

Научная статья

УДК 632.2.01; 632.44

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2024-18-4-463-474>

К эпифитотическому процессу при бурсафеленхозе (*Bursaphelenchus mucronatus*) сосны обыкновенной

Шестеперов Александр Александрович¹, Лычагина Светлана Владимировна²,
Щитков Георгий Сергеевич³

¹⁻³ Всероссийский научно-исследовательский институт фундаментальной и прикладной паразитологии животных и растений – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр – Всероссийский научно-исследовательский институт экспериментальной ветеринарии имени К. И. Скрябина и Я. Р. Коваленко Российской академии наук» (ВНИИП – фил. ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН), Москва, Россия

¹ aleks.6perov@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-000109956-6407>

² s.lychagina@vniigis.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6643-5213>

³ shchitkovgeorgii@gmail.com

Аннотация

Цель исследования – изучение очагов бурсафеленхоза сосны, выявленных во Владимирской области, и описание эпифитотического процесса при бурсафеленхозе сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, вызванной хвойной древесной нематодой *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya, Enda, 1979.

Материалы и методы. Проведено исследование вилта сосны *P. sylvestris* L. в июле 1998 г. в Гусь-Хрустальном районе Владимирской области. Симптомы поражения схожи с вилтом, вызванным нематодой *B. xylophilus*. Отобраны крупные ветки с желтыми или красными иголками из 4 очагов вилта. У сломанных ветром деревьев брали подгнившую древесину с ходами короедов. У внешне непораженных деревьев снимали кору и вырубали куски древесины. В лаборатории образцы измельчали, разрезали и помещали в воду. Подсчет нематод проводили под бинокуляром. Определение нематод осуществляли по общепринятым в фитогельминтологии методам.

Результаты и обсуждение. В сосновых посадках Гусь-Хрустального района обнаружены очаги фитогельминтоза. Симптомы сходны с поражением сосновой стволовой нематодой, включая желтую или красную хвою и гибель деревьев. Нематоды *B. mucronatus* обнаружены в мелких и крупных ветвях, стволах с ходами короедов и в древесине деревьев с чередованием светлых и темносиневатых слоев. Жуки усачи *Monochamus* spp. являются переносчиками возбудителя. Бурсафеленхи, фитопатогенные грибы и бактерии-симбионты способствуют гибели сосны. Жуки-усачи откладывают яйца, личинки которых поедают древесину и завершают эпифитотический процесс. Перевозка зараженных материалов способствует распространению бурсафеленхоза на большие расстояния. Повышение температуры воздуха усиливает симптомы бурсафеленхоза.

Ключевые слова: *Bursaphelenchus mucronatus*, сосна, бурсафеленхоз, эпифитотиология

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Шестеперов А. А., Лычагина С. В., Щитков Г. С. К эпифитотическому процессу при бурсафеленхозе (*Bursaphelenchus mucronatus*) сосны обыкновенной // Российский паразитологический журнал. 2024. Т. 18. № 4. С. 463–474.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2024-18-4-463-474>

© Шестеперов А. А., Лычагина С. В., Щитков Г. С., 2024



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Original article

To epiphytotic process at bursaphelenchosis (*Bursaphelenchus mucronatus*) of common pine

Alexander A. Shestepervov¹, Svetlana V. Lychagina², Georgy S. Shchitkov³

¹⁻³ All-Russian Research Institute of Fundamental Applied Parasitology of Animals and Plants, Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Federal Scientific Center All-Russian Research Institute of Experimental Veterinary Science named after K. I. Skryabin and Ya. R. Kovalenko of the Russian Academy of Sciences" (VNIIP, Branch of FGBNU FNZ VIEV of RAS), Moscow, Russia

¹ aleks.6perov@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-000109956-6407>

² s.lychagina@vniigis.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6643-5213>

³ shchitkovgeorgii@gmail.com

Abstract

The purpose of the research is to study pine bursaphelenchosis foci identified in Vladimir Region and to describe the epiphytotic process at bursaphelenchosis of common pine *Pinus sylvestris* caused by the coniferous wood nematode *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya, Enda, 1979.

Materials and methods. Research was conducted on the wilt of pine *P. sylvestris* L. in July 1998 in the Gus-Khrustalnyi district of Vladimir Region. The symptoms of the lesion are similar to wilt caused by the nematode *B. xylophilus*. Selected large branches with yellow or red needles from 4 wilt centers. Rotten wood with bark beetle tracks was taken from wind-broken trees. Externally uninfected trees were stripped of their bark and pieces of wood were cut. In the lab, the samples were pulverized, cut and placed in water. Nematodes were counted under binoculars. Nematodes were identified using methods generally accepted in phytohelminthology.

Results and discussion. Foci of phytohelminthosis were found in pine plantations of Gus-Khrustalnyi District. The symptoms are similar to pine stem nematode infection, including yellow or red needles and tree death. *B. mucronatus* nematodes were found in small and large branches, trunks with bark beetle passages and in tree wood with alternating light and dark bluish layers. Capricorn beetles *Monochamus* spp. are vectors of the pathogen. *B. mucronatus*, phytopathogenic fungi, and symbiont bacteria contribute to pine death. Capricorn beetles lay eggs the larvae of which eat wood and complete the epiphytotic process. Transportation of contaminated materials facilitates the spread of bursaphelenchosis over long distances. Increasing air temperature increases the symptoms of bursaphelenchosis.

Keywords: *Bursaphelenchus mucronatus*, pine, bursaphelenchosis, epiphytology

Conflict of interest. The authors declare that there is no conflict of interest.

For citation: Shestepervov A. A., Lychagina S. V., Shchitkov G. S. To epiphytotic process at bursaphelenchosis (*Bursaphelenchus mucronatus*) of common pine. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2024; 18(4):463–474. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2024-18-4-463-474>

© Shestepervov A. A., Lychagina S. V., Shchitkov G. S., 2024

Введение

К числу наиболее опасных патогенов среди фитопаразитических нематод, способных вызывать массовое увядание хвойных древостоев, относится представитель рода *Bursaphelenchus*, сосновая стволовая нематода *B. xylophilus* (Steiner, Bührer, 1934) Nickle, 1970. Заболевание

растений, вызываемое нематодами данного рода, называют бурсафеленхозом [17].

Сосновая стволовая нематода широко распространена в граничащих с Россией странах (Китае, Японии, Южной Кореи), но пока отсутствует на территории нашей страны. В тоже время в Российской Федерации в хвой-

ных лесонасаждениях широко распространен вид-двойник – хвойная древесная нематода *B. mucronatus* Mamiya, Enda, 1979, имеющая аналогичный цикл развития и встречающаяся на многих хвойных породах [2, 4, 6, 7, 22]. Если сосновая стволовая нематода (ССН), как карантинный объект для многих стран, хорошо изучена, то хвойная древесная нематода (ХДН), относится к числу слабо- или средне-патогенной и исследована недостаточно [3, 4, 12]. В опытах, проведенных с саженцами различных хвойных пород с популяциями *B. mucronatus* из Японии, Франции, Норвегии, Германии, Украины, России, показано, что этот вид также может быть патогенным [3, 5, 7, 9, 12, 18–20, 26].

Степень патогенности *B. mucronatus* зависит от множества факторов, но прежде всего, от растения-хозяина, особенностей популяций фитопаразита, взаимодействия с другими организмами, входящими в паразитоценоз, климатических и других факторов [1–4, 7, 8, 12, 15, 19, 22, 26].

Одним из показателей патогенности нематод рода *Bursaphelenchus* является быстрое ослабление и, в итоге, гибель дерева. Процесс развития бурсафеленхоза при поражении сосен сосновой стволовой нематодой *B. xylophilus* проявляется в следующем: редукция и полное прекращение выделения живицы, уменьшение и полное прекращение транспирации, увядание и побурение хвои, полная гибель дерева. Увядание растений обуславливается, главным образом, закупориванием проводящих сосудов в пораженных участках тканей [1, 6, 7, 19, 24].

Для большинства регионов РФ с учетом климатических условий нехарактерно такое проявление вредоносности со стороны нематоды *B. mucronatus*. Часто *B. mucronatus* выявляют в древесине погибших или упавших деревьев сосны, деревянной таре [6, 8]. В связи с этим представляет несомненный интерес изучение связи гибели сосен с этим видом нематод.

Целью наших исследований стало изучение очагов бурсафеленхоза сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., выявленных во Владимирской области, и описание эпифитотического процесса при бурсафеленхозе сосны, вызванной ХДН *B. mucronatus*.

Материалы и методы

Очаги вилта сосны *P. sylvestris* L. были обнаружены в сосновых посадках в Гусь-Хрустальном районе Владимирской области в июле 1998 г. Симптомы поражения сосен были сходны с вилтом [2, 3] и с описанием бурсафеленхоза сосен, вызванного стволовой сосновой нематодой *B. xylophilus* [17]. Часть или вся хвоя желтая или ярко-красная, смола из древесины почти не выделяется, отдельные деревья погибли или сломаны ветром. Три очага были расположены на опушке сосновой посадки на южной стороне на расстоянии от 100 до 150 м друг от друга. Четвертый очаг был расположен на просеке с южной стороны. Сосны, с размером ствола 20–25 см на границе посадки имели ветки с желтой или ярко-красной хвоей на нижних, средних ветвях и на вершине.

В каждом очаге отбирали крупные ветки с мелкими веточками с желтыми или ярко-красными иголками. У сломанных ветром деревьев от ствола отпиливали подгнившую древесину с ходами короедов, чередованием темно-синеватых и светлых слоев. У внешне непораженных деревьев счищали кору и топором вырубали куски древесины.

В лаборатории иголки, мелкие и крупные ветки, древесину стволовой части измельчали, разрезали секатором и помещали в воду из расчета 5 г субстрата на чашку Петри. Через 6 ч инкубации древесины в воде подсчитывали нематод; в случае большой их численности сливали суспензию в пронумерованные стаканы. В чашки Петри с субстратом добавляли воду и просматривали под бинокуляром для подсчета нематод (увеличение 6 × 7). Определение нематод проводили по общепринятым в фитогельминтологии методам [17].

Результаты и обсуждение

В результате фитогельминтологического анализа образцов надземных частей сосен, отобранных из трех очагов сосны обыкновенной, пораженной вилтом, установлено наличие в древесине нематоды *B. mucronatus* (табл. 1). Эти фитогельминты обнаружены в небольшом количестве – 1–5 экз. на 5 г щепы в древесине мелких и крупных веток. В древесине ствола с ходами короедов численность бурсафеленхов была значительной (1320 экз. на 5 г

щепы). Значительно меньше бурсафеленхов было в древесине с чередованием темно-синеватых и светлых слоев – 360 экз. на 5 г щепы. В древесине внешне непораженных деревьев бурсафеленхов не обнаружили. У сосен с сим-

птомами бурсафеленхоза ХДН не выявили в иголках и подгнившей древесине. Таким образом, в трех очагах вилта сосен обнаружены ХДН, которые сформировали очаги бурсафеленхоза.

Таблица 1

Результаты фитогельминтологического анализа образцов надземных частей сосен, пораженных вилтом, отобранных в трех очагах во Владимирской области

Table 1

Results of phytohelminthological analysis of samples of above-ground parts of pines affected by wilt, collected in three foci in the Vladimir region

Надземная часть сосны	Численность особей <i>B. mucronatus</i> в пробе (5 г)								
	Очаг 1			Очаг 2			Очаг 3		
	мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.
Иголки	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Мелкие веточки	1	5	2	0	3	1	0	2	0,4
Крупные ветви	1	3	1	1	5	3	1	4	1
Древесина от ствола									
Подгнившая	0	0	0	0	0	0	0	0	0
С ходами короедов	105	2350	1320	5	55	25	1260	3120	2350
С чередованием темных и светлых слоев	210	520	360	180	420	250	220	680	520
Внешне непораженная	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. [Note]. Число проб для анализа – 4 [The number of samples for analysis is 4]

Сущность эпифитотий фитогельминтозов может быть понятна лишь на основе анализа эпифитотического процесса. С одной стороны, это процесс взаимодействия между популяциями фитогельминта и растения-хозяина. С другой стороны, это ряд связанных между собой и возникающих один из другого эпифитотических очагов фитогельминтоза. В последнем определении выражены непрерывность и дискретность эпифитотического процесса, а также (и это главное) намечен переход от отдельных заболеваний растений к массовому поражению, от очагов в лесных биоценозах к эпифитотиям фитогельминтозов в сосновых лесах.

