

Научная статья
УДК 630.44+630.2+632.4+632.7
EDN NWVSJA
DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2026.1.09

Особенности развития *Senangium ferruginosum* Fr. в зоне хвойно-широколиственных лесов

Святослав Эдуардович Некляев¹
кандидат сельскохозяйственных наук

Юрий Иванович Гниненко²
кандидат биологических наук

Сергей Львович Рысин³
кандидат биологических наук

Аннотация. В рамках комплексного исследования развития аскомицетного гриба *Senangium ferruginosum* Fr. в лесных культурах сосны обыкновенной, произрастающих в зоне хвойно-широколиственных лесов, изучено влияние климатических факторов на патоген. Получены фундаментальные данные об особенностях биологии и субстратной специфике гриба. Впервые установлены уникальные условия активации механизма споруляции, включающие прямую зависимость от метеорологических параметров. Исследования подтвердили гипотезу о трансформации характера взаимодействия гриба с растением-хозяином. В результате изменения климатических условий региона у *S. ferruginosum* наблюдается переход от эндофитного образа жизни к факультативному паразитизму. Выявлено, что гриб использует хвою как основной путь проникновения инокулюма в растение. Инфекция развивается в местах естественных повреждений от трения хвоинок и погрызов, оставленных насекомыми-вредителями – рыжим сосновым пилильщиком (*Neodiprion sertifer* Geoffroy) и пилильщиком-ткачом (*Acantholyda posticalis* Matsumura). Определены 3 основных периода вегетации, благоприятные для споруляции: вторая половина апреля, июнь – начало июля и октябрь – начало ноября. Анализ полученных данных свидетельствует о полиморфном характере поражения лесных культур сосны *S. ferruginosum*, при котором патоген воздействует на все основные структурные элементы растений: хвою, побеги и ствол.

Ключевые слова: грибы, ценангиоз, *Senangium ferruginosum*, лесные культуры, сосна

Для цитирования: Некляев С.Э., Гниненко Ю.И., Рысин С.Л. Особенности развития *Senangium ferruginosum* Fr. в зоне хвойно-широколиственных лесов. – Текст: электронный // Лесохозяйственная информация. 2026. № 1. С. 92–104. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2026.1.09. <https://elibrary.ru/nwvsja>.

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, заведующий лабораторией лесной фитопатологии и защиты древесины (Пушкино, Московская обл., Российская Федерация); Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии (р.п. Большие Вяземы, Московская обл., Российская Федерация), заведующий лабораторией диагностики вредных организмов; Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, старший научный сотрудник лаборатории дендрологии (Москва, Российская Федерация), slava9167748107@yandex.ru

² Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, заведующий лабораторией защиты леса от инвазивных и карантинных организмов (Пушкино, Московская обл., Российская федерация), gninenko-yuri@mail.ru

³ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, заведующий лабораторией дендрологии, ведущий научный сотрудник (Москва, Российская Федерация), ser-rysin@yandex.ru

Original article

EDN NWVSJA

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2026.1.09

Features of the Development of *Cenangium ferruginosum* Fr. in the Zone of Coniferous and Broad-Leaved Forests

Svyatoslav E. Neklyayev¹

Candidate of Agricultural Sciences

Yuriy I. Gninenko²

Candidate of Biological Sciences

Sergei L. Rysin³

Candidate of Biological Sciences

Abstract. As part of a comprehensive study of the development of the ascomycete fungus *Cenangium ferruginosum* Fr. The influence of climatic factors on the pathogen has been studied in the forest crops of Scots pine growing in the zone of coniferous-deciduous forests. Fundamental data on the biology and substrate specificity of the fungus have been obtained. For the first time, unique conditions for the activation of the sporulation mechanism have been established, including strict dependence on meteorological parameters. The conducted studies have confirmed the hypothesis about the transformation of the nature of the interaction of the fungus with the host plant. As a result of changes in the climatic conditions of the region, *C. ferruginosum* is undergoing a transition from an endophytic lifestyle to facultative parasitism. It was revealed that the fungus uses needles as the main route of infection into the plant. The infection develops through natural damage caused by the friction of needles and gnawing left by insect pests – the red pine sawfly (*Neodiprion sertifer* Geoffroy) and the sawfly weaver (*Acantholyda posticalis* Matsumura). Three main periods of the growing season favorable for sporulation have been identified: the second half of April, June – early July, and October – early November. The analysis of the data obtained indicates the polymorphic nature of the lesion of pine forest crops *C. ferruginosum*, in which the pathogen affects all the main structural elements of plants: needles, shoots and trunk.

Key words: fungi, cenangiosis, *Cenangium ferruginosum*, forest crops, pine

For citation: Neklyayev S., Gninenko Yu., Rysin S. Features of the Development of *Cenangium ferruginosum* Fr. in the Zone of Coniferous and Broad-Leaved Forests. – Text: electronic // Forestry Information. 2026. № 1. С. 92–104. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2026.1.09. <https://elibrary.ru/nwvsja>.

¹ All-Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry, Head of the Laboratory for the Forest Phytopathology and Timber Protection (Pushkino, Moscow region, Russian Federation); All-Russian Scientific Research Institute for Phytopathology, Head of the Laboratory of the Diagnosis of Harmful Organisms (Bolshye Vyazemy, Moscow region, Russian Federation); Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Senior Researcher at the Dendrology Laboratory (Moscow, Russian Federation); slava9167748107@yandex.ru

² All-Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry, Head of the Laboratory for Forest Protection from Invasive and Quarantine Organisms (Pushkino, Moscow region, Russian Federation); gninenko-yuri@mail.ru

³ Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Head of the Laboratory for Dendrology, Leading Researcher (Moscow, Russian Federation), ser-rysin@yandex.ru

Введение

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – одна из важнейших лесообразующих пород России, формирующая значительную часть лесных ресурсов страны. Хозяйственная значимость сосновых насаждений определяется высокой продуктивностью древостоев и широким спектром использования древесного сырья. Экологическое значение сосновых лесов выражается в защите почв от эрозии, регуляции водного режима территорий, аккумуляции углекислого газа и выделении фитонцидов, очищающих воздух от болезнетворных микроорганизмов [1].

Актуальность исследования проблемы ценангиоза обусловлена серьёзной угрозой заболевания молодых насаждений сосны, прежде всего лесных культур. Поражение ценангиозом приводит к снижению продуктивности насаждений на 30–40%, формированию многовершинности у деревьев и нарушению процессов естественного возобновления.

