

2. ПРОБЛЕМЫ ЛЕСНОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ

УДК 632.4

В.А. Сенашова, Е.А. Шилкина, И.Е. Сафронова

ФИТОПАТОГЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С ХВОЙНЫМИ РАСТЕНИЯМИ НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Введение. Микроорганизмы, ассоциированные с растениями, в том числе хвойными, играют важную роль в их жизни, формируя микробные сообщества филлосферы, ризопланы и ризосферы. Условно состав таких комплексов можно разделить на сапротрофную и патогенную части. Непа-тогенная составляющая выполняет разнообразные функции: синтезирует как дополнительные питательные, так и защитные вещества, фиксирует атмосферный азот, редуцирует аэрозольные поллютанты [Михалева и др., 1965; Возняковская, 1969; Умаров, 1984; Иванчина, Гарипова, 2012; Yadav et al., 2017]. В то же время патогенная компонента, представленная преимущественно грибными формами, может служить причиной угнетенного состояния растения-хозяина и даже вызвать его преждевременную гибель. Лесохозяйственная деятельность человека наряду с некоторыми негативными явлениями природного характера (пожары, ветровалы и т. п.) привели к увеличению площадей, не возобновившихся после рубок, и ослаблению экологических функций леса. В связи с этим одной из насущных задач лесного хозяйства является восстановление ценных коренных древостоев.

Знание видового разнообразия патогенов, вызывающих заболевания сеянцев и саженцев хвойных, крайне необходимо специалистам сферы лесовозобновления для коррекции агротехнических мероприятий и контроля качества посадочного материала. В настоящее время, наряду с классическими методами диагностики патогенных организмов, все шире применяются и молекулярно-генетические, позволяющие осуществлять фитопатологический мониторинг на высоком современном уровне. Стоит отметить, что все применяемые способы идентификации имеют как преимущества, так и недостатки. Так, идентификация по морфологическим признакам в

ряде случаев более оправданна: когда у патогенов имеются четкие анатомические характеристики, она менее затратна как по времени, так и по расходным материалам. Молекулярно-генетические методы позволяют выявить патогенные организмы на ранней стадии их развития и успешно применяются при работе с трудно идентифицируемыми видами заболеваний, что сложно осуществить при использовании классических методик [Баранов и др., 2012; Ndobe, 2012; Алимова и др., 2014; Баранов, 2014]. В то же время применение генетических методов сопряжено с рядом трудностей: ингибирование ПЦР по причине засмолённости или другого сильного загрязнения образцов, проблемы в разделении ампликонов различных видов грибов, имеющих близкий молекулярный вес, нестабильное получение качественных сиквенсов, отсутствие совпадений полученных нуклеотидных последовательностей с имеющимися в генетических базах данных [Шилкина и др., 2018a].

Исходя из вышеизложенного, цель данных исследований – изучение видового разнообразия патогенных микромицетов хвойных на территории Средней Сибири как в искусственных, так и естественных насаждениях.

Методика исследования. В искусственных и естественных насаждениях Красноярского края сотрудниками лаборатории лесной фитопатологии отдела защиты леса и государственного лесопатологического мониторинга, отдела мониторинга состояния лесных генетических ресурсов Филиала ФБУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Красноярского края» и лаборатории микробиологии и экологической биотехнологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН регулярно проводятся фитопатологические осмотры и отбор образцов поврежденных растений для дальнейшего изучения. Также фитопатологическому анализу подвергаются образцы семян и саженцев хвойных, направляемых для анализа работниками лесничеств Красноярского края, Республик Хакасия и Тыва. В предлагаемой работе приводятся данные за период с 2010 по 2020 г. Материал исследования представлен как целыми растениями (сеянцы/самосев), так и отдельными их частями (хвоя, побеги, корни и т. п.) следующих видов хвойных: *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* Du Tour, *P. strobus* L., *P. mugo* Turra, *Picea obovata* Ledeb, *Pic. mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb, *Larix sibirica* Ledeb, *Juniperus communis* L., *J. sabina* L., *Abies sibirica* Ldb. Всего за последние десять лет было проанализировано более 7000 образцов. Список лесничеств, на территории которых проводили работы по изучению видового разнообразия фитопатогенных микромицетов хвойных, приведен в табл. 1.

