

Научная статья
УДК 632.4+632.7:57.022
EDN OPLDTB
DOI 10.24419/LNI.2304-083.2026.1.08

Трансмиссия фитопатогенных грибов сосновыми лубоедами

Виктория Витальевна Филиппова¹

Дмитрий Александрович Шабунин²
кандидат биологических наук

Мария Борисовна Мартирова³

Никита Андреевич Мамаев⁴

Борис Георгиевич Поповичев⁵
кандидат биологических наук

Андрей Витимович Селиховкин⁶
доктор биологических наук

Аннотация. В условиях Северо-Запада Российской Федерации проведены исследования с целью уточнения состава микобиоты, переносимой сосновыми лубоедами на разных стадиях их жизненного цикла, и анализа возможных ассоциативных связей фитопатогенных грибов с сосновыми лубоедами. В северной части Карелии и Ленинградской обл. летом и в начале осени 2024 г. с помощью стерильного пинцета собраны жуки и личинки *Tomicus piniperda* и *T. minor* на разных стадиях жизненного цикла: родительское поколение из ходов, молодые жуки во время дополнительного питания на побегах сосны. Каждого жука сразу помещали в стерильную пробирку, а затем в лаборатории – в чашку Петри на питательную среду. Состав среды: микробиологический агар-агар, морковный экстракт, вода и сахароза. Из состава микобиоты этих жуков выделены чистые культуры и проведена идентификация видов. Установлено, что почти все жуки сосновых лубоедов (96%) во время дополнительного питания переносят широко распространённый фитопатогенный грибок *Sydowia polyspora*, вызывающий склероморфоз сосны. На жуках, взятых из ходов, этот грибок присутствует только в 20% случаев. В аналогичном эксперименте других авторов на территории Испании встречаемость *S. polyspora* в 2 раза ниже. Представители *Ophiostoma* spp. встречаются с разной частотой как на жуках родительского, так и молодого поколения во всех вариантах сборов (30 и 22% случаев соответственно). Средняя частота встречаемости составляет 26%, что соответствует данным других авторов. Сделан вывод, что между *Sydowia polyspora* и сосновыми лубоедами существует ассоциативная связь, а перенос *Ophiostoma* spp. в значительной степени случаен.

Ключевые слова: сосна, *Tomicus piniperda*, *Tomicus minor*, *Ophiostoma* spp., *Sydowia polyspora*, Ленинградская область, Карелия.

Для цитирования: Филиппова В.В., Шабунин Д.А., Мартирова М.Б., Мамаев Н.А., Поповичев Б.Г., Селиховкин А.В. Трансмиссия фитопатогенных грибов сосновыми лубоедами. – Текст : электронный // Лесохозяйственная информация. 2026. № 1. С. 82–91. DOI 10.24419/LNI.2304-3083.2026.1.08. <https://elibrary.ru/opldtb>.

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, аспирант кафедры защиты леса, лесоведения и охотоведения (Санкт-Петербург, Российская Федерация), vika.may17@mail.ru

² Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, доцент кафедры защиты леса, лесоведения и охотоведения (Санкт-Петербург, Российская Федерация), ds1512@mail.ru

³ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, ассистент кафедры защиты леса, лесоведения и охотоведения (Санкт-Петербург, Российская Федерация), masha2340350@yandex.ru

⁴ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, ассистент кафедры защиты леса, лесоведения и охотоведения (Санкт-Петербург, Российская Федерация), mamaevld@bk.ru

⁵ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, доцент кафедры защиты леса, лесоведения и охотоведения (Санкт-Петербург, Российская Федерация), b.g.popovichev@yandex.ru

⁶ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, профессор кафедры защиты леса, лесоведения и охотоведения (Санкт-Петербург, Российская Федерация), a.selikhovkin@mail.ru