Первое документальное свидетельство обнаружения гриба *Cenangium ferruginosum* Fuckel (класс Ascomycota) в сосновых молодняках было зафиксировано в фитопатологическом отчёте Харьковской губернии 1917 г. [2]. В этом документе микроорганизм описан как регулярно встречающийся в искусственных насаждениях эдафитный аскомицет, который поражает сосну обыкновенную. В течение XX в. неоднократно регистрировались масштабные вспышки ценангиоза в искусственных насаждениях рода *Pinus*. В 2010-х гг. ценангиоз был диагностирован в ряде субъектов Российской Федерации: Воронежской, Ростовской, Волгоградской и Оренбургской областях. В указанных регионах заболевание выявлено как патогенное поражение лесных культур сосны [3].

Прорыв в систематике *C. ferruginosum* произошёл сравнительно недавно – всего 5 лет назад. До этого научное сообщество ошибочно полагало, что заболевание вызывается комплексом из 14 различных видов грибов. Только после тщательного анализа морфологических характеристик было установлено, что все эти

формы представляют собой единый таксон [4–7].

Дендробионтные грибы демонстрируют впечатляющую трофическую пластичность и широкую экологическую амплитуду. Эти свойства являются результатом эволюционно выработанных адаптационных стратегий, которые обеспечивают успешное распространение данных организмов в различных географических зонах [8, 9].

Несмотря на накопленный опыт изучения вспышек заболевания, ряд фундаментальных аспектов биологии *C. ferruginosum* остаётся малоисследованным. Недостаточное понимание механизмов спороношения данного патогена, а также особенностей его развития в растительных тканях существенно ограничивает возможности разработки эффективных мер профилактики и локализации болезни как в естественных лесных экосистемах, так и в искусственных насаждениях.

Цель исследования – комплексное изучение особенностей развития *C. ferruginosum*, обусловленных климатическими факторами, в лесных культурах сосны обыкновенной, произрастающих в зоне хвойно-широколиственных лесов.

Методы и объекты исследования

Исследования проводили в 2023–2025 гг. на 48 пробных площадях и 480 модельных деревьях в лесных культурах 3–35 лет в районе хвойно-широколиственных лесов Московской и Рязанской областей. Район определён в соответствии с приказом Минприроды России от 18.08.2014 № 367 (ред. от 02.08.2023) «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации». На каждой пробной площади обследовали не менее 100 деревьев по не проведённой ходовой линии. Затем отбирали 10 модельных деревьев, имеющих признаки заражения ценангиозом [10–12].

В ходе полевых исследований проводили осмотр трёх участков ствола каждого дерева:

штамба, средней части и вершины. Дополнительно обследовали три ветви первого порядка, расположенные в верхней, средней и нижней частях кроны. С поражённых деревьев отбирали плодовые тела грибов, которые были прикреплены к субстрату, образцы поражённой древесины, а также инфицированные части вегетативных органов – корней, ветвей и фрагментов ствола [12–15].

Идентификацию образцов проводили с использованием специализированной научной литературы и справочников-определителей. В ходе исследования определяли видовую принадлежность грибов [16–28], устанавливали стадию их развития, а для многолетних плодовых тел дополнительно уточняли возраст [14, 29].

Исследования морфологического строения спор, мицелиальных нитей и интенсивности развития мицелия в древесине осуществляли методом прямого микроскопирования. Для этого использовали оптический микроскоп Nikon E200 (объективы 4×–100×, окуляры 10× и 15×) и бинокулярный стереоскопический микроскоп МБС-9 (увеличение 3,33–100 крат) [30, 31].

Современное таксономическое положение исследуемых видов установлено на основе актуальных данных международных баз данных Index Fungorum (2025) и MycoBank Fungal databases (2025).

На модельных деревьях во время детального осмотра фиксировали повреждения хвои и побегов, нанесённые хвоегрызущими насекомыми, а также регистрировали их личинки и гусеницы [32–34]. Для анализа влияния ксилофагов на развитие мицелия гриба с модельных деревьев отбирали образцы-палетки размером 5×10 см в зонах формирования апотеций *S. ferruginosum* [11, 12]. Определение видовой принадлежности насекомых осуществлялось по морфологическим признакам с использованием атласов-определителей и специализированных справочников [35–38].

Систематизацию полученных данных и анализ ксиломикокомплекса выполняли с применением программного обеспечения MS Office.

Результаты и обсуждение

Изучение жизнедеятельности *S. ferruginosum* в ходе полевых наблюдений и последующее исследование в лабораторных условиях особенностей субстратной приуроченности гриба показало, что для внедрения в растение он использует разного рода микроповреждения хвои. Эти повреждения могут возникать как в результате естественного трения хвоинок друг о друга, так и вследствие погрызов, наносимых рыжим сосновым пилильщиком (*Neodiprion sertifer* Geoffroy) или звёздчатым пилильщиком-ткачом (*Acantholyda posticalis* Matsumura) (рис. 1).

Погрызы представляют значительную опасность, поскольку служат входными «воротами» для проникновения инокулюма в растение. Споры *S. ferruginosum*, оседая на поверхности хвои, формируют первичный мицелий. Образование пикнид начинается только к концу вегетационного периода. При этом в лабораторных условиях, при культивировании в климатической камере, гриб демонстрирует крайне медленные темпы роста (рис. 2).

Механизм перехода гриба с хвои на кору требует дополнительного изучения на последующих этапах исследования. Установлено, что между формированием пикнид на хвоинках

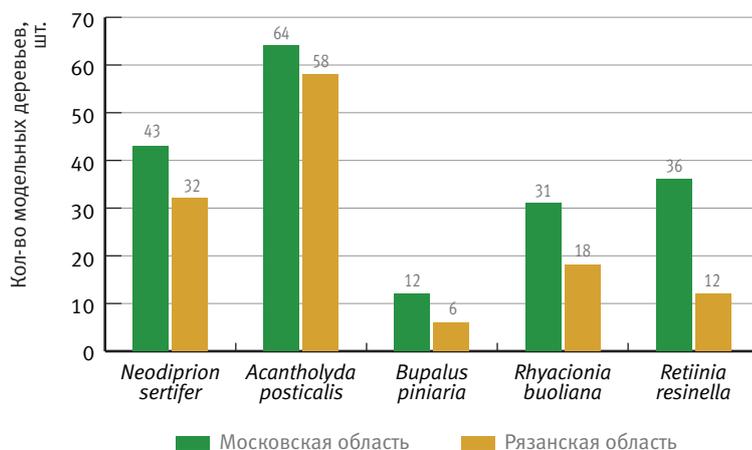


Рис. 1. Сравнительный анализ количества модельных деревьев с выявленными повреждениями вегетирующего аппарата хвоегрызущими насекомыми-вредителями (по двум регионам исследования)



Рис. 2. Пикниды *C. ferruginosum* на хвое (А) и апотеции (Б) на коре

и появлением апотеций на ветвях первого порядка и в вершинной зоне проходит от одного до трёх месяцев. Длительность этого периода зависит от микроклимата внутри насаждения, который характеризуется специфическими показателями температуры, влажности и циркуляции воздуха.