Таблица 1

Распределение лесничеств по лесорастительным зонам¹
Distribution of forestry enterprises by forest vegetation zones
(according to the decree of the Ministry of the Natural Resources
and Ecology of the Russian Federation, 2016)

Лесорастительная зона	Лесничество
Таежная	Абанское, Ачинское, Богучанское, Большемуртинское, Гремучинское, Долгомостовское, Енисейское, Казачинское, Манзенское, Мотыгинское, Пировское, Пойменское, Таежинское, Тинское, Тюхтетское, Усольское, Эвенкийское
Лесостепная	Боградское*, Боготольское, Большемуртинское, Дзержинское, Дивногорское, Емельяновское, Иланское, Канское, Маганское, Мининское, Минусинское, Назаровское, Сухобузимское, Туимское*, Ужурское, Уярское
Южно-Сибирская горная	Верхнеманское, Горячегорское*, Дивногорское, Ермаковское, Манское, Саяно-Шушенское, Таштыпское*, Балгазынское**, Усинское. Природный парк «Ергаки», Национальный парк «Столбы»

* Лесничество расположено на территории Республики Хакасия.

** Лесничество расположено на территории Республики Тыва.

В процессе изучения состояния семян в лесопитомниках первоначально проводили рекогносцировочное обследование посевов. При обнаружении очагов заболеваний осуществляли более детальный осмотр согласно стандартным методам [Семенкова, Соколова, 1992]. Для дальнейшего лабораторного исследования образцы семян с признаками поражения отбирали методом отбора проб по диагонали [Инструментальные..., 2020]. Сеянцы, к которым планировали применить молекулярно-генетические методы, выкапывали с небольшим комом земли, их количество в каждой возрастной группе было не менее 30 штук. Для контроля проводили отбор растений без признаков поражения. Также анализировали

¹ Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. Приказ № 367 от 18.08.2014 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации» и Перечня лесных районов Российской Федерации (с изменениями на 21.03.2016). М.: Мин-во природ. рес. и экол. РФ, 2016.

растения, направленные в Центр защиты леса Красноярского края – филиал ФБУ «Рослесозащита» работниками лесничеств.

Использовали классические методы исследования (макроскопический, микроскопический и микологический) [Семенкова, Соколова, 1992; Методы мониторинга..., 2004; Федоров, 2004].

Внешний вид больных органов растений и морфологию плодовых тел грибов изучали с помощью бинокля МБС-10 при увеличении $\times 8,4$. На основании этих манипуляций образцы с одного растения (при изучении подроста) или из одной партии (образцы с питомника) разбивали на группы по однородности внешних признаков. Дальнейшему микроскопированию подвергали часть образцов из каждой сформированной группы. Для определения возбудителя болезни с образцов, имеющих признаки грибной инфекции, делали тонкие поперечные срезы. В ряде случаев для выделения патогенов (анаморфных микромицетов) применяли раскладку пораженных растений (их частей) на агаризованные питательные среды. Более детально поврежденные ткани растений и особенности строения микромицетов исследовали с помощью микроскопа МИКМЕД-2 с применением системы фазового контраста при общем увеличении $\times 420$. Фотографии срезов плодовых тел получены с помощью электронного микроскопа ТМ-1000. Идентификацию видов грибов проводили с помощью справочной литературы [Butin, 1973; Barnett, Hunter, 1999; Sinclair, Lyon, 2005; Щедрова, 1964, 1965, 1979]. При определении учитывали тип спороношения, строение плодовых тел, размер спор и характер их расположения.