Original article

EDN OPLDTB

DOI 10.24419/LHI.2304-083.2026.1.08

Transmission of Phytopathogenic Fungi by Pine Beetles

Victoria V. Filippova¹

Dmitry A. Shabunin²

Candidate of Biological Sciences

Maria B. Martirova³

Nikita A. Mamaev⁴

Boris G. Popovichev⁵

Candidate of Biological Sciences

Andrey V. Selikhovkin⁶

Doctor of Biological Sciences

Abstract. In the conditions of the North-West of the Russian Federation, studies have been conducted to clarify the composition of mycobiota carried by pine bark beetles at different stages of their life cycle, and to analyze possible associative relationships between phytopathogenic fungi and pine bark beetles. In north Karelia and the Leningrad region, in the summer and early autumn of 2024, beetles and larvae of *Tomicus piniperda* and *T. minor* were collected using sterile tweezers at different stages of the life cycle: the parental generation from the passages, young beetles during additional nutrition in pine shoots. Each beetle was immediately placed individually in sterile test tubes and then placed in Petri dishes on a nutrient medium in the laboratory. The medium consisted of microbiological agar-agar, carrot extract, water, and sucrose. The material was collected in northern Karelia and the Leningrad Region. Pure cultures were isolated from the mycobiota of these beetles, and species were identified. It was found that almost all pine beetles (96%), during supplementary feeding, transmit the widespread phytopathogenic fungus *Sydowia polyspora*, which causes pine scleromorphosis. This fungus was present on beetles collected from tunnels in only 20% of cases. In a similar experiment conducted by other authors in Spain, the occurrence of *S. polyspora* was two times lower. *Ophiostoma* spp. were found with varying frequencies on both parent and juvenile beetles in all sampling variants (30% and 22% of cases, respectively). The average frequency of occurrence is 26%, which is consistent with data from other authors. It is concluded that there is an associative relationship between *Sydowia polyspora* and pine beetles. The transfer of *Ophiostoma* spp. is largely random.

Key words: Pine, *Tomicus piniperda*, *Tomicus minor*, *Ophiostoma* spp., *Sydowia polyspora*, Leningrad region, Karelia

For citation: Filippova V., Shabunin D., Martirova M., Mamaev N., Popovichev B., Selikhovkin A. Transmission of Phytopathogenic Fungi by Pine Beetles. – Text : electronic // Forestry Information. 2026. № 1. P. 82–91. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2026.1.08. <https://elibrary.ru/opltdb>.

¹ S.M. Kirov St. Petersburg State Forestry University, Postgraduate Student of the Department of Forest Protection, Wood Science and Hunting (Saint Petersburg, Russian Federation), vika.may17@mail.ru

² S.M. Kirov St. Petersburg State Forestry University, Associate Professor of the Department of Forest Protection, Wood Science and Hunting (Saint Petersburg, Russian Federation), ds1512@mail.ru

³ S.M. Kirov St. Petersburg State Forestry University, Assistant of the Department of Forest Protection, Wood Science and Hunting (Saint Petersburg, Russian Federation), masha2340350@yandex.ru

⁴ S.M. Kirov St. Petersburg State Forestry University, Assistant of the Department of Forest Protection, Wood Science and Hunting (Saint Petersburg, Russian Federation), mamaevld@bk.ru

⁵ S.M. Kirov St. Petersburg State Forestry University, Associate Professor of the Department of Forest Protection, Wood Science and Hunting (Saint Petersburg, Russian Federation), b.g.popovichev@yandex.ru

⁶ S.M. Kirov St. Petersburg State Forestry University, Professor of the Department of Forest Protection, Wood Science and Hunting (Saint Petersburg, Russian Federation), a.selikhovkin@mail.ru

Введение

Лесные экосистемы характеризуются высокой частотой встречаемости эктосимбиотических грибов, ассоциированных с насекомыми. При этом насекомые выступают в роли переносчиков грибов, обеспечивая им доступ к новым питательным субстратам. Взаимовыгодное сосуществование проявляется в том, что некоторые грибы, транспортируемые насекомыми, содействуют их дальнейшему развитию и распространению [1, 2]. В частности, мицелий этих грибов служит источником питания для некоторых видов короедов. Трансмиссивные грибы могут нейтрализовать токсичные соединения, вырабатываемые деревом-хозяином, а также обеспечить защиту насекомых от патогенных микроорганизмов. Кроме того, существует вероятность, что они способствуют формированию оптимальных микроклиматических условий [3–6]. Некоторые летучие вещества, выделяемые трансмиссивными грибами, могут выполнять функцию семиохимиков, привлекая или отпугивая насекомых [7, 8].

Взаимодействие насекомых, особенно короедов, и фитопатогенных грибов представляет собой один из важнейших факторов ослабления и гибели хвойных и лиственных насаждений. Хорошо известна связь между вязовыми заболонниками и возбудителем усыхания вязов грибом *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier. Эти исследования начали проводить в первой половине XX в., но они не утратили актуальность и в наши дни [9–14]. Наиболее изученный в отношении ассоциативных связей с микобиотой короед-типограф (*Ips typographus* L.) переносит широкий спектр разнообразных видов грибов, включая ряд фитопатогенных, таких как *Endoconidiophora polonica* (Siemaszko) Z.W. de Beer, T.A. Duong & M.J. Wingf., *Ophiostoma bicolor* R.W. Davidson & D.E. Wells, *Pesotum piceae* J.L. Crane & Schokn. (син. *O. piceae*), *O. clavatum* Math.-Käärik, *Leptographium europioides* (E.F. Wright & Cain) M. Procter & Z.W. de Beer (син. *Grosmania europioides*), *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Irpex lacteus* (Fr.) Fr. и ряд других видов [15–18].