Мицелий можно обнаружить только весной следующего года в зоне тонкой коры. Установлено, что его развитие в коре имеет сходство с формированием мицелиального тела у базидиомицетов. Микроскопический анализ показал, что при рассечении чешуек коры гриб образует устойчивый вторичный мицелий в слоях коры и создаёт апотеции из отдельных гиф, внутри которых происходит развитие спор (рис. 3).

В процессе исследования было выявлено, что формирование плодовых тел происходит в защищённой среде под поверхностными чешуйками коры. Высокое содержание восков и эфирных веществ в этих чешуйках создаёт особый микроклимат, который оберегает гриб от неблагоприятных внешних воздействий (перепадов температур, высыхания, механических повреждений). Такая среда может осложнять проведение защитных мероприятий.

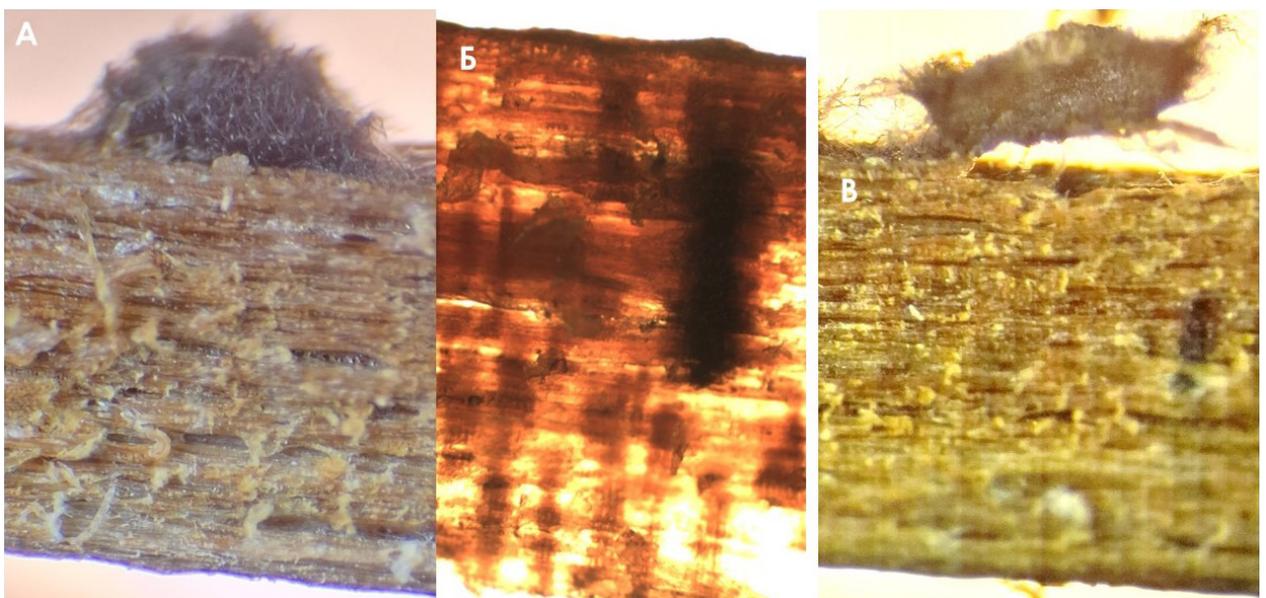


Рис. 3. Общий вид апотеции (А), вторичный мицелий в толще коры (Б), рассечённый апотеций и мицелиальные нити (В)

Мицелий *C. ferruginosum* развивается в зоне зелёного луба сосны, но только после прекращения смолотечения. Важную роль в активном образовании апотечий играет деятельность ксилобионтных насекомых – долгоносиков и усачей. Для определения влияния ксилофагов на развитие гриба необходимы дальнейшие исследования (рис. 4 и 5).

Информация о периодах и механизме споруляции *C. ferruginosum* в научной литературе

Влажность среды является определяющим фактором в развитии гриба *C. ferruginosum*. Проведённое исследование показало, что сезонная динамика споруляции этого патогена имеет более сложную природу, чем предполагалось ранее в литературе. Традиционно считалось, что споруляция происходит весной. Однако результаты наших исследований опровергли это. На основе комплексного анализа, включающего сопоставление данных об изменении количества осадков

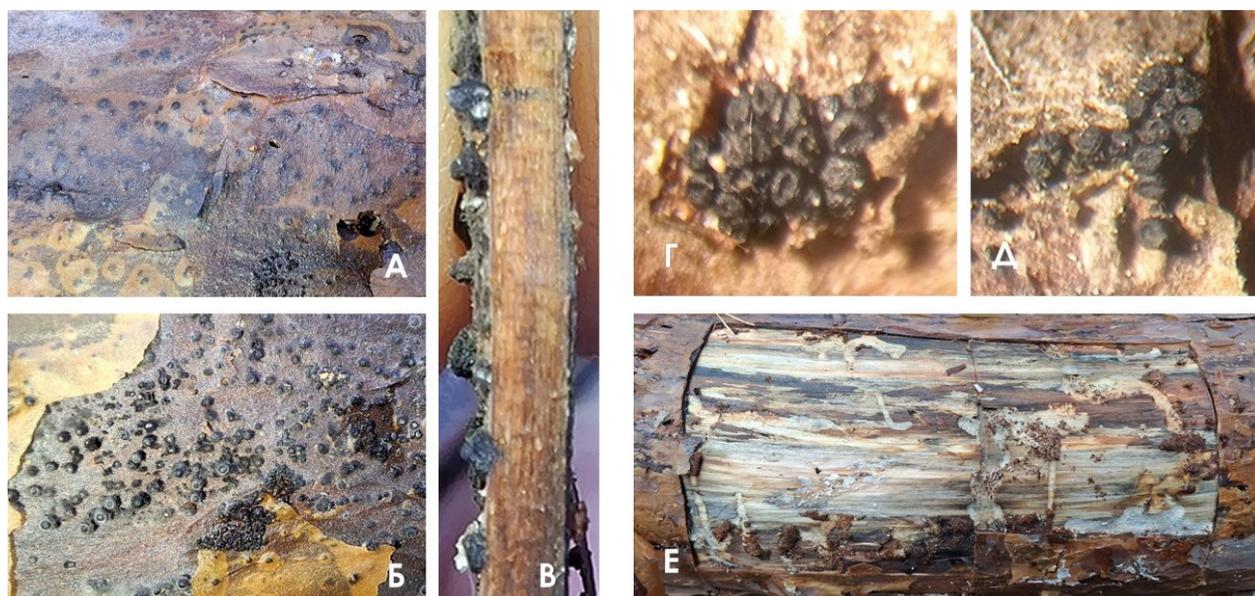


Рис. 4. Развитие апотечий под чешуйками коры (А, Б); ряд апотечий на коре (В), апотечии, выходящие между трещинами коры (Г, Д); личиночные ходы под корой (Е)

представлена фрагментарно. Для изучения влияния климатических факторов на процессы споруляции был проведён комплексный анализ температуры воздуха и количества осадков в исследуемом регионе.

Статистическая обработка данных выявила существенные климатические изменения: за 2021–2025 гг. зафиксировано повышение зимних температур в среднем на 3,5 °С относительно многолетней нормы. Анализ отклонений среднемесячных температур подтвердил эту тенденцию, что свидетельствует о формировании в лесных насаждениях благоприятных условий для поддержания высокого уровня инфекционной активности патогена (рис. 6).

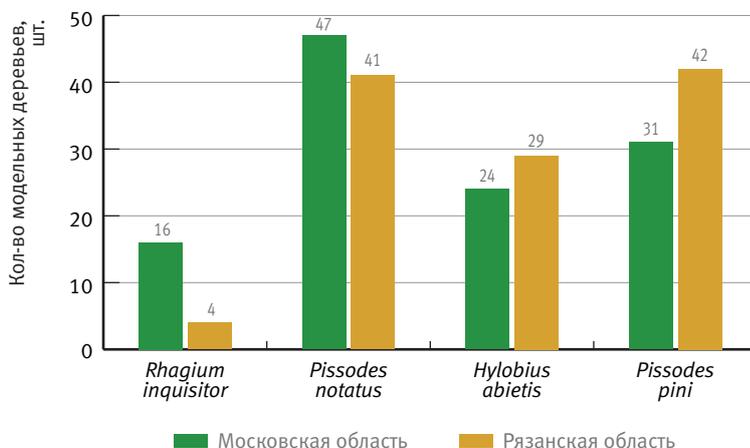


Рис. 5. Сравнительный анализ количества модельных деревьев с выявленными поселениями ксилофагов в местах образования апотечий *C. ferruginosum* по двум регионам исследования

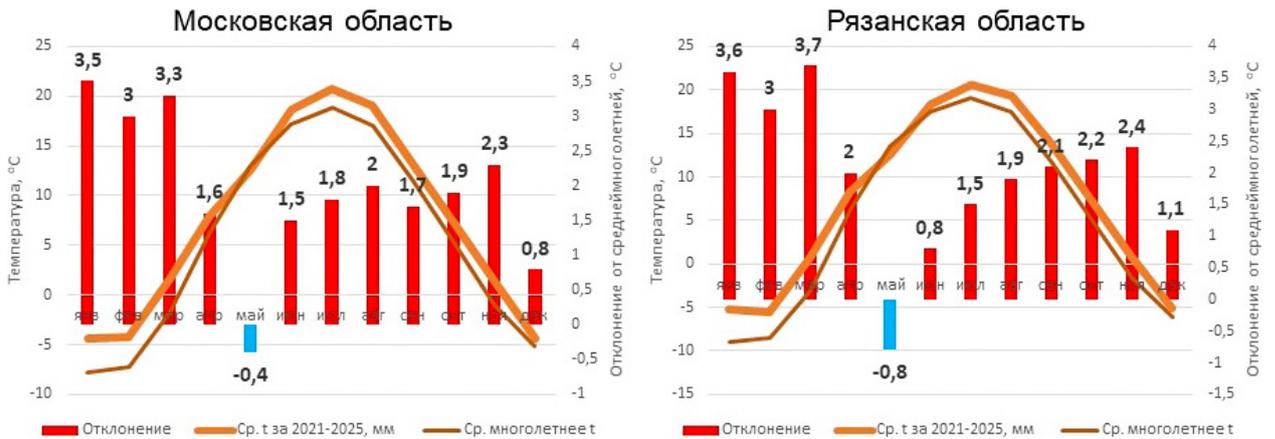


Рис. 6. Динамика отклонения среднемесячной температуры от среднемноголетнего значения по месяцам, °C

относительно среднемноголетних показателей с результатами полевых наблюдений, были выявлены три основных периода вегетации, благоприятных для споруляции: вторая половина апреля, июнь – начало июля и октябрь – начало ноября (при температуре выше 10 °C) (рис. 7).

Для изучения механизма споруляции и условий её протекания были проведены полевые исследования с наблюдением за сформировавшимися апотециями гриба. В ходе экспериментов удалось установить ключевые факторы процесса спороношения.

Основным катализатором споруляции служат ливневые осадки, предшествующие процессу

спороношения. Механизм развития событий следующий. После выпадения осадков набухают апотеции, затем осуществляется выброс спор в форме споровой слизи. При высыхании слизи начинается распространение спор воздушными потоками на соседние насаждения. Весь процесс споруляции длится 3–4 ч, после чего апотеции полностью высыхают (рис. 8).

Для определения необходимых условий начала споруляции был выполнен почасовой мониторинг ливневых осадков в вегетационный период 2025 г. Проведённый анализ выявил чёткую закономерность: обязательным условием является отсутствие осадков

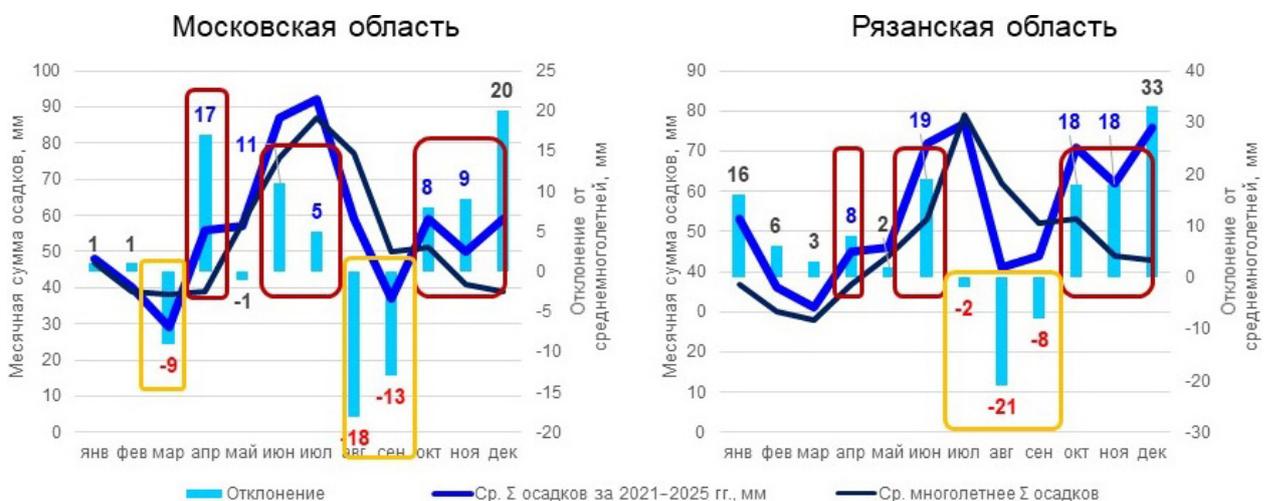


Рис. 7. Динамика отклонения среднемесячной суммы осадков от среднемноголетнего значения по месяцам, мм

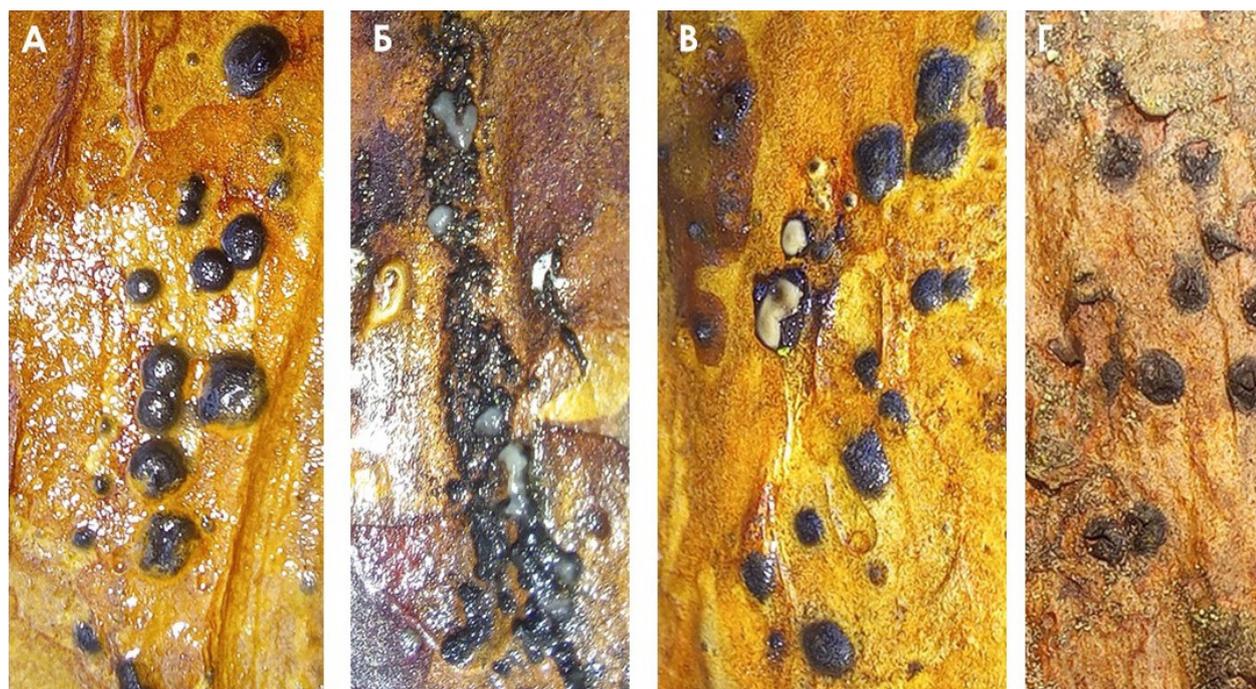


Рис. 8. Процесс споруляции *C. ferruginosum*: А – набухание апотеций; Б – выброс споровой слизи; В – разлёт спор; Г – пустые апотеции

в течение 2–3 нед. перед началом споруляции. После этого периода на протяжении двух суток должны выпасть интенсивные ливневые осадки с минимальным объёмом 8–12 мм/ч. При этом наблюдалась значительная вариабельность интенсивности ливней в разные месяцы:

в июле зафиксированы пиковые значения (17–24 мм/ч), а в августе отмечались ливни с интенсивностью 11–17 мм/ч. Важно отметить, что в этот период температура воздуха достигала среднестатистических многолетних климатических максимумов (рис. 9).

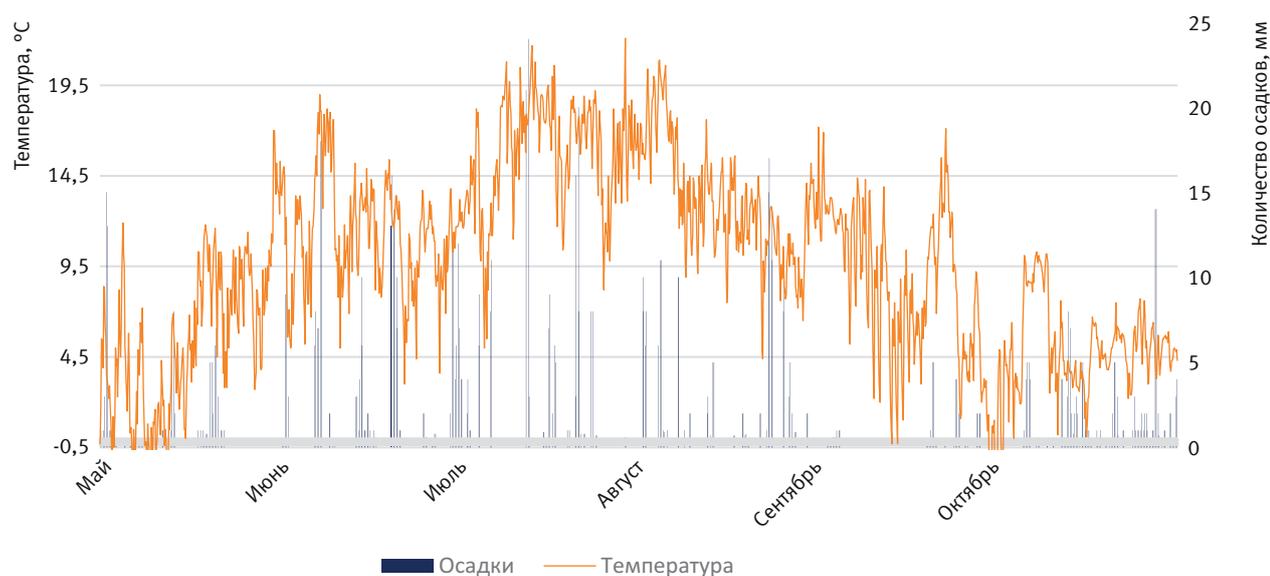


Рис. 9. Почасовая динамика выпадения ливневых осадков в вегетационный период 2025 г. в районе исследования

Выводы

В ходе исследования впервые получены фундаментальные данные об особенностях биологии и субстратной специфике патогена сосны обыкновенной, наиболее опасного для лесных культур, – гриба *C. ferruginosum*. Установлен уникальный механизм споруляции данного возбудителя. Процесс активируется в течение 3–4 ч после выпадения интенсивных осадков объёмом не менее 8–12 мм/ч при условии предшествующего 2–3-недельного периода засухи.

Исследования подтвердили гипотезу о трансформации характера взаимодействия гриба с растением-хозяином. В современных климатических условиях *C. ferruginosum* перешёл от эндофитного образа жизни к факультативному паразитизму.

Выявлено, что гриб использует хвою как основной путь проникновения в растение, попадая через естественные повреждения от трения хвоинок и погрызы, оставленные насекомыми-вредителями: рыжим сосновым пилильщиком (*Neodiprion sertifer* Geoffroy) и пилильщиком-ткачом (*Acantholyda posticalis* Matsumura).

Определены три основных периода вегетации, благоприятных для споруляции: вторая половина апреля, июнь – начало июля и октябрь – начало ноября.

Комплексный анализ полученных данных позволяет сделать вывод о полиморфном характере поражения лесных культур *C. ferruginosum*, при котором патоген воздействует на все основные структурные элементы растения: хвою, побеги и ствол.

Работа выполнена по теме НИР Государственного задания ВНИИЛМ на 2025–2028 года «№ 1-325 болезни хвои», а также частично по теме ГЗ ГБС РАН № 126020916823-0.

Список источников

1. Выращивание укрупненных сеянцев сосны обыкновенной для лесоразведения в лесостепной и степной зонах Европейской части России / С.А. Родин, Н.Е. Проказин, В.И. Казаков, Е.Н. Лобанова // Леса России: политика, промышленность, наука, образование : материалы VIII Всероссийской научно-технической конференции (Санкт-Петербург, 24–26 мая 2023). – Санкт-Петербург : Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, 2023. – С. 346–349.
2. Потебня, А.А. Грибные паразиты высших растений Харьковской и смежных областей / А.А. Потебня. – Харьков : издание Харьковской областной станции, 1916. – 252 с.
3. Гниненко, Ю.И. Ценангиоз – опасная болезнь сосны / Ю.И. Гниненко, С.Э. Некляев // Актуальные проблемы лесного комплекса : сборник научных трудов. – Вып. 68. – Брянск : БГИТУ, 2025. – С. 128–134.
4. Van Vloten, H. Studies in the Discomycete genera *Crumenula* de not. and *Cenangium* fr. / H. van Vloten, J. Gremmen // Acta Botanica Neerlandica. – 1953. – Vol. 2 (2). – P. 226–241.
5. Verkley, G.J. M. Ultrastructure of the ascus apical apparatus in species of *Cenangium*, *Encoelia*, *Claussenomyces* and *Ascocoryne* / G.J. M. Verkley // Mycological Research. – 1995. – Vol. 99 (2). – P. 187–199.
6. Kunca, A. Laboratorne pokusy s potencialnym rastom *Cenangium ferruginosum* na prirodnych živnych pôdach. / A. Kunca, R. Leontovyč // Lesnický časopis – Forestry Journal. – 2013. – Vol. 59(1). – P. 44–49.
7. Oskay, F. Fungal Communities of Scots Pine Needles from a Marginal, Understudied Population in Türkiye / F. Oskay, F. Çakir, M. Çakir // BioResources. – 2024. – Vol. 19(4). – P. 9560-9581. DOI: 10.15376/biores.19.4.9560-9581.
8. Effects of Water Stress on the Endophytic Fungal Communities of *Pinus koraiensis* Needles Infected by *Cenangium ferruginosum* / S.K. Lee, S.K. Lee, H. Bae, S.-T. Seo, J.K. Lee [et al.] // Mycobiology. – 2014. – Vol. 42(4). – P. 331–338. DOI:10.5941/MYCO.2014.42.4.331.
9. Некляев, С.Э. Состав трофических ассоциаций грибов при сукцессионных трансформациях фитоценозов / С.Э. Некляев, Л.Г. Серая, Г.Е. Ларина // Лесохозяйственная информация. – 2025. – № 1. – С. 16–24. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2025.1.02.
10. Мозолевская, Е.Г. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса / Е.Г. Мозолевская, О.А. Катаев, Э.С. Соколова. – Москва : Лесная промышленность, 1984. – 152 с.
11. Методы мониторинга вредителей и болезней леса / под ред. В.К. Тузова. – Москва : ВНИИЛМ, 2004. – 200 с.
12. Методы экспериментальной микологии / И.А. Дудка, С.П. Вассер, И.А. Элланская, Э.З. Коваль, Л.Т. Горбик [и др.]. – Киев : Наукова думка, 1982. – 552 с.
13. Исииков, В.П. Дендромикология / В.П. Исииков, Н.И. Конопля. – Луганск : Альма-Матер, 2004. – 347 с.
14. Boddy, L. Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes / L. Boddy, J. Frankland, P. Van West. – Oxford : Elsevier, 2007. – 386 p.
15. Gupta, V.K. Laboratory Protocols in Fungal Biology Current Methods in Fungal Biology / V.K. Gupta, M.G. Tuohy. – London : Springer Science+Business Media, LLC, 2013. – 606 p.
16. Давыдкина, Т.А. Стереумовые грибы Советского Союза / Т.А. Давыдкина. – Ленинград : Наука, 1980. – 143 с.
17. Бондарцева, М.А. Определитель грибов СССР: Порядок афиллофоровые / М.А. Бондарцева, Э.Х. Пармасто. – Вып. 1. – Ленинград : Наука, 1986. – 192 с.
18. Ellis, M.B. Microfungi on land plants / M.B. Ellis, J.P. Ellis. – Richmond, England : The Richmond Publishing Co. Ltd., 1997. – 892 p.
19. Бондарцева, М.А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые / М.А. Бондарцева. – Вып. 2. – Санкт-Петербург : Наука, 1998. – 391 с.
20. Barnett, H.L. Illustrated Genera Imperfect Fungi / H.L. Barnett, B.B. Hunter. – New-York : Macmillan Publishing Co., 1998. – 234 p.

21. Hanlin, R.T. Illustrated Genera of Ascomycetes / R.T. Hanlin. – Vol. 2. – St. Paul, Minnesota : APS PRESS, 2000. – 258 p.
22. Hanlin, R.T. Illustrated Genera of Ascomycetes / R.T. Hanlin. – Vol. 1. – St. Paul, Minnesota : APS PRESS, 2001. – 262 p.
23. Hanlin, R.T. Combined keys to illustrated Genera of Ascomycetes / R.T. Hanlin. – Vol. 1 and 2. – St. Paul, Minnesota : APS PRESS, 2001. – 114 p.
24. Жуков, А.М. Научно-методическое пособие по диагностике грибных болезней лесных деревьев и кустарников / А.М. Жуков, П.В. Гордиенко. – Москва : ВНИИЛМ, 2003. – 123 с.
25. Niemelä, T. Polypores, lignicolous fungi / T. Niemelä // *Norrinia*. – 2005. – Vol. 13. – 320 p.
26. Змитрович, И.В. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые / И.В. Змитрович. – Вып. 3. – Москва, Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 278 с.
27. Переведенцева, Л.Г. Определитель грибов (агарикоидные базидиомицеты) / Л.Г. Переведенцева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 119 с.
28. Niemelä, T. Suomen käävät – The polypores of Finland / T. Niemelä // *Norrinia*. – 2016. – Vol. 31. – 430 p.
29. Stokland, J.N. Biodiversity in dead wood / J.N. Stokland, J. Siitonen, B.G. Jonsson. – Cambridge : Cambridge University Press, 2012. – 509 p.
30. Камзолкина, О.В. Методическое пособие по микроскопии в исследованиях грибов и водорослей / О.В. Камзолкина, А.Г. Богданова. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2017. – 115 с.
31. Благовещенская, Е.Ю. Микологические исследования: Основы лабораторной техники / Е.Ю. Благовещенская. – Москва : ЛЕНАНД, 2021. – 90 с.
32. Schnaider, Z. Atlas uszkodzen drew i krzewow / Z. Schnaider. – Warszawa : Panswowe wydawictwo Naukowe, 1976. – 320 p.
33. Голуб, В.Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.Б. Голуб, М.Н. Цуриков, А.А. Прокин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 339 с.
34. Gibb, T.J. Insect Collection and Identification Techniques for the Field and Laboratory / T.J. Gibb, C. Oseto. – London : Elsevier Academic Press, 2020. – 339 p.
35. Определитель насекомых европейской части СССР. – Ленинград : Наука. – Т. 1., 1964. – 936 с.; Т. 2., 1965. – 668 с.; Т. 3. Ч. 1., 1978. – 584 с.; Т. 3. Ч. 2., 1978. – 760 с.; Т. 3. Ч. 3., 1981. – 688 с.; Т. 3. Ч. 4., 1986. – 504 с.; Т. 3. Ч. 5, 1986. – 312 с.; Т. 3. Ч. 6., 1988. – 272 с.; Т. 4. Ч. 1., 1978. – 712 с.; Т. 4. Ч. 2., 1981. – 788 с.; Т. 4. Ч. 3., 1986. – 504 с.; Т. 4. Ч. 6. 1987. – 200 с.; Т. 5., Ч. 1. 1969. – 807 с.; Т. 5., Ч. 2., 1970. – 943 с.
36. Koch, M. Wir Berstimmen Schmetterluge. Bären, Spinner, Schwärmer und Bohrer Deutschlands / M. Koch. – Radebeul, Berlin : Neumann Verlag, 1955. – В. II. – 163 p.
37. Koch, M. Wir Berstimmen Schmetterluge. Eulen Deutschlands / M. Koch. – Radebeul, Berlin : Neumann Verlag, 1958. – В. III. – 312 p.
38. Koch, M. Wir Berstimmen Schmetterluge. Tagflater Deutschlands / M. Koch. – Radebeul, Berlin : Neumann Verlag, 1956. – В. I. – 134 p.

References

1. Vyreshchivanie ukрупnennyh seyancev sosny obyknovennoj dlya lesorazvedeniya v lesostepnoj i stepnoj zonah Evropejskoj chasti Rossii / S.A. Rodin, N.E. Prokazin, V.I. Kazakov, E.N. Lobanova // *Lesa Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie : materialy VIII Vserossijskoj nauchno-tekhnicheskoj konferencii (Sankt-Peterburg, 24–26 maya 2023)*. – Sankt-Peterburg : Sankt-Peterburgskij gosudarstvennyj lesotekhnicheskij universitet imeni S.M. Kirova, 2023. – S. 346–349.