Непрерывность эпифитотического процесса при бурсафеленхозе сосны обусловлена чередованием пребывания возбудителей (ХДН) в растении-хозяине и во внешней среде. Обязательные звенья этого процесса: инвазированное растение – источник инвазии – механизм сохранения и передачи возбудителя из зараженного растения в здоровое, и, наконец, восприимчивое растение, которое, в свою очередь, становится источником инвазии для следующего цикла [16].

Очагом бурсафеленхоза или источником инвазии в эпифитотическом процессе является зараженное хвойной древесной нематодой дерево, в котором живут и заканчивают свое развитие фитогельминты. В природных очагах источниками инвазии являются инвазированные растения разных видов хвойных пород [13, 16]. Поскольку ХДН может размножаться не только в высших растениях, но и на многих видах грибов, которые развиваются в заболелых или погибших соснах, то в отличие от других фитогельминтозов, при которых источником инвазии является живое растение, при бурсафеленхозе источником инвазии могут быть и мертвые деревья, или стволы и ветви, внутри которых на многочисленных грибах могут размножаться ХДН.

Кроме того, на изолятах нематод *B. mucronatus* выявлены бактерии *Pseudomonas fluorescens* – потенциально опасные бактерии патогенного комплекса, вызывающего вилт хвойных пород; ранее этот вид бактерий регистрировали только у нематод *B. xylophilus* в Китае [1]. Бактерии *P. fluorescens* имеются не только у нематод *B. mucronatus*, обитающих в древесине, но и в трансмиссивных личинках

этого вида, переносимых насекомыми. Исследования трансмиссивных личинок нематод *B. mucronatus*, находящихся в имаго усача *Monochamus ursorii* также показали наличие бактерий *P. fluorescens*. Это подтверждает факт тесной связи нематод с данным видом бактерии-симбионта на всех стадиях развития нематоды [1].

Основным механизмом сохранения и передачи возбудителя бурсафеленхоза в эпифитотическом процессе является трансмиссивный, т. е. когда в процессе участвуют специфические насекомые-переносчики: жуки-усачи *Monochamus* spp.

В связи с этим в качестве потенциальных переносчиков ХДН реальную опасность могут представлять виды этого рода, в частности *M. sutor*, *M. gallorevincialis*, *M. ursorii*, широко встречающиеся в Европе и Азии [7, 9, 12, 25].

Изучение всей сложности коэволюционных отношений бурсафеленхов с хозяевами (грибы, сосна и насекомые-переносчики) и бактериями-симбионтами представляет центральную паразитоценологическую проблему.

На рисунке 1 приведена схема паразитоценоза сосны, пораженной бурсафеленхозом. В древесине пораженной сосны присутствует целый комплекс фитопатогенов – бурсафеленхи с бактериями-симбионтами, грибами-базидиомицетами и личинками жуков-усачей, которые при питании древесиной захватыва-

ют совместно грибные споры или гифы, нематод и фитопатогенных бактерий. Эти организмы связаны друг с другом прямыми и обратными связями. Поэтому закономерно, что если один облигатный фитопаразит не наносит существенного вреда и не приводит к гибели хозяина, то паразитоценотическая система «бурсафеленхи = бактерии-симбионты = грибы-базидиомицеты» приводит растение-хозяина – сосну – к гибели, чтобы жуки-усачи, переносчики этих фитопатогенов, имели возможность отложить яйца и, появившиеся личинки жуков, питаясь на древесине, могли закончить свой цикл развития. Взрослые жуки-монохамусы, которые выходят из погибших, зараженных нематодами, грибами и бактериями деревьев, часто содержат в себе личинок бурсафеленхов, споры грибов и бактерий-симбионтов, обеспечивают их доставку к восприимчивому растению-хозяину – зеленым ветвям сосны.

Трансмиссивная фаза цикла бурсафеленхов длится не более полутора месяцев (срок жизни имаго жуков-переносчиков), тогда как пропативная фаза в древесине и на паразитирующем грибе занимает остальную часть годового цикла. В качестве источника инвазии выступает пораженная бурсафеленхозом сосна, в которой фитопатогенные нематоды, бактерии и грибы в погибшем, спиленном или упавшем дереве продолжают питание, пока не повторится новый цикл развития жуков-монохамусов на этих деревьях.

Механизмом сохранения и передачи в эпифитотическом процессе при бурсафеленхозе сосны является специфический трансмиссивный, т. е. когда в процессе участвуют специфические насекомые-переносчики: жуки-усачи (*Monochamus* spp.) (рис. 2).

В распространении возбудителей бурсафеленхоза сосны важную роль играет неспецифический антропогенный механизм сохранения и передачи: перевозка посадочного материала, упаковочной древесной тары, в том числе древесной щепы и рождественских елок с упаковкой, в которых могут сохраняться нематоды и личинки жуков-усачей. Если специфический механизм сохранения и передачи может обеспечить появление новых очагов бурсафеленхоза на расстоянии до 20 км, то при перевозке древесины, зараженной ХДН, эпифитотические очаги могут возникнуть за

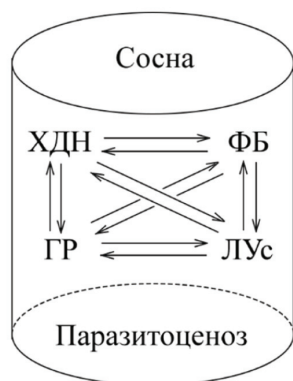


Рис. 1. Схема паразитоценоза сосны, пораженной бурсафеленхозом:

ХДН – хвойная древесная нематода;
ГР – грибы-базидиомицеты; ФБ – бактерии-симбионты;
ЛУс – личинки жука-усача

Fig. 1. Scheme of parasitocenosis of pine affected by bursafelenchosis:

ХДН – coniferous tree nematode; ГР – fungi-basidiomycetes; ФБ – symbiont bacteria; ЛУс – larvae of the Long-horn beetles

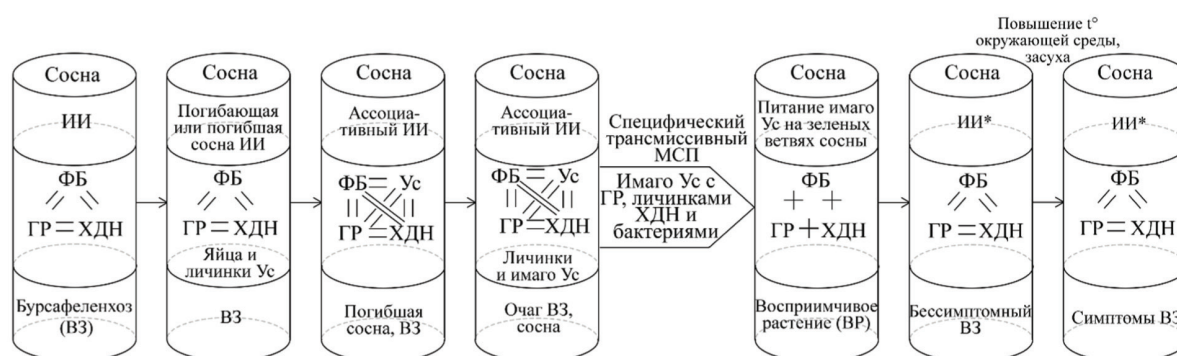


Рис. 2. Схема эпифитотического процесса при бурсафеленхозе (ВЗ) сосны в микроочаге:

ИИ – сосна – источник инвазии; ИИ* – источник инвазии – сосна – без симптомов бурсафеленхоза;
 ВР – восприимчивое растение – сосна; МСП – механизм сохранения и передачи возбудителя бурсафеленхоза
 и сопутствующих организмов паразитозеноза; С – сосна; ГР – грибы базидиомицеты в древесине;
 ФБ – бактерии-симбионты;
 ХДН – хвойная древесная нематода, Ус – переносчики жуки усачи *Monochamus* spp.

Fig. 2. Scheme of the epiphytotic process in bursafelenchosis of pine in the microenvironment:

ИИ – pine – the source of infection; ИИ* – the source of infection – pine – without symptoms of bursafelenchosis;
 ВР – susceptible plant – pine; МСП – the mechanism of preservation and transmission of the causative agent
 of bursafelenchosis and related organisms of parasitocenosis; С – pine; ГР – fungi basidiomycetes in wood;
 ФБ – symbiont bacteria; ХДН – coniferous tree nematode, Ус – carriers of Long-horn beetles *Monochamus* spp.

сотни километров при наличии восприимчивых растений и благоприятных условий окружающей среды (рис. 3).

После фитосанитарных рубок сосен в очагах бурсафеленхоза бревна использовали на строительство бань. В остатках бревен мы обнаружили от 30 до 500 экз. ХДН на 5 г стружек.

В Московской области на двух дачных участках обнаружили поражение бурсафеленхозом сосны горной. В одном случае на дачу завезли сруб бани из Владимирской области, в другом – сосновые дрова, зараженные ХДН. Они послужили источником инвазии для восприимчивых молодых сосен горных. Заражение сосны обыкновенной наблюдали рядом с очагом БЗ. В молодых веточках сосны численность колебалась от 3 до 12 экз. в 5 г стружки. На этих веточках просматривались желтые иголки.

Источником инвазии является заражённое ХДН растение, в котором живут и заканчивают цикл своего развития фитогельмиты [16]. В природных очагах источниками инвазии являются инвазированные растения разных видов сосен. Поскольку ХДН может размножаться не только в высших растениях, но и на многих видах грибов, которые развиваются в заболевших или погибших соснах, то в отличие от других фитогельминтозов, при ко-

торых источником инвазии является живое растение, при бурсафеленхозе источником инвазии могут быть также и мёртвые деревья, стволы, пни, внутри которых на многочисленных грибах могут размножаться ХДН. В древесине пней сосен в 5 г стружки находили свыше 500 экз. ХДН. Ветки спиленных сосен, которые остались вместе с гнилыми стволами, продолжали быть источником инвазии на сосновых посадках.

Очаги типичного бурсафеленхоза в сосняке сохранились в 1999 г. В этом году в результате санитарных рубок все пораженные ХДН деревья были срублены и вывезены на постройку домов. До 2010 года в очагах ХДН ярко выраженного бурсафеленхоза не наблюдали, хотя у отдельных деревьев были ветки с бурными иголками. С эпифитотиологической точки зрения деревья со скрытым течением бурсафеленхоза, инвазированные, но без выраженных симптомов, также опасны, как источники возбудителя инвазии.

В 2010–2011 гг. вновь появились ярко выраженные симптомы бурсафеленхоза сосен, что подтвердил проведенный нами фитогельминтологический анализ веток и древесины. По-видимому, как и для сосновой стволовой нематоды [7, 22], повышение температуры

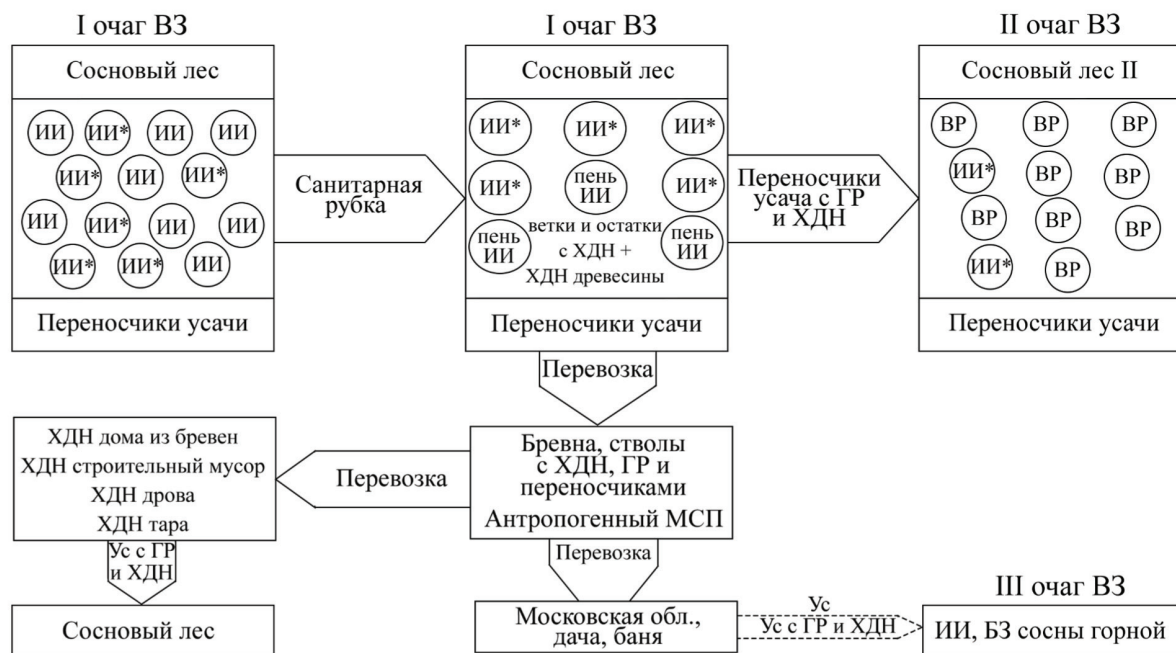


Рис. 3. Схема эпифитотического процесса при бурсафеленхозе (*B. mucronatus*) сосны в сосновых лесах:

ИИ – источник инвазии; ИИ* – источник инвазии без симптомов бурсафеленхоза;
ВР – восприимчивое растение – сосна; МСП – механизм сохранения и передачи возбудителя;
ГР – грибы базидиомицеты в древесине; ХДН – хвойная древесная нематода; Ус – жуки усачи *Monochamus* spp.

Fig. 3. Scheme of the epiphytotic process in bursafelenchosis (*B. mucronatus*) of pine in pine forests:

ИИ – source of infection; ИИ* – source of infection without symptoms of bursafelenchosis;
ВР – susceptible plant – pine; МСП – mechanism of preservation and transmission of the pathogen;
ГР – fungi basidiomycetes in wood; ХДН – coniferous tree nematode; Ус – beetles *Monochamus* spp.

окружающей среды способствует проявлению бурсафеленхоза.

Показательно, что циклы проявления вилта, вызванного ХДН, зачастую проходят синхронно в разных регионах. Очаги бурсафеленхоза во Владимирской области были синхронны с очагами БЗ, вызванного ХДН в Ленинградской области [22]. Причина синхронизации проявления очагов ХДН представляется вероятной из-за того, что в данном случае играют роль изменения погоды – резкое повышение температуры летом вызвало проявление бурсафеленхоза [7, 22]. Возможно, что отсутствие проявления БЗ, вызванного ХДН, в сосновых лесах связано с иммунологическими особенностями (толерантность к бурсафеленхозу) сосен и с тем, что низкие температуры зимой вызывают сокращение плотности популяций грибов и ХДН, которые медленно восстанавливаются летом [4, 9, 12, 26].

Природный эпифитотический очаг бурсафеленхоза – это место пребывания источника возбудителя инвазии и окружающая территория, в пределах которой возможна цирку-

ляция (воспроизведение возбудителя фитогельминтоза среди растущих здесь растений), обусловленная соответствующим механизмом сохранения и передачи [17]. Он является обязательной составной частью и элементарной ячейкой эпифитотического процесса при любой массовой нематодной болезни. В зависимости от особенностей фитогельминтоза, может характеризоваться выраженной тенденцией к расширению бурсафеленхоза сосны. Реальное эпифитотиологическое значение они приобретают тогда, когда эпифитотия фитогельминтоза охватывает растения, имеющие значение для экономической деятельности человека (бурсафеленхоз сосны) [16].

Каждый природный очаг фитогельминтоза функционирует как самостоятельная, популяционно-биологическая система. Значительная поражённость растений в естественных лесных биоценозах позволяет рассматривать эту нематодную болезнь как природно-очаговую инвазию в свете учения Е. Н. Павловского (1964) о природной очаговости болезней [13].

Очаги бурсафеленхоза, существующие в естественных лесных биоценозах, надо считать первичными по своему историческому происхождению, а эпифитотический процесс при этих фитогельминтозах, поразивших растения, зависимым. Этот процесс поддерживает непрерывность существования популяций возбудителя в природных очагах бурсафеленхоза [14, 17, 26].

Поэтому необходимо возвратиться к общим проблемам естественных лесных биоценозов, поскольку паразитарные комплексы (фитогельминт-растение-хозяин) являются только небольшим фрагментом экосистемы. В результате борьбы за существование и естественного отбора на каждом фрагменте происходит формирование комплексов организмов разных видов, приспособленных к существованию в данных условиях и друг с другом. Кроме паразитоценозов, в экосистемы входят множество взаимосвязанных организмов. Каждая паразитарная подсистема фитогельминтоза складывается из популяций, входящих в него видов; каждый вид представляет совокупность его популяций, входящих в разные биоценозы и очаги фитогельминтоза [16, 17, 23].

Существуют многие виды патогенных, сапрофитных, хищных грибов, бактерий, простейших, которые заселяют здоровые, больные, погибающие, мёртвые деревья. В стволах этих деревьев можно обнаружить сапробиотических, хищных нематод, микогельминтов, энтомогельминтов, а также разнообразных насекомых.

Четвертый очаг поражения сосен вилтом (пожелтение, покраснение, побурение хвои, погибающие деревья, сломанные ветром сосны) обнаружен на расстоянии 0,5 км от трех очагов бурсафеленхоза. Однако, в результате фитогельминтологического анализа образцов надземных частей пораженных сосен установлено, что в них обнаружили нематод *Nothotylenchus* sp. в небольшом количестве (2–36 экз. на 5 г щепы) (табл. 2). В древесине ствола с ходами короедов численность нототилленхов была значительной (1250–2200 экз. на 5 г щепы). Значительно больше их было в древесине с чередованием темно-синеватых и светлых слоев – 4070 экз. В древесине внешне непораженных деревьев нототилленхов выявили от 40 до 220 экз. на 5 г щепы. Были обнаружены самки, самцы и многочисленные личинки.

Таблица 2

Результаты фитогельминтологического анализа образцов надземных частей сосен, отобранных в четвертом очаге плохого роста деревьев сосны во Владимирской области

Table 2

The results of phytohelminthological analysis of samples of aboveground parts of pines selected in 4 foci of poor growth of pine trees in the Vladimir region

Надземная часть сосны	Численность нототилленхов (<i>Nothotylenchus</i> sp.) в пробе (5 г)			Численность бурсафеленхов (<i>B. mucronatus</i>)
	мин.	макс.	сред.	
Иголки	0	0	0	0
Мелкие веточки	2	12	6	0
Крупные ветви	6	36	25	0
Древесина от ствола				
Подгнившая	0	0	0	0
С ходами короедов	1250	2200	1740	150
С чередованием темных и светлых слоев	2860	5240	4070	0
Внешне непораженная	40	220	120	0

Примечание. [Note]. Число проб для анализа – 4 [The number of samples for analysis is 4]

В иголках и подгнившей древесине нототилленхов не обнаружили. ХДН обнаружили в относительно небольшом количестве (150 экз. на 5 г щепы) в древесине с ходами короедов.

В 1999 году провели фитосанитарные рубки сосен в очаге вилта. В 2010 году очаг вилта не проявился.

По данным Н. А. Ахматович и др. [4, 9] при обследовании лесонасаждений в древесине

ветровальных деревьев сосен были обнаружены в большой плотности популяции фитогельминтов *Nothotylenchus* spp. Кроме фитогельминтов, присутствовали насекомые и дереворазрушающие грибы. Выяснение роли нематод *Nothotylenchus* sp. в угнетении и гибели сосен требуют дальнейших исследований.

Заключение

Очаги бурсафеленхоза (*B. micronatus*) сосны обыкновенной были обнаружены в сосновых посадках в Гусь-Хрустальном районе Владимирской области. Симптомы фитогельминтоза сосен были сходны с описанием поражения сосен сосновой стволовой нематодой: часть или вся хвоя желтая или ярко-красная, отдельные деревья погибли или сломаны ветром.

В результате фитогельминтологического анализа ХДН были обнаружены в древесине мелких и крупных веток (1-5 экз. на 5 г щепы), стволах с ходами короедов (1310 экз. на 5 г щепы), в древесине с чередованием темно-синеватых и светлых слоев (360 экз. на 5 г щепы). В трех очагах вилта сосен обнаружены ХДН, которые сформировали очаги бурсафеленхоза. В очагах источником инвазии являются инвазированные бурсафеленхами сосны. Поскольку они размножаются не только на хвойных деревьях, источником инвазии возбудителей бурсафеленхоза могут быть и мертвые деревья, пни, лежащие на почве стволы и ветви, внутри которых на многочисленных грибах могут размножаться ХДН.

Основным механизмом сохранения и передачи возбудителя бурсафеленхоза в эпифитотическом процессе выступает трансмиссивный, т. е. когда в процессе участвуют специфические переносчики – жуки-усачи *Monochamus* spp.

В древесине пораженной сосны присутствует целый комплекс фитопатогенов – бурсафеленхи с бактериями-симбионтами, грибами-базидиомицетами и личинками жуков-усачей, которые питаются этой древесиной. Эти организмы связаны друг с другом прямыми и обратными связями. Паразитоценотическая система, которая включает бурсафеленхов, фитопатогенные грибы и бактерии-симбионты, приводит растение-хозяина – сосну – к гибели, чтобы жуки-усачи, переносчики этих фитопатогенов, имели возможность отложить яйца и, появившиеся

личинки жуков, поедая древесину, грибы и бурсафеленхов, могли закончить эпифитотический процесс.

Антропогенный МСП – перевозка зараженного бурсафеленхами посадочного материала, тары, древесины, способствует возникновению очагов бурсафеленхоза за сотни километров при наличии восприимчивых растений и благоприятных условий окружающей среды. Значительное повышение температуры воздуха способствует проявлению симптомов бурсафеленхоза. Бессимптомное проявление бурсафеленхоза сосен связано, по-видимому, с толерантностью сосен к бурсафеленхозу и неблагоприятными климатическими условиями.

В четвертом очаге плохого роста сосен обнаружили в мелких и крупных ветвях, древесине с ходами короедов и с чередованием темно-синеватых и светлых слоев достаточно высокую численность нематод *Nothotylenchus* sp.

Список источников

1. Арбузова Е. Н. Нематоды рода *Bursaphelenchus* и их взаимосвязь с бактериями-симбионтами на хвойных породах: дис. Всероссийский научно-исследовательский институт гельминтологии им. К. И. Скрябина, 2014.
2. Арбузова Е. Н. и др. Заболевание «вилт хвойных пород» и возможные причины его проявления на территории России // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2016. № 4. С. 358-358.
3. Арбузова Е. Н. и др. К вопросу об этиологии заболевания «вилт хвойных пород» на территории России // Доклады Академии наук. 2014. Т. 457, № 6. С. 728-728. <https://doi.org/10.7868/S0869565214240256>
4. Ахматович Н. А. Лесоводственное значение стволовых древесных нематод и биологические особенности фитонематоды *Bursaphelenchus micronatus*: дис. Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С. М. Кирова, 2007.
5. Корма А. М. Эколого-биологические особенности нематод рода *Bursaphelenchus* в условиях Полесья Украины // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2012. № 31. С. 144-148.
6. Круглик И. А. Патогенность дальневосточного изолята стволовой нематоды *Bursaphelenchus micronatus* // Вестник ДВО РАН. 2001. № 1. С. 72-76.
7. Кулинич О. А., Козырева Н. И., Арбузова Е. Н. Сосновая стволовая нематода как угроза хвой-

- ным насаждениям России // Лесохозяйственная информация. 2017. № 3. С. 50-66.
8. Кулинич О. А. и др. Тара-объект возможного заноса карантинных организмов // Защита и карантин растений. 2013. № 3. С. 37-40.
 9. Кулинич О. А., Рысс А. Ю. Древесные нематоды рода *Bursaphelenchus* на территории России // Прикладная нематология. 2006. С. 162-185.
 10. Кулинич О. А. и др. Возможный занос карантинных организмов с древесными упаковочными материалами // Карантин растений. Наука и практика. 2018. № 2. С. 12-16.
 11. Кулинич О. А. и др. Новогодние елки как угроза распространения вредных и патогенных лесных организмов // Карантин растений. Наука и практика. 2018. Т. 4. С. 26.
 12. Орлинский П. Д. Древесные нематоды рода *Bursaphelenchus* – распространение и потенциальная опасность для хвойных лесов России: дис. Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева. 2000.
 13. Павловский Е. Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов. 1964.
 14. Рысс А. Ю. Эволюция жизненных циклов стволовых фитонематод как результат экологической и филогенетической коадаптации с хозяевами и переносчиками // Паразитология. 2023. Т. 57, № 6. С. 450-480. <https://doi.org/10.31857/S0031184723060029>
 15. Рысс А. Ю., Чернецкая А. Ю. Цикл развития *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 (Nematoda: Aphelenchida) // Паразитология. 2009. Т. 43, № 3. С. 206-224.
 16. Шестеперов А. А. Эпифитотииология нематодных болезней растений. М.: Наука, 2021. 446 с
 17. Шестеперов А. А., Савотиков Ю. Ф. Карантинные фитогельминтозы. Кн. 1. М.: Колос, 1995. Т. 463. С. 4.
 18. Arbuzova E. N., Kulinich O. A., Chalkin A. A. et al. Infestation of pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings with the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* Steiner and Buhrer (Nickle) through wood sawdust. *Annals of Forest Science*. 2023; 80 (6). <https://doi.org/10.1186/s13595-023-01174-y>
 19. Dayi M., Akbulut S. Pathogenicity testing of four *Bursaphelenchus* species on conifer seedlings under greenhouse conditions. *Forest Pathology*. 2012; 42 (3): 213-219. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2011.00743.x>
 20. Öztürk N., Akbulut S., Baysal İ. Determination of pathogenicity of *Bursaphelenchus* species on different pine species under natural conditions in Düzce. *Phytoparasitica*. 2019; 47 (1): 89-97. <https://doi.org/10.1007/s12600-018-00708-9>
 21. Ryss A. Y. Origin of the nematode plant parasitism and coevolution of plant parasitic nematodes with their hosts and vectors, with special regard to the aphelenchoidid nematodes. *Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN* 320, Supplement 4. 2016; 127-159.
 22. Ryss A. Y., Mokrousov M. V. The analysis of climatic and biological parameters for the pest spread risk modelling of the wood nematode species *Bursaphelenchus* spp. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). *Parazitologiya*. 2014; 48 (6): 454-460.
 23. Ryss A. et al. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species. *Nematology*. 2005; 7 (3): 393-458. <http://doi.org/10.1163/156854105774355581>
 24. Ryss A. Y. et al. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments. *Parazitologiya*. 2018; 52 (1): 32-40.
 25. Schroeder L. M., Magnusson C. Transmission of *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda) to branches and bolts of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* by the cerambycid beetle *Monochamus sutor*. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1992; 7 (1-4): 107-112.
 26. Tomminen J. The effect of beetles on the dispersal stages of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya & Enda (Nematoda: Aphelenchoididae) in wood chips of *Pinus sylvestris* L. *Entomologica Fennica*. 1992; 3 (4): 195-203. <https://doi.org/10.33338/ef.83729>

Статья поступила в редакцию 10.09.24; одобрена после рецензирования 25.10.24; принята к публикации 07.11.24

Об авторах:

Шестеперов Александр Александрович, доктор биологических наук, профессор лаборатории фитопаразитологии; SPIN-код: 8436-3033, Researcher ID: U-8131-2018, Scopus ID: 57221844507.

Лычагина Светлана Владимировна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией фитопаразитологии; SPIN-код: 2074-6519, Researcher ID: U-7777-2018, Scopus ID: 57226590688.

Щитков Георгий Сергеевич, лаборант-исследователь лаборатории фитопаразитологии.

Вклад авторов:

Шестеперов А. А. – анализ литературы, организация сбора материала, анализ результатов исследования.

Лычагина С. В. – анализ опытных материалов, анализ результатов исследования.

Щитков Г. С. – исследование материала, подготовка рукописи, оформление статьи.

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

References

1. Arbuzova E. N. Nematodes of the genus *Bursaphelenchus* and their relationship with symbiont bacteria on conifers: a dissertation. K. I. Skryabin's All-Russian Research Institute of Helminthology, 2014. (In Russ.)
2. Arbuzova E. N. et al. The disease "wilt of coniferous species" and possible causes of its manifestation on the territory of Russia. *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya = Reports of the Academy of Sciences. Biological Series*. 2016; 4: 358-358. (In Russ.)
3. Arbuzova E. N. et al. To the issue of etiology of the disease "wilt of coniferous species" on the territory of Russia. *Doklady Akademii nauk = Reports of the Academy of Sciences*. 2014; 457 (6): 728-728. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0869565214240256>
4. Akhmatovich N. A. Forestry significance of stem wood nematodes and biological features of the phytonematode *Bursaphelenchus mucronatus*: a diss. S. M. Kirov's St. Petersburg State Forestry Academy, 2007. (In Russ.)
5. Korma A. M. Ecological and biological features of nematodes of the genus *Bursaphelenchus* in conditions of Polesie of Ukraine. *Aktual'nyye problemy lesnogo kompleksa = Actual problems of forest complex*. 2012; 31: 144-148. (In Russ.)
6. Kruglik I. A. Pathogenicity of the Far Eastern isolate of the stem nematode *Bursaphelenchus mucronatus*. *Vestnik DVO RAN = Bulletin of the Far Eastern Branch of RAS*. 2001; 1: 72-76. (In Russ.)
7. Kulinich O. A., Kozyreva N. I., Arbuzova E. N. Pine stem nematode as a threat to coniferous plantations in Russia. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya = Forestry Information*. 2017; 3: 50-66. (In Russ.)
8. Kulinich O. A. et al. Tara-object of possible introduction of quarantine organisms. *Zashchita i karantin rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2013; 3: 37-40. (In Russ.)
9. Kulinich O. A., Ryss A. Tree nematodes of the genus *Bursaphelenchus* on the territory of Russia. *Prikladnaya nematologiya = Applied Nematology*. 2006; 162-185. (In Russ.)
10. Kulinich O. A. et al. Possible introduction of quarantine organisms with wood packaging materials. *Karantin rasteniy. Nauka i praktika = Plant Quarantine. Science and Practice*. 2018; 2: 12-16. (In Russ.)
11. Kulinich O. A. et al. Christmas trees as a threat to the spread of harmful and pathogenic forest organisms. *Karantin rasteniy. Nauka i praktika = Plant Quarantine. Science and Practice*. 2018; 4: 26. (In Russ.)
12. Orlinsky P. D. Tree nematodes of the genus *Bursaphelenchus* – distribution and potential danger for coniferous forests of Russia: diss. K. A. Timiryazev's Moscow Agricultural Academy, 2000. (In Russ.)
13. Pavlovsky E. N. Natural foci of vector-borne diseases in connection with landscape epidemiology of zoonanthroposes. 1964. (In Russ.)
14. Ryss A. Yu. Evolution of life cycles of stem phytonematodes as a result of ecological and phylogenetic coadaptation with hosts and vectors. *Parazitologiya = Parasitology*. 2023; 57 (6): 450-480. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0031184723060029>
15. Ryss A. Y., Chernetskaya A. Y. Development cycle of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 (Nematoda: Aphelenchida). *Parazitologiya = Parasitology*. 2009; 43 (3): 206-224. (In Russ.)
16. Shesteperv A. A. Epiphytology of nematode diseases of plants. M.: Science, 2021; 446. (In Russ.)
17. Shesteperv A. A., Savotikov Y. F. Quarantine phytohelminthoses. Book 1. M.: Kolos, 1995; 463. 4. (In Russ.)
18. Arbuzova E. N., Kulinich O. A., Chalkin A. A. et al. Infestation of pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings with the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* Steiner and Buhner (Nickle) through wood sawdust. *Annals of Forest Science*. 2023; 80 (6). <https://doi.org/10.1186/s13595-023-01174-y>
19. Dayi M., Akbulut S. Pathogenicity testing of four *Bursaphelenchus* species on conifer seedlings under greenhouse conditions. *Forest Pathology*. 2012; 42 (3): 213-219. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2011.00743.x>

20. Öztürk N., Akbulut S., Baysal İ. Determination of pathogenicity of *Bursaphelenchus* species on different pine species under natural conditions in Düzce. *Phytoparasitica*. 2019; 47 (1): 89-97. <https://doi.org/10.1007/s12600-018-00708-9>
21. Ryss A. Y. Origin of the nematode plant parasitism and coevolution of plant parasitic nematodes with their hosts and vectors, with special regard to the aphelenchoidid nematodes. Coevolution of parasites and hosts. Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN 320, Supplement 4. 2016; 127-159.
22. Ryss A. Y., Mokrousov M. V. The analysis of climatic and biological parameters for the pest spread risk modelling of the wood nematode species *Bursaphelenchus* spp. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). *Parazitologiya*. 2014; 48 (6): 454-460.
23. Ryss A. et al. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species. *Nematology*. 2005; 7 (3): 393-458. <http://doi.org/10.1163/156854105774355581>
24. Ryss A. Y. et al. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments. *Parazitologiya*. 2018; 52 (1): 32-40.
25. Schroeder L. M., Magnusson C. Transmission of *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda) to branches and bolts of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* by the cerambycid beetle *Monochamus sutor*. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1992; 7 (1-4): 107-112.
26. Tomminen J. The effect of beetles on the dispersal stages of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya & Enda (Nematoda: Aphelenchoididae) in wood chips of *Pinus sylvestris* L. *Entomologica Fennica*. 1992; 3 (4): 195-203. <https://doi.org/10.33338/ef.83729>

The article was submitted 10.09.24; approved after reviewing 25.10.24; accepted for publication 07.11.24

About the authors:

Alexander A. Shesteporov, Doctor of Biological Sciences, Professor of the Laboratory of Phytoparasitology; SPIN: 8436-3033, Researcher ID: U-8131-2018, Scopus ID: 57221844507.

Svetlana V. Lychagina, Candidate of Biology, Head of the Laboratory of Phytoparasitology, SPIN: 2074-6519, Researcher ID: U-7777-2018, Scopus ID: 57226590688.

Georgy S. Shchitkov, laboratory research assistant in the phytoparasitology laboratory.

Contribution of the authors:

Shesteporov A. A. – literature analysis, arrangement of material collection, analysis of research results.

Lychagina S. V. – analysis of experimental materials, analysis of research results.

Shchitkov G. S. – material research, manuscript preparation, article design.

All authors have read and approved the final manuscript.