Данные о взаимодействии сосновых лубоедов *Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758) и *T. minor* (Hartig, 1834) с микобиотой представлены в значительно меньшем объеме. Известно, что эти жуки переносят различные виды грибов, включая весьма опасные для сосны, например, *Leptographium wingfieldii* M. Morelet и *Ophiostoma minus* (Hedgc.) Syd. & P. Syd. [5, 19–24]. Во флоэме и заболони из ходов этих насекомых присутствует множество представителей грибов разных систематических групп. Среди 67 выявленных видов на образцах, взятых в районе Познани (Польша), было немало плесневых (в основном виды *Penicillium*, *Trichoderma* и *Mucor*) и офиостомовых. Среди офиостомовых грибов преобладали *Ophiostoma minus* и *O. piceae* (32,4 и 11,5% соответственно). Встречались также *Leptographium lundbergii* Lagerb. & Melin, *L. procerum* (W.B. Kendr.) M.J. Wingf., *L. wingfieldii*, *Graphium ruscnocephalum* Grosmann и *Graphium* sp. Наибольшей фитопатогенной активностью обладали *Leptographium wingfieldii* и *O. minus* [21]. В центральной Сибири на сосне обыкновенной в ходах короедов, включая *T. piniperda*, были обнаружены *Ceratocystis montium* (Rumbold) J. Hunt (син. *Ophiostoma ips*), *O. minus* и *O. piliferum* (Fr.) Syd. & P. Syd. [24].

В ранее проведенном исследовании в Толмачевском лесничестве Лужского лесхоза (в настоящее время – Толмачевском участковом лесничестве Лужского лесничества) и в Сосновоборском лесничестве Ломоносовского лесхоза (в настоящее время – Сосновоборском участковом лесничестве Ломоносовского лесничества) Ленинградской обл. было выявлено, что в 74% случаев офиостомовые грибы концентрируются на абдомене и крыльях жуков *Tomicus piniperda*, тогда как другие группы грибов (четыре вида плесневых грибов из родов *Penicillium* и *Mucor*, дрожжевые грибы и *Micelium sterillis*) примерно с одинаковой частотой встречаются на всех отделах тела насекомых – голове, груди и абдомене [25]. На сосновых лубоедах *T. piniperda*, собранных на Карельском перешейке из ходов, было выявлено три вида офиостомовых грибов, а на молодых жуках, проходивших дополнительное

питание на побегах перед уходом в диапаузу, – только один вид *Ophiostoma* sp. [26].

Цель исследования – уточнение состава микобиоты, переносимой сосновыми лубоедами на разных стадиях их жизненного цикла, и анализ возможных ассоциативных связей фитопатогенных грибов и сосновых лубоедов в условиях Северо-Запада Российской Федерации.

Объект и методика исследований

В северной части Карелии и Ленинградской обл. летом и в начале осени 2024 г. нами были собраны жуки и личинки сосновых лубоедов. В июне проведён сбор личинок и жуков большого соснового лубоеда (*Tomicus piniperda*) родительского поколения из маточных ходов, а в июле–сентябре – молодых жуков во время дополнительного питания на побегах сосны (табл. 1). Идентификацию видовой принадлежности молодого поколения при дополнительном питании не проводили, и в сборах присутствовали жуки обоих видов – как *Tomicus piniperda*, так и *T. minor*.

Жуков собирали стерильным пинцетом. Каждого жука помещали в стерильную пробирку, а затем в лаборатории – на питательную среду в чашку Петри. Состав морковной питательной среды: морковный экстракт (100 г измельченной моркови на 1 л воды: кипятить 20 мин, затем отфильтровать), сахара 2%, агар-агар микробиологический 2%.

Чашки Петри запечатывали пищевой плёнкой и оставляли на инкубационный период при комнатной температуре со слабым рассеянным естественным освещением. Чашки еженедельно осматривали. После начала роста колоний с помощью точечных пересевов выделяли чистые культуры грибов. Первоначальную идентификацию полученных культур проводили по морфологическим признакам, включая характер мицелия (рис. 1) и плодовых тел, их окраску, размеры, форму и т.п. Из полученных культур экстрагировали ДНК. С помощью праймеров ITS-1F [27] и ITS-4 [28] амплифицировали, а затем секвенировали ITS-регион. Точную видовую принадлежность устанавливали молекулярно-генетическим методом с помощью алгоритма и Basic Local Alignment Search Tool



Рис. 1. *Sydowia polyspora* (BREF. & TAVEL) E. MüLL, мицелий (фото В.В. Филипповой, 2025 г.)