2. Potebnya, A.A. Gribnye parazity vysshih rastenij Har'kovskoj i smezhnyh oblastej / A.A. Potebnya. – Har'kov : izdanie Har'kovskoj oblastnoj stancii, 1916. – 252 s.
3. Gninenko, Yu.I. Cenangioz – opasnaya bolezнь sosny / Yu.I. Gninenko, S.E. Neklyayev // Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa : sbornik nauchnyh trudov. – Vyp. 68. – Bryansk : BGITU, 2025. – S. 128–134.
4. Van Vloten, H. Studies in the Discomycete genera Crumenula de not. and Cenangium fr. / H. van Vloten, J. Gremmen // Acta Botanica Neerlandica. – 1953. – Vol. 2 (2). – P. 226–241.
5. Verkley, G.J.M. Ultrastructure of the ascus apical apparatus in species of Cenangium, Encoelia, Claussenomyces and Ascocoryne / G.J.M. Verkley // Mycological Research. – 1995. – Vol. 99 (2). – P. 187–199.
6. Kunca, A. Laboratorne pokusy s potencialnym rastom Cenangium ferruginosum na prirodnyh živnyh pôdach. / A. Kunca, R. Leontovyč // Lesnický časopis – Forestry Journal. – 2013. – Vol. 59(1). – P. 44–49.
7. Oskay, F. Fungal Communities of Scots Pine Needles from a Marginal, Understudied Population in Türkiye / F. Oskay, F. Çakir, M. Çakir // BioResources. – 2024. – Vol. 19(4). – P. 9560–9581. DOI: 10.15376/biores.19.4.9560-9581.
8. Effects of Water Stress on the Endophytic Fungal Communities of Pinus koraiensis Needles Infected by Cenangium ferruginosum / S.K. Lee, S.K. Lee, H. Bae, S.-T. Seo, J.K. Lee [et al.] // Mycobiology. – 2014. – Vol. 42(4). – P. 331–338. DOI:10.5941/MYCO.2014.42.4.331.
9. Neklyayev, S.E. Sostav troficheskikh asociacij gribov pri sukcesionnyh transformacijah fitocenozov / S.E. Neklyayev, L.G. Seraya, G.E. Larina // Lesohozyajstvennaya informaciya. – 2025. – № 1. – S. 16–24. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2025.1.02.
10. Mozolevskaya, E.G. Metody lesopatologicheskogo obsledovaniya ochagov stvolovyh vreditelej i boleznej lesa / E.G. Mozolevskaya, O.A. Kataev, E.S. Sokolova. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1984. – 152 s.
11. Metody monitoringa vreditelej i boleznej lesa / pod red. V.K. Tuzova. – Moskva : VNIILM, 2004. – 200 s.
12. Metody eksperimental'noj mikologii / I.A. Dudka, S.P. Vasser, I.A. Ellanskaya, E.Z. Koval', L.T. Gorbik [i dr.]. – Kiev : Naukova dumka, 1982. – 552 s.
13. Isikov, V.P. Dendromikologiya / V.P. Isikov, N.I. Konoplya. – Lugansk : Al'ma-Mater, 2004. – 347 s.
14. Boddy, L. Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes / L. Boddy, J. Frankland, P. Van West. – Oxford : Elsevier, 2007. – 386 p.
15. Gupta, V.K. Laboratory Protocols in Fungal Biology Current Methods in Fungal Biology / V.K. Gupta, M.G. Tuohy. – London : Springer Science+Business Media, LLC, 2013. – 606 p.
16. Davydkina, T.A. Stereumovye griby Sovetskogo Soyuzu / T.A. Davydkina. – Leningrad : Nauka, 1980. – 143 s.
17. Bondarceva, M.A. Opredeliteľ gribov SSSR: Poryadok afillorovyje / M.A. Bondarceva, E.H. Parmasto. – Vyp. 1. – Leningrad : Nauka, 1986. – 192 s.
18. Ellis, M.B. Microfungi on land plants / M.B. Ellis, J.P. Ellis. – Richmond, England : The Richmond Publishing Co. Ltd., 1997. – 892 p.
19. Bondarceva, M.A. Opredeliteľ gribov Rossii. Poryadok afillorovyje / M.A. Bondarceva. – Vyp. 2. – Sankt-Peterburg : Nauka, 1998. – 391 s.
20. Barnett, H.L. Illustrated Genera Imperfect Fungi / H.L. Barnett, V.V. Hunter. – New-York : Macmillan Publishing Co., 1998. – 234 p.
21. Hanlin, R.T. Illustrated Genera of Ascomycetes / R.T. Hanlin. – Vol. 2. – St. Paul, Minnesota : APS PRESS, 2000. – 258 p.
22. Hanlin, R.T. Illustrated Genera of Ascomycetes / R.T. Hanlin. – Vol. 1. – St. Paul, Minnesota : APS PRESS, 2001. – 262 p.
23. Hanlin, R.T. Combined keys to illustrated Genera of Ascomycetes / R.T. Hanlin. – Vol. 1 and 2. – St. Paul, Minnesota : APS PRESS, 2001. – 114 p.
24. Zhukov, A.M. Nauchno-metodicheskoe posobie po diagnostike gribnyh boleznej lesnyh derev'ev i kustarnikov / A.M. Zhukov, P.V. Gordienko. – Moskva : VNIILM, 2003. – 123 s.

25. Niemelä, T. Polypores, lignicolous fungi / T. Niemelä // *Norrinia*. – 2005. – Vol. 13. – 320 r.
26. Zmitrovich, I.V. *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok afilloforovye* / I.V. Zmitrovich. – Vyp. 3. – Moskva, Sankt-Peterburg : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2008. – 278 s.
27. Perevedenceva, L.G. *Opredelitel' gribov (agarikoidnye bazidiomicety)* / L.G. Perevedenceva. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2015. – 119 s.
28. Niemelä, T. Suomen käävät – The polypores of Finland / T. Niemelä // *Norrinia*. – 2016. – Vol. 31. – 430 r.
29. Stokland, J.N. *Biodiversity in dead wood* / J.N. Stokland, J. Siitonen, B.G. Jonsson. – Cambridge : Cambridge University Press, 2012. – 509 p.
30. Kamzolkina, O.V. *Metodicheskoe posobie po mikroskopii v issledovaniyah gribov i vodoroslej* / O.V. Kamzolkina, A.G. Bogdanova. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2017. – 115 s.
31. Blagoveshchenskaya, E.Yu. *Mikologicheskie issledovaniya: Osnovy laboratornoj tekhniki* / E.Yu. Blagoveshchenskaya. – Moskva : LENAND, 2021. – 90 s.
32. Schnaider, Z. *Atlas uszkodzen drew i krzewow* / Z. Schnaider. – Warszawa : Panswowe wydawictwo Naukowe, 1976. – 320 p.
33. Golub, V.B. *Kollekcii nasekomyh: sbor, obrabotka i hranenie materiala* / V.B. Golub, M.N. Curikov, A.A. Prokin. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2012. – 339 s.
34. Gibb, T. J. *Insect Collection and Identification Techniques for the Field and Laboratory* / T. J. Gibb, C. Oseto. – London : Elsevier Academic Press, 2020. – 339 p.
35. *Opredelitel' nasekomyh evropejskoj chasti SSSR*. – Leningrad : Nauka. – T. 1., 1964. – 936 s.; T. 2., 1965. – 668 s.; T. 3. Ch. 1., 1978. – 584 s.; T. 3. Ch. 2., 1978. – 760 s.; T. 3. Ch. 3., 1981. – 688 s.; T. 3. Ch. 4., 1986. – 504 s.; T. 3. Ch. 5, 1986. – 312 s.; T. 3. Ch. 6., 1988. – 272 s.; T. 4. Ch. 1., 1978. – 712 s.; T. 4. Ch. 2., 1981. – 788 s.; T. 4. Ch. 3., 1986. – 504 s.; T. 4. Ch. 6. 1987. – 200 s.; T. 5., Ch. 1. 1969. – 807 s.; T. 5., Ch. 2., 1970. – 943 s.
36. Koch, M. *Wir Berstimmen Schmetterluge. Bären, Spinner, Schwärmer und Bohrer Deutschlands* / M. Koch. – Radebeul, Berlin : Neumann Verlag, 1955. – B. II. – 163 p.
37. Koch, M. *Wir Berstimmen Schmetterluge. Eulen Deutschlands* / M. Koch. – Radebeul, Berlin : Neumann Verlag, 1958. – B. III. – 312 p.
38. Koch, M. *Wir Berstimmen Schmetterluge. Tagflater Deutschlands* / M. Koch. – Radebeul, Berlin : Neumann Verlag, 1956. – B. I. – 134 p.