В рамках работ по формированию единой базы данных Российского центра защиты леса в 2014–2016 гг. проведено обследование 26 лесных питомников с применением молекулярно-генетических методов. ДНК из тканей семян для определения грибов на уровне родов данным способом выделяли ЦТАБ-методом [Падутов и др., 2007]. ПЦР-анализ выполняли с применением готовой смеси ScreenMix-HS (ЗАО «Евроген») согласно инструкции фирмы-производителя. В процессе исследования использовали универсальные праймеры ITS1 и ITS4, фланкирующие регион рДНК: ITS1 – 5.8 S рРНК – ITS2 [White et al., 1990]. Электрофоретическое разделение ампликонов проводили в 2%-м агарозном геле. Анализируемые ПЦР-продукты вырезали из геля и секвенировали на анализаторе ABI Prism 310 (Applied Biosystems) с использованием набора BidDye Terminator Sequence Kit v. 1.1. в соответствии с протоколом компании-изготовителя. Нуклеотидные последовательности анализировали в программе BLAST в открытой базе данных на сайте GenBank NCBI [The National Center..., 2017]. Для

анализа использовали только те результаты, которые имели совпадение с данными GenBank не менее 99%.

Наименования выявленных таксонов грибов приведены по Index Fungorum.

Результаты исследования. Фитопатогенные микромицеты способны заражать растение-хозяина на любом этапе онтогенеза, поражая при этом ассимиляционный, корневой и генеративный аппараты, вызывать заболевания побегов, снижать всхожесть семян и т. п. Древесные растения, в том числе и хвойные, наиболее уязвимы в молодом возрасте (всходы, сеянцы/самосев, подрост) в виду физиологических особенностей.

Преимущественно применяли классические методы определения патогенов, но в ряде случаев использовали и молекулярно-генетическую идентификацию. Результаты диагностики заболеваний на основе анатомо-морфологических особенностей патогенов выявили 25 видов грибов, развивающихся в филлосфере хвойных (см. табл. 2). Часть патогенов встречается как в питомниках, так и естественных насаждениях. Это *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley et Millar, *L. pinastri* (Schard.) Chevall, *Cyclaneusma minus* (Butin) Di Cosmo, Peredo et Minter, *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous (= *Phacidium infestans* Karst.), *Pestalotia hartigii* Tubeuf Sacc. Syll. (анаморфа аскомицета *Truncatella hartigii* (Tubeuf) Steyaert), *Sclerophoma pithyophila* (Corda) Hohn. (анаморфа аскомицета *Sydowia polyspora* (Bref. et Tavel) E. Müll), *Meria laricis* Vuill. (анаморфа аскомицета *Rhabdocline laricis* (Vuill.) Stone).

Всему ареалу сосны (*Pinus* L.) сопутствуют сумчатые грибы рода *Lophodermium* Chevall. (*L. seditiosum* и *L. pinastri*). Наиболее экономически значимым является *L. seditiosum*, способный вызывать эпифитотии в лесопитомниках, при этом доля зараженных сеянцев может достигать 100%. Более подробно распространение указанных аскомицетов и оценка их климатического ареала рассмотрены в работах Н.А. Кузьминой и Н.М. Чебаковой [Kuz'mina et al., 2015; Tchebakova et al., 2016].

Заболевание пожелтение хвои сосны обыкновенной, вызываемое аскомицетом *C. minus* обнаружено нами на территории лесных питомников, чистых культур и естественных лесов Балгазынского, Емельяновского, Енисейского, Иланского, Манского, Сухобузимского и Туимского лесничеств. Данный гриб в России относят к группе грибов-возбудителей малоизученных болезней молодняков и взрослых насаждений хвойных пород [Жуков и др., 2013].