ТАБЛИЦА 1. СБОРЫ ЖУКОВ СОСНОВЫХ ЛУБОЕДОВ *Tomicus piniperda* и *T. minor* НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

№ ПАРТИИ	МЕСТО СБОРА	ДАТА СБОРА	СТАДИЯ РАЗВИТИЯ	ВСЕГО ЖУКОВ, ЭКЗ.
1	Карелия, Кемский район	27.06.2024	Родительское поколение: жуки из маточных ходов	9
2	Ленинградская обл., Лодейнопольский район	24.06.2024	Родительское поколение: жуки (3 экз.) и личинки (8 экз.) из маточных ходов	11
3	Ленинградская обл., Карельский перешеек	14.07.2024	Молодое поколение из побегов во время дополнительного питания	12
4		26.08.2024.		4
5		12.08.2024		5
6		07.09.2024		3
7		11.09.2024		3

(BLASTn) на сайте Национального центра биотехнологической информации (The National Center for Biotechnology Information, NCBI).

Результаты

Из состава микобиоты на жуках выделено несколько видов сумчатых грибов, в том числе *Sydowia polyspora* (Bref. & Tavel) E. Müll (*Dothideomycetes: Dothioraceae*) и *Ophiostoma minus* (Hedgc.) Syd. & P. Syd. (*Sordariomycetes: Ophiostomataceae*), а также плесневый гриб *Aspergillus niger* Tiegh. и убиквист *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. Видовая принадлежность этих грибов была подтверждена молекулярно-генетическими методом.

По данным морфологического анализа плодовых тел, кроме *Ophiostoma minus* были обнаружены и другие виды из этого рода, для которых видовая идентификация по ITS-региону не дала результата.

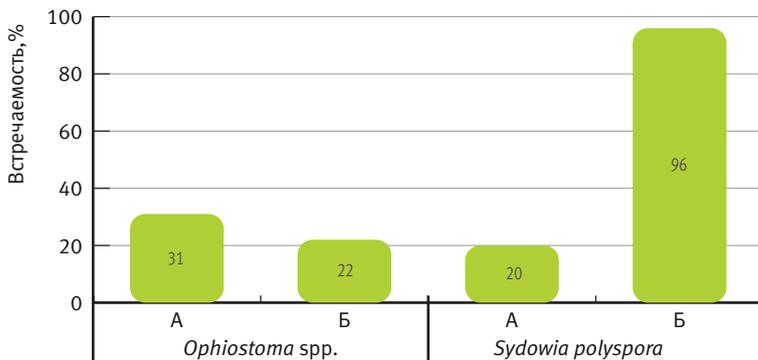


Рис. 2. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ *Sydowia polyspora* и *Ophiostoma spp.* НА ЖУКАХ РОДИТЕЛЬСКОГО (А) И МОЛОДОГО ПОКОЛЕНИЯ (Б)

Офиостомовые грибы (*Ophiostoma spp.*) встречаются с разной частотой, как на жуках родительского, так и молодого поколения во всех вариантах сборов (31 и 22% случаев соответственно). Средняя частота встречаемости – 26%. Патоген *Sydowia polyspora* обнаружен практически на всех жуках молодого поколения и только в 20% случаев на жуках родительского поколения (табл. 2, рис. 2).

Обсуждение

Почти все жуки сосновых лубоедов во время дополнительного питания переносят широко распространённый фитопатогенный гриб *Sydowia polyspora*, вызывающий склероморфоз сосны [29]. По результатам предыдущих исследований в Ленинградской обл. можно предположить, что этот гриб, возможно, присутствовал на жуках, но его видовая принадлежность не была установлена [25].

При анализе микобиоты маточных ходов большого соснового лубоеда (*T. piniperda*) [22, 23] и малого соснового лубоеда (*T. minor*) в Польше [23] *S. polyspora* не отмечена. Однако в Испании *S. polyspora* доминировала в микобиоте, собранной с жуков, проходящих дополнительное питание на побегах [30]. То, что этот гриб в нашем эксперименте присутствует далеко не на всех жуках родительского поколения и, по-видимому, не во всех маточных ходах короедов свидетельствует о том, что лубоеды получают споры или мицелий

ТАБЛИЦА 2. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ *Sydowia polyspora* и *Ophiostoma spp.* В ПАРТИЯХ ЖУКОВ

№ ПАРТИИ	Кол-во жуков, экз.	<i>SYDOWIA POLYSPORA</i>		<i>OPHIOSTOMA SPP.</i>	
		ЭКЗ.	%	ЭКЗ.	%
Ленинградская обл., Лодейнопольский район, из маточных ходов					
1	11	2	18	2	18
Карелия, Кемский район, из маточных ходов					
2	9	2	22	4	44
Ленинградская обл., Карельский перешеек					
3–7	27	26	96	6	22
Всего	47	30	64	12	26

S. polyspora из окружающей среды. Однако неясно, при соприкосновении с каким субстратом это может происходить.

Частота встречаемости грибов *Ophiostoma* spp. коррелирует с результатами других исследований. Во всех случаях отдельные виды рода *Ophiostoma* встречаются на порядок реже, чем *S. polyspora* [19–23].

Вывод

Перенос грибов *Ophiostoma* spp. сосновыми лубоедами, в отличие от трансмиссии *S. polyspora*, по-видимому, случаен. Возможно, что в случае переноса *S. polyspora* этими лубоедами имеет место сильная ассоциативная связь, характерная для сосняков Ленинградской обл.

Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ №24–16–00092 «Взаимосвязи насекомых-вредителей и патогенных организмов и ответные реакции древесных растений северо-запада европейской части России: мониторинг и методы контроля плотности популяций вредителей и патогенов».

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Niche construction initiates the evolution of mutualistic interactions / C.C. Buser, R.D. Newcomb, A.C. Gaskett, and M.R. Goddard // *Ecology Letters*. – 2014. – № 17. – P. 1257–1264. doi: 10.1111/ele.12331.
2. Biedermann, P.H. Ecology and evolution of insect – fungus mutualisms / P.H.W. Biedermann, and F.E. Vega // *Annual Review Entomology*. – 2020. – № 65. – P. 431–455. doi: 10.1146/ANNUREV-ENTO-011019-024910.
3. Douglas, A.E. The microbial dimension in insect nutritional ecology / A.E. Douglas // *Functional Ecology*. – 2009. – № 23. – P. 38–47. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01442.x
4. Oliver, K.M. Defensive symbiosis in the real world-advancing ecological studies of heritable, protective bacteria in aphids and beyond / K.M. Oliver, A.H. Smith, and J.A. Russell // *Functional Ecology*. – 2014. – № 28 (2). – P. 341–355. doi: 10.1111/1365-2435.12133.
5. Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / ed.: Fernando E. Vega, Richard W Hofstetter. – San Diego, USA : Elsevier Academic Press, 2015. – 640 p.
6. Nutrient-poor breeding substrates of ambrosia beetles are enriched with biologically important elements / M. Lehenberger, N. Foh, A. Göttlein, D. Six, and P.H.W. Biedermann [et al.] // *Front. Microbiol.* – 2021. – 12: 927. DOI:10.3389/fmicb.2021.664542.
7. Bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes / D. Kandasamy, R. Zaman, Y. Nakamura, T. Zhao, H. Hartmann [et al.] // *bioRxiv* [Preprint]. – 2021. doi: 10.1101/2021.07.03.450988.
8. Chemical interactions under the bark: bark-, ambrosia- and wood-boring beetles and their microbial associates. – Текст : электронный / Т.-М. Koski, B. Zhang, J.D. Wickham, K.E. Bushley, R.A. Blanchette, L. Kang, J. Sun // *Rev Environ Sci Biotechnol.* – 2024. – V. 23. – P. 923–948. DOI:10.1007/s11157-024-09709-z. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1007/s11157-024-09709-z>.
9. Калько, Г.В. Голландская болезнь язвов в Санкт-Петербурге / Г.В. Калько // *Микология и фитопатология*. – 2008. – Т. 42. – № 6. – С. 564–571.
10. Колганихина, Г.Б. К изучению проблемы усыхания язвов в Москве и Подмоскowie / Г.Б. Колганихина, В.В. Синькевич // *Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства*. – 2021. – № 3. – С. 67–85. DOI: 10.21178/2079–6080.2021.3.67.
11. Bark beetles and other possible insect vectors of the Dutch elm disease *Ceratostomella ulmi* (Schwarz) Buisman / C.W. Collins, W.D. Buchanan, R.R. Whitten, and C.H. Hoffman // *J. Econ. Entomol.* – 1936. – № 29. – P. 169–176.
12. Transmission of the Dutch elm disease pathogen by *Scolytus multistriatus* and the development of infection / K.G. Parker, P.A. Readio, L.J. Tayler, D.L. Collins // *Phytopathology*. – 1941. – № 31. – P. 657–663.
13. The extensive damages of elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in north-western Russia / L. Jürisoo, A.V. Selikhovkin, A. Padari, S.V. Shevchenko, L.N. Shcherbakova, B.G. Popovichev, R. Drenkhan // *Urban Forestry & Urban Greening*. – 2021. – 63 (9128): 127214. DOI:10.1016/j.ufug.2021.12721.
14. Fungal Assemblages in Northern Elms – Impacts of Host Identity and Health, Growth Environment, and Presence of Dutch Elm Disease. – Текст : электронный / L. Jürisoo, A. Agan, L. Tedersoo, J. Witzel, A. Selikhovkin, R. Drenkhan // *Microbial Ecology*. – 2025. – V. 88(1): 82. – P. 1-13. doi: 10.1007/s00248-025-02585-2. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1007/s00248-025-02585-2>.
15. Романенко, М.О. Микобиота короедов рода *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Iprini) и ее хозяйственное значение / М.О. Романенко, Дж.А. Угву, Л.О. Иващенко // *Энтомологическое обозрение*. – 2021. – Т. 100. – № 4. – С. 797–813. DOI:10.31857/S0367144521040067.
16. Леднев, М.В. Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips typographus*) в Ленинградской области / М.В. Леднев, И.А. Левченко, Г.Р. Казарцев // *Микология и фитопатология*. – 2019. – Т. 53. – № 2. – С. 80–89. DOI: 10.1134/S0026364819020065.

17. The bark-beetle-associated fungus, *Endoconidiophora polonica*, utilizes the phenolic defense compounds of its host as a carbon source / N. Wadke, D. Kandasamy, H. Vogel, L. Lah, B. Wingfield, C. Paetz, L. Wright, J. Gershenson, A. Hammerbacher // *Plant Physiology*. – 2016. – V. 171. – Iss. 2. – P. 914–931. DOI: 10.1104/pp.15.01916.
18. Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior / T. Zhao, D. Kandasamy, P. Krokene, J. Chen, J. Gershenson, A. Hammerbacher // *Fungal Ecology*. – 2018. – V. 38. – P. 1-9. DOI: 10.1016/j.funeco.2018.06.003
19. Solheim, H. Effects of growth and virulence of associated blue-stain fungi on host colonization behaviour of the pine shoot beetles *Tomicus minor* and *T. piniperda* / H. Solheim, P. Krokene, B. Langstrom // *Plant Pathology*. – 2001. – V. 50. – Iss. 1. – P. 111–116. DOI:10.1046/j.1365-3059.2001.00541.x
20. Lieutier, F. The Genus *Tomicus* / F. Lieutier, B. Långström, M. Faccoli // *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*; eds F.E. Vega and R.W. Hofstetter. – Amsterdam : Elsevier, 2015. – P. 371–426. DOI: 10.1016/C2013-0-04752-4.
21. Jankowiak, R. Fungi associated with *Tomicus piniperda* in Poland and assessment of their virulence using Scots pine seedlings / R. Jankowiak // *Ann. For. Sci.* – 2006. – 63(7). – P. 803–808. DOI: 10.1051/forest:2006063.
22. Jankowiak, R. Fungi associated with *Tomicus minor* on *Pinus sylvestris* in Poland and their succession into the sapwood of beetle-infested windblown trees / R. Jankowiak // *Canadian journal of forest research*. – 2008. – Vol. 38. – № 10. – P. 2579–2588. DOI:10.1139/X08-101.
23. Jankowiak, R. Ophiostomatoid fungi associated with root feeding bark beetles on Scots pine in Poland / R. Jankowiak, P. Bilański // *Forest Pathology*. – 2013. – Vol. 43. – № 5. – P. 422–428. DOI:10.1111/efp.12049.
24. Пашенова, Н.В. Изучение грибов синевы древесины в хвойных лесах центральной Сибири / Н.В. Пашенова, Г.Г. Полякова, Е.Н. Афанасова // *Хвойные бореальной зоны*. – Т. XXVI. – № 1. – 2009. – С. 22–27.
25. Сидоров, Е.В. Большой сосновый лубоед и грибы семейства *Ophiostomataceae* / Е.В. Сидоров // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. – 2008. – № 182. – С. 285–295.
26. Мартирова, М.Б. Ассоциации оphiостомовых грибов с лубоедами *Tomicus piniperda* и *T. minor* на территории Ленинградской области / М.Б. Мартирова, В.В. Антонь // *Научное творчество молодежи – лесному комплексу России : материалы XX Всероссийской (нац.) научно-технической конференции студентов и аспирантов*. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2024. – С. 228–231.
27. Gardes, M. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts / M. Gardes, T.D. Bruns // *Molecular Ecology*. – 1993. – № 2. – P. 113–118. DOI: 10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x
28. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T.J. White, T. Bruns, S. Lee, J.W. Taylor [et al.] // *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*; eds M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, and T.J. White. – New York : Academic Press, Inc., 1990. – P. 315–322. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>.
29. Шишкина, А.А. Массовое усыхание побегов в молодых культурах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Московской области. – Текст : электронный / А.А. Шишкина, А.А. Шишкина, С.Э. Некляев // *Лесохозяйственная информация*. – 2020. – № 2. – С. 66–88. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2020.2.06. – Режим доступа: URL: <http://lhi.vniilm.ru>.
30. *Sydowia polyspora* Dominates Fungal Communities Carried by Two *Tomicus* Species in Pine Plantations Threatened by *Fusarium circinatum* / E.J.-M. Muñoz-Adalia, A.V. Sanz-Ros, J.A. Flores-Pacheco, J. Hantula [et al.] // *Forests*. – 2017. – 8(4): 127. – P. 1-16. doi:10.3390/f8040127.

References

1. Niche construction initiates the evolution of mutualistic interactions / C.C. Buser, R.D. Newcomb, A.C. Gaskett, and M.R. Goddard // *Ecology Letters*. – 2014. – № 17. – R. 1257–1264. doi: 10.1111/ele.12331.
2. Biedermann, P.H. Ecology and evolution of insect – fungus mutualisms / P.H.W. Biedermann, and F.E. Vega // *Annual Review Entomology*. – 2020. – № 65. – R. 431–455. doi: 10.1146/ANNUREV-ENTO-011019-024910.
3. Douglas, A. E. The microbial dimension in insect nutritional ecology / A. E. Douglas // *Functional Ecology*. – 2009. – № 23. – R. 38–47. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01442.x
4. Oliver, K.M. Defensive symbiosis in the real world-advancing ecological studies of heritable, protective bacteria in aphids and beyond / K.M. Oliver, A.H. Smith, and J.A. Russell // *Functional Ecology*. – 2014. – № 28 (2). – R. 341–355. doi: 10.1111/1365-2435.12133.
5. Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / ed.: Fernando E. Vega, Richard W Hofstetter. – San Diego, USA : Elsevier Academic Press, 2015. – 640 p.
6. Nutrient-poor breeding substrates of ambrosia beetles are enriched with biologically important elements / M. Lehenberger, N. Foh, A. Göttlein, D. Six, and P.H.W. Biedermann [et al.] // *Front. Microbiol.* – 2021. – 12: 927. DOI:10.3389/fmicb.2021.664542.
7. Bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes / D. Kandasamy, R. Zaman, Y. Nakamura, T. Zhao, N. Hartmann [et al.] // *bioRxiv [Preprint]*. – 2021. doi: 10.1101/2021.07.03.450988.
8. Chemical interactions under the bark: bark-, ambrosia- and wood-boring beetles and their microbial associates. – Текст : электронnyj / T.-M. Koski, B. Zhang, J.D. Wickham, K.E. Bushley, R. A. Blanchette, L. Kang, J. Sun // *Rev Environ Sci Biotechnol.* – 2024. – V. 23. – R. 923–948. DOI:10.1007/s11157-024-09709-z. – Rezhim dostupa: <https://doi.org/10.1007/s11157-024-09709-z>.
9. Kal'ko, G.V. Gollandskaya bolezn' vyazov v Sankt-Peterburge / G.V. Kal'ko // *Mikologiya i fitopatologiya*. – 2008. – T. 42. – № 6. – S. 564–571.
10. Kolganihina, G.B. K izucheniyu problemy usyhaniya vyazov v Moskve i Podmoskov'e / G.B. Kolganihina, V.V. Sin'kevich // *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo hozyajstva*. – 2021. – № 3. – S. 67–85. DOI: 10.21178/2079–6080.2021.3.67.
11. Bark beetles and other possible insect vectors of the Dutch elm disease *Ceratostomella ulmi* (Schwarz) Buisman / C.W. Collins, W.D. Buchanan, R.R. Whitten, and C.H. Hoffman // *J. Econ. Entomol.* – 1936. – № 29. – R. 169–176.
12. Transmission of the Dutch elm disease pathogen by *Scolytus multistriatus* and the development of infection / K.G. Parker, P.A. Read, L.J. Tayler, D.L. Collins // *Phytopathology*. – 1941. – № 31. – R. 657–663.
13. The extensive damages of elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in north-western Russia / L. Jürisoo, A.V. Selikhovkin, A. Padari, S.V. Shevchenko, L.N. Shcherbakova, B.G. Popovichev, R. Drenkhan // *Urban Forestry & Urban Greening*. – 2021. – 63 (9128): 127214. DOI:10.1016/j.ufug.2021.12721.
14. Fungal Assemblages in Northern Elms – Impacts of Host Identity and Health, Growth Environment, and Presence of Dutch Elm Disease. – Текст : электронnyj / L. Jürisoo, A. Agan, L. Tedersoo, J. Witzel, A. Selikhovkin, R. Drenkhan // *Microbial Ecology*. – 2025. – V. 88(1): 82. – R. 1-13. doi: 10.1007/s00248-025-02585-2. – Rezhim dostupa: <https://doi.org/10.1007/s00248-025-02585-2>.
15. Romanenko, M.O. Mikobiota koroedov roda *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipinii) i ee hozyajstvennoe znachenie / M.O. Romanenko, Dzh. A. Ugvu, L.O. Ivashchenko // *Entomologicheskoe obozrenie*. – 2021. – T. 100. – № 4. – S. 797–813. DOI:10.31857/S0367144521040067.
16. Lednev, M.V. Griby, associirovannye s koroedom-tipografom (*Ips typographus*) v Leningradskoj oblasti / M.V. Lednev, I.A. Levchenko, G.R. Kazarcev // *Mikologiya i fitopatologiya*. – 2019. – T. 53. – № 2. – S. 80–89. DOI: 10.1134/S0026364819020065.

17. The bark-beetle-associated fungus, *Endoconidiophora polonica*, utilizes the phenolic defense compounds of its host as a carbon source / N. Wadke, D. Kandasamy, H. Vogel, L. Lah, B. Wingfield, C. Paetz, L. Wright, J. Gershenzon, A. Hammerbacher // *Plant Physiology*. – 2016. – V. 171. – Iss. 2. – P. 914–931. DOI: 10.1104/pp.15.01916.
18. Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior / T. Zhao, D. Kandasamy, P. Krokene, J. Chen, J. Gershenzon, A. Hammerbacher // *Fungal Ecology*. – 2018. – V. 38. – P. 1-9. DOI: 10.1016/j.funeco.2018.06.003
19. Solheim, H. Effects of growth and virulence of associated blue-stain fungi on host colonization behaviour of the pine shoot beetles *Tomicus minor* and *T. piniperda* / H. Solheim, P. Krokene, B. Langstrom // *Plant Pathology*. – 2001. – V. 50. – Iss. 1. – P. 111–116. DOI:10.1046/j.1365-3059.2001.00541.x
20. Lieutier, F. The Genus *Tomicus* / F. Lieutier, B. Långström, M. Faccoli // *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*; eds F. E. Vega and R. W. Hofstetter. – Amsterdam : Elsevier, 2015. – P. 371–426. DOI: 10.1016/C2013-0-04752-4.
21. Jankowiak, R. Fungi associated with *Tomicus piniperda* in Poland and assessment of their virulence using Scots pine seedlings / R. Jankowiak // *Ann. For. Sci.* – 2006. – 63(7). – P. 803–808. DOI: 10.1051/forest:2006063.
22. Jankowiak, R. Fungi associated with *Tomicus minor* on *Pinus sylvestris* in Poland and their succession into the sapwood of beetle-infested windblown trees / R. Jankowiak // *Canadian journal of forest research*. – 2008. – Vol. 38. – № 10. – P. 2579–2588. DOI:10.1139/X08-101.
23. Jankowiak, R. Ophiostomatoid fungi associated with root feeding bark beetles on Scots pine in Poland / R. Jankowiak, P. Bilański // *Forest Pathology*. – 2013. – Vol. 43. – № 5. – P. 422–428. DOI:10.1111/efp.12049.
24. Pashenova, N.V. Izuchenie gribov sinevy drevesiny v hvoynyh lesah central'noj Sibiri / N.V. Pashenova, G.G. Polyakova, E.N. Afanasova // *Hvoynye boreal'noj zony*. – T. XXVI. – № 1. – 2009. – S. 22–27.
25. Sidorov, E.V. Bol'shoj sosnovyj luboed i griby semejstva Ophiostomataceae / E.V. Sidorov // *Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*. – 2008. – № 182. – S. 285–295.
26. Martirova, M.B. Associacii ofiostomovyh gribov s luboedami *Tomicus piniperda* i *T. minor* na territorii Leningradskoj oblasti / M.B. Martirova, V.V. Anton' // *Nauchnoe tvorchestvo molodezhi – lesnomu kompleksu Rossii : materialy XX Vserossijskoj (nac.) nauchno-tekhnicheskoy konferencii studentov i aspirantov*. – Ekaterinburg : UGLTU, 2024. – S. 228–231.
27. Gardes, M. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts / M. Gardes, T.D. Bruns // *Molecular Ecology*. – 1993. – № 2. – P. 113–118. DOI: 10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x
28. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White, T. Bruns, S. Lee, J.W. Taylor [et al.] // *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*; eds M.A. Innis, D.H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White. – New York : Academic Press, Inc., 1990. – P. 315–322. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>.
29. Shishkina, A.A. Massovoe usyhanie pobegov v molodyh kul'turah sosny obyknovnoj (*Pinus sylvestris* L.) v Moskovskoj oblasti. – Tekst : elektronnyj / A.A. Shishkina, A.A. Shishkina, S.E. Neklyayev // *Lesohozyajstvennaya informaciya*. – 2020. – № 2. – S. 66–88. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2020.2.06. – Rezhim dostupa: URL: <http://lhi.vniilm.ru>.
30. *Sydowia polyspora* Dominates Fungal Communities Carried by Two *Tomicus* Species in Pine Plantations Threatened by *Fusarium circinatum* / E.J.-M. Muñoz-Adalia, A.V. Sanz-Ros, J.A. Flores-Pacheco, J. Hantula [et al.] // *Forests*. – 2017. – 8(4): 127. – R. 1-16. doi:10.3390/f8040127.