (2009 год), ФАО, 2014.
61. Releasing *Scleroderma guani* to control *Monochamus alternatus* in the pine forest of Fujian / Tang Chen Sheng, Wen Tong Kang, Nong Liang, Shui Qiang Chen, Jinshui Huang, Qingliang Chen, Jinwei Chen, Xi Yang, Xue You He // Inter. Symposium on pine wilt disease. (Abst.) IUFRO 20-23 July, 2009, Nanjing Forestry University, China. – 2009. – P. 68.
62. Preliminary studies on *Metarhizium anisopliae* and its carrier, *Scleroderma guani*, to control *Monochamus alternatus* / Xu Fu Yuan, Yong Sheng Pan, Yun Peng Liu, Zheng Min Han // Inter. Symposium on pine wilt disease. (Abst.) IUFRO 20-23 July, 2009, Nanjing Forestry University, China. – 2009. – P. 66.

References

1. Kiyohara, T. Inoculation experiments of a nematode, *Bursaphelenchus* sp., onto pine tree / T. Kiyohara, Y. Tokushige // J. Jpn. For. Soc. – V. 53. – 1971. – P. 210–218.
2. Mamiya, Y. The pine wood nematode / Y. Mamiya // Plant and insect nematodes. – 1984. – P. 589–627.
3. Nickle, W. R. A taxonomic review of the genera of the *Aphelenchoidea* (Fuchs, 1937) Thome, 1949 (Nematoda: Tylenchida) / W. R. Nickle // J. Nematol. – V. 2. – 1970. – P. 375–392.
4. On the taxonomy and morphology of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner, 1934; Nickle, 1970) / W. R. Nickle, A. M. Golden, Y. Mamiya, W. P. Wergin // Nematol. – V. 13. – 1981. – № 3. – P. 385–393.
5. Wingfield, M. J. Comparison of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* from pine and balsam fir / M. J. Wingfield, R. A. Blanchette, E. Kondo // Europ. J. Forest Pathol. – V. 13. – 1983. – P. 360–372.
6. Hoyer, U. Identification of *Bursaphelenchus* species (Nematoda: Aphelenchoididae) on the basis of amplified ribosomal DNA (ITS-RFLP) / U. Hoyer, W. Burgermeister, H. Braasch // Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst. – Bd. 50. – 1998. – P. 273–277.
7. Braasch, H. *Bursaphelenchus* species (Nematoda: Parasitaphelenchidae) found in coniferous trees in Germany and their ITS-RFLP patterns / H. Braasch, K. Metge, W. Burgermeister // Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst. – Bd. 51. – 1999. – P. 312–320.
8. ITS-RFLP analysis, an efficient tool for identification of *Bursaphelenchus* species / W. Burgermeister, H. Braasch, K. Metge, J. Gu, T. Schroder, E. Woldt // Nematology. – 11. – 2009. – P. 649–668.
9. EPPO Standards PM 7/4 (3). Diagnostic. *Bursaphelenchus xylophilus* // Bulletin OEPP/EPPO. – 43 (1). – 2013. – P. 105–118.
10. Braasch, H. *Bursaphelenchus mucronatus kolymensis* comb.n. – new definition of the «European type» of *B. mucronatus* / H. Braasch, J. Gu, W. Burgermeister // J. Nematode Morphol. Syst. – V. 14. – 2011. – № 2. – P. 77–90.
11. Records of *Bursaphelenchus* spp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia / H. Braasch, Ch. Tomiczek, K. Metge, U. Hoyer, W. Burgermeister, I. Wulfert, U. Schonfeld // Forest Pathol. – № 31. – 2001. – P. 129–140.
12. Mamiya, Y. The life history of the pinewood nematode *Bursaphelenchus lignicolus* / Y. Mamiya // Jap. J. Nematol. – № 5. – 1975. – P. 16–25.
13. Mamiya, Y. Fecundity and reproductive rate of *Bursaphelenchus lignicolus* / Y. Mamiya, M. Furukawa // Jap. J. Nematol. – 1977. – V. 7. – P. 6–9.
14. The pine wood nematode: a comparison of the situation in the United States and Japan / M. J. Wingfield, R. A. Blanchette, T. N. Nicholis, K. Robbins // Canad. J. Forest Res. – V. 12. – 1982. – N 1. – P. 71–75.

15. Wingfield, M. J. A comparison of the mycophagous and the phytophagous phases of the pine wood nematode / M. J. Wingfield // Pathogenicity of the Pine Wood Nematode Symposium Series. – St Paul : APS Press (The American Phytopathological Society), 1987. – P. 81-90.
16. Takeshita, K. Environmental analysis on pine damage in Western Japan / K. Takeshita, Y. Hagihara, S. Ogawa // Bull. Fukuoka Forest Exp. Station. – 1975. – N 24. – P. 1-15.
17. Fukuda, K. Electrical resistance of wood tissue and water relation parameters of leaves in «over-year wilt» of pines induced by pine wilt disease / K. Fukuda, K. Suzuki // Ann. Phytopath. Soc. Jap. – V. 54. – 1988. – P. 625-628.
18. Kulinich, O. A. On the possibility of establishment of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* in the countries of the former USSR and the potential threat for conifers of the area / O. A. Kulinich, N. V. Kolosova // Russ. J. Nematol. – V. 1. – N° 1. – 1995. – P. 35-48.
19. Linit, M. J. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system / M. J. Linit // J. Nematol. – V. 20. – 1988. – N° 2. – P. 227-235.
20. Linit, M. J. Transmission of pinewood nematode through feeding wounds of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) / M. J. Linit // J. Nematol. – V. 22. – 1990. – N° 2. – P. 231-236.
21. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal / E. Sousa, M. A. Bravo, J. Pires, P. Naves, A. C. Penas, L. Bonifácio, M. M. Mota // Nematology. – V. 3. – 2001. – N° 1. – P. 89-91.
22. Preliminary survey for insects associated with *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal / E. Sousa, P. Naves, L. Bonifácio, M. A. Bravo, A. C. Penas, M. Serrao // OEPP/EPPO. Bulletin. – 2002. – N° 32. – P. 499-502.
23. Pine wilt Disease: A worldwide Threat to Forest Ecosystems, Portugal / M. Mota, P. Vieira, Eds. // Springer. – 2008. – P. 405.
24. Futai, K. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / K. Futai // Annu. Rev. Phytopathol. – V. 51. – 2013. – P. 61-83.
25. Interspecific communication between pinewood nematode, its insect vector, and associated microbes / L. Zhao, M. Mota, P. Viera, R. Bucher, J. Sun // Trends in Parasitology. TREPAR-1286. – 2014. – P. 1-10.
26. Akbulut, S. Insect vectors of the pinewood nematode: a review of the biology and ecology of *Monochamus species* / S. Akbulut, W.T. Stamps // For. Pathol. – V. 42 – 2011. – P. 89-99.
27. Sutherland, J.R. A brief overview of the pine wood nematode and pine wilt disease in Canada and the United States / J. R. Sutherland : ed. by Zhao B.G., Futai K., Sutehrland J. R., Takeuchi Y. [eds.] // Pine Wilt Disease. – Tokyo :Springer, 2008. – P. 13-25.
28. Malek, R. B. Epidemiology of pine wilt in Illinois / R. B. Malek, J. E. Appleby // Plant Disease. – V. 68. – 1984. – N° 3. – P. 180-186.
29. Dwinell, L. D. First report of pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) in Mexico / L. D. Dwinell // Plant Disease. – V. 77. – 1993. – P. 846.
30. Bergdahl, D. R. Impact of pinewood nematode in North America: present and future / D. R. Bergdahl // J. Nematol. – V. 20. – 1988. – N° 2. – P. 260-265.
31. Futai, K. Pine Wilt in Japan: From First Incidence to Present / K. Futai ; ed. by B. G. Zhao, J. R. Sutehrland, Y. Takeuchi // Pine Wilt Disease. – Tokyo : Springer, 2008. – P. 5-13.
32. Wang, H. Y. The biogeography and economic geography of the pine wood nematode in China / H. Y. Wang // Inter. Symposium on pine wilt disease. (Abst.) IUFRO 20-23 July, Nanjing Forestry University, China. – 2009. – P. 45-46.
33. Shin Sang-Chul. Pine wilt disease in Korea / Sang-Chul Shin // Pine wilt disease. – Tokyo : Springer, 2008. – P. 26-32.
34. Mota, M. Pine wilt disease in Portugal / M. Mota, P. Vieira ; ed. by B. G. Zhao, J. R. Sutehrland, Y. Takeuchi // Pine Wilt Disease. – Tokyo : Springer, 2008. – P. 33-39.
35. First record of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe / M. M. Mota, H. Braasch, M. A. Bravo, A. C. Penas, W. Burgermeister, K. Metge & E. Sousa // Nematology. – 1999. – 1. – P. 727-734.

36. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal / E. Sousa, M. A. Bravo, J. Pires, P. Naves, A. C. Penas, L. Bonifacio, M. M. Mota // *Nematology*. – V. 3. – 2001. – № 1. – P. 89–91.
37. Detection of *Bursaphelenchus xylophilus*, Causal Agent of Pine Wilt Disease on *Pinus pinaster* in Northwestern Spain / A. Abelleira, A. Picoaga, J. P. Mansilla, O. Aguin // *Plant Disease*. – V. 95. – 2011. – № 6. – P. 776 (<http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-12-10-0902>).
38. Rodrigues, J. M. Portuguese national action plan for pinewood nematode control: strategy, action and results / J. M. Rodrigues, E. Sousa // *Inter. Symposium on Pine Wilt Disease (IUFRO 20–23 July)*. – Nanjing Forestry University, China, 2009. – P. 23.
39. Framework for modeling economic impact of invasive species, applied to pine wood nematode in Europe / T. Soliman, M. C. M. Mourits, Wopke van der Werf, G. M. Hengeveld, C. Robinet, A. G. J. M. O. Lansink // *Plos one*. – V. 7. – 2012. – № 9.
40. Occurrence and distribution of the nematode *Bursaphelenchus mucronatus* in the Russian Far East / O. A. Kulinich, I. Kruglic, A. S. Eroshenko, N. V. Kolossova // *Russ. J. Nematol.* – V. 2. – 1994. – № 2. – P. 113–120.
41. Kulinich, O. A. Pathogenicity and possible adaptation of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in central European Russia / O. A. Kulinich, P.D. Orlinski // *Protection of world forests from pests: advances in research, IUFRO World Series*. – Vienna, 2001. – V. 11. – P. 185–193.
42. Tara – ob'ekt vozmozhnogo zanosu karantinnykh organizmov / O. A. Kulinich, U. Sh. Magomedov, J. Rautapyya, O. Hukka, E. N. Arbuzova, N. I. Kozyreva // *Zashchita i karantin rastenij*. – № 32. – 2013. – C. 37–40.
43. Effects of cavitation on the development of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus* / K. Kuroda, T. Yamata, K. Momo, H. Tamura // *Ann. Phytopathol. Soc. Jap.* – V. 54. – 1988. – P. 606–615.
44. Myers, R. F. Cambium destruction in conifers caused by pinewood nematodes / R. F. Myers // *Nematology*. – V. 18. – 1986. – № 3. – P. 398–402.
45. Pathogenic roles the bacteria carried by *Bursaphelenchus mucronatus* / B. Zhao, F. Lin, D. Guo, R. Li, Sh. Li, O. Kulinich, A. Ryss // *Nematology*. – V. 41. – 2009. – № 1. – P. 11–16.
46. Composition of bacterial communities associated with a plant-parasitic nematode *Bursaphelenchus mucronatus* / X. Tian, X. Cheng, Z. Mao, G. Chen, J. Yang, B. Xie // *Curr. Microbiol.* – V. 62. – 2011. – P. 117–125.
47. Bacteria associated with the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* collected in Portugal / C.S.L. Vicente, F. Nascimento, M. Espada, M. Mota, S. Oliveira // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2011. – 100: 477–481. – DOI 10.1007/s10482-011-9602-1
48. Zabolevanie «vilt hvoynnykh porod» i vozmozhnye prichiny ego proyavleniya na territorii Rossii / E. N. Arbuzova, O. A. Kulinich, S. V. Zinov'eva, E. S. Mazurin, A. YU. Ryss, N. I. Kozyreva // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya, Mikrobiologiya*, 2016. – № 416. – S. 358–365.
49. Suppression of pine wilt disease by an antibacterial agent, oxolinic acid / Kwon Hyeok Ran, Gyung Ja Choi, Yong Ho Choi, Kyoung Soo Jang, Nack-Do Sung, Mun Seong Kang, Yilseong Moon, Seung Kyu Lee and Jin-Cheol Kim // *Pest Manag. Sci.* – V. 66. – № 6. – 2010. – P. 634–639.
50. Futai, K. Pathogenicity and attraction to host extracts of Canadian pinewood nematodes: studies with Scots pine, western larch, and black spruce seedlings / K. Futai, J. R. Sutherland // *Canad. J. Forest Res.* – V. 19. – 1989. – P. 1256–1261.
51. Panesar, T.S. Pathogenicity of Canadian isolates of the *Bursaphelenchus xylophilus* (pinewood nematode) to provenances of *Pinus sylvestris* and *Pinus contorta* as grown in Finland : A greenhouse study / T. S. Panesar, J. R. Sutherland // *Scand. J. Forest Res.* – V. 4. – 1989. – № 4. – P. 549–557.
52. Riga, E. Pathogenicity of pinewood nematode isolates and hybrids to Scots seedlings / E. Riga, J. R. Sutherland, J. M. Webster // *Nematologica*. – V. 37. – 1991. – P. 285–292.
53. Sutherland, J. R. Canadian conifers as hosts of the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*): Results of seedling inoculations / J. R. Sutherland, F. M. Ring, J. E. Seed // *Scand. J. Forest Res.* – V. 6. – 1991. – P. 209–216.

54. PHRAME (Plant Health Risk And Monitoring Evaluation), QLK5-CT-2002-00672: Development of improved pest risk analysis techniques for quarantine pests, using pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Portugal as a model system // FINAL REPORT. – JULY 2007. – P. 246.
55. Braasch, H. Intra – and interspecific crossing experiments with a German and a Siberian isolate of *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) and related *Bursaphelenchus* species / H. Braasch // Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst. – Bd. 46. – 1994. – P. 276–281.
56. Mamiya, Y. Review on the pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* / Y. Mamiya // Proc. of Intern. Symp., Tokyo, 27-28 Oct., 1998: Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline. – Tokyo, 1999. – P. 57–64.
57. Kulinich, O. Pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* in Russia / O. Kulinich, B. Zhao, N. Kozyreva // Journal of Nanjing Forestry University. – V. 34. – 2010. – № 2. – P. 153–154.
58. Schauer-Blume, M. Preliminary investigations on pathogenicity of European *Bursaphelenchus* species in comparison to *Bursaphelenchus xylophilus* from Japan / M. Schauer-Blume // Rev. Nematol. – V. 13. – 1990. – № 2. – P. 191–195.
59. Eroshenko, A. S. Korean pine pathogenic nematodes in the Russia Far East South / A. S. Eroshenko, I. A. Kruglik // The cedar and deciduous forest of the Far East. Khabarovsk. – 1996. – P. 196–197.
60. Mezhdunarodnye standarty po fitosanitarnym meram MSFM 15. Regulirovanie drevesnogo upakovochnogo materiala v mezhdunarodnoj trgovle (2009 god), FAO, 2014.
61. Releasing *Scleroderma guani* to control *Monochamus alternatus* in the pine forest of Fujian / Tang Chen Sheng, Wen Tong Kang, Nong Liang, Shui Qiang Chen, Jinshui Huang, Qingliang Chen, Jinwei Chen, Xi Yang, Xue You He // Inter. Symposium on pine wilt disease. (Abst.) IUFRO 20–23 July, 2009, Nanjing Forestry University, China. – 2009. – P. 68.
62. Preliminary studies on *Metarhizium anisopliae* and its carrier, *Scleroderma guani*, to control *Monochamus alternates* / Xu Fu Yuan, Yong Sheng Pan, Yun Peng Liu, Zheng Min Han // Inter. Symposium on pine wilt disease. (Abst.) IUFRO 20–23 July, 2009, Nanjing Forestry University, China. – 2009. – P. 66.

The Pine Wood Nematode as a Threat to Conifer Forests in Russia

O. Kulinich – Russian Plant Quarantine Centre, Head of the Department of Forest Quarantine, Doctor of Biological Sciences,

Bykovo, Moscow Region, Russian Federation, okulinich@mail.ru

N. Kozyreva – Center of Parasitology, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Researcher, Moscow, Russian Federation

E. Arbuzova – Russian Plant Quarantine Centre, Senior researcher, Department of Forest Quarantine, Bykovo, Moscow Region, Russian Federation, pazhitnovaeeee@mail.ru

Keywords: pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, pine wilt disease, biology, pathogenicity, spreading, control, review.

The following article is a short review of biology, harmfulness, control measures and possible pathways of the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*, one of the most harmful pathogens of conifer forests. The species is included to the list of quarantine pests in many countries, including the Russian Federation. The pathogen has been introduced from the North America to Asia and is currently widespread in Japan, China, and South Korea. In 1999 the nematode was detected in Portugal having been introduced by means of wood packaging material from China. The life cycle of the species is closely connected to the sawyers of *Monochamus* spp., native vector of conifer forests, who transmit the nematodes from infected to healthy trees. When a tree is infected by nematodes, transmitted by a vector, the tree dies back eventually by the end of summer in a favorable environment. The PRA showed that the territory of the Russian Federation is favorable for the adaptation of the pine wood nematode. In case of pest introduction and spread in the Russian Federation, the estimated annual damage may amount from 47 to 112 billion rubles.