Таблица 2

Диагностированные микромицеты, вызывающие заболевания филлосферы хвойных

Diagnosed micromycetes causing diseases of the conifers' phyllosphere

Микромицета	Растение-хозяин									
	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	<i>Pinus strobus</i> L.*	<i>Pinus mugo</i> Turra*	<i>Picea obovata</i> Ledeb	<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb	<i>Larix sibirica</i> Ledeb	<i>Juniperus communis</i> L.	<i>Juniperus sibirica</i> L.	<i>Abies sibirica</i> Ldb.
<i>Lophodermium seditiosum</i> Minter, Staley et Millar	+	+								
<i>Lophodermium pinastri</i> (Schard.) Chevall	+	+								
<i>Lophodermium nitens</i> Darker			+							
<i>Lophodermium piceae</i> (Fuckel) Höhn (= <i>Lophodermium abietis</i> Rostr.)					+	+				
<i>Lophodermium juniperinum</i> Fr. de Not							+	+		
<i>Lirula macrospora</i> (R. Hartig) Darker) (= <i>Lophodermium macrosporum</i> Hart.)					+	+				
<i>Lophodermella sulcigena</i> (Link) Höhn (= <i>Hypodermella sulcigena</i> (Rostr.) Tub.)	+	+								
<i>Gremmenia infestans</i> (P. Karst.) Crous) (= <i>Phacidium infestans</i> Karst.)	+	+			+			+	+	
<i>Cyclaneusma minus</i> (Butin) Di Cosmo, Peredo et Minter	+			+						
<i>Hypodermella laricis</i> Tubeuf							+			
<i>Herpotrichia nigra</i> R. Hartig.										+
<i>Coleosporium</i> sp.	+									
<i>Chrysomyxa abietis</i> (Wallr.) Unger.					+					
<i>Chrysomyxa ledi</i> (Alb. et Schwein.) de Bary					+					
<i>Chrysomyxa woroninii</i> Tranzschel					+					

Микромицета	Растение-хозяин									
	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	<i>Pinus strobus</i> L.*	<i>Pinus mugo</i> Turra*	<i>Picea obovata</i> Ledeb	<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britton, Sterns et Poggendb	<i>Larix sibirica</i> Ledeb	<i>Juniperus communis</i> L.	<i>Juniperus sibirica</i> Ldb.	<i>Abies sibirica</i> Ldb.
<i>Melampsora larici-populina</i> Kleb.							+			
<i>Melampsorella caryophyllacearum</i> (DC.) J. Schröt.										+
<i>Pucciniastrum</i> sp.										+
<i>Pestalotia hartigii</i> Tubeuf Sacc. Syll. (анаморфа аскомицета <i>Truncatella hartigii</i> (Tubeuf) Steyaert)	+								+	
<i>Sclerophoma pithyophila</i> (Corda) Hohn. (анаморфа аскомицета <i>Sydowia polyspora</i> (Bref. et Tavel) E. Müll)	+	+								
<i>Hendersonia acicola</i> Munch. et Tub	+	+								
<i>Lecanosticta acicola</i> (Thüm.) Syd.	+									
<i>Dothistroma septosporum</i> (Dorogin) M. Morelet	+									
<i>Meria laricis</i> Vuill. (анаморфа аскомицета <i>Rhabdocline laricis</i> (Vuill.) Stone)							+			
<i>Rhizosphaera pini</i> (Corda) Maubl										+

* Произрастали в частных коллекциях.

Фацидиоз хвойных (возбудитель *G. infestans*) приурочен к территориям, где высота снежного покрова составляет не менее 40–50 см, и за последние 10 лет был отмечен в Абанском, Большемуртинском, Гремучинском, Держинском, Енисейском, Ермаковском, Манзенском, Мотыгинском, Канском, Таежинском, Пойменском и Усинском лесничествах, а также в парке «Ергаки», как в лесопитомниках, так и естественных лесах.

Аскомицет *Lirula macrospora* (R. Hartig) Darker, вызывающий обыкновенное шютте ели, нами был обнаружен на подросте и взрослых деревьях в Большемуртинском, Емельяновском, Ермаковском, Мининском, Сухобузимском, Усинском, Эвенкийском лесничествах и в парках «Столбы» и «Ергаки».

Низинное шютте ели (возбудитель *L. piceae* (Fuckel) Höhn) диагностировали в Большемуртинском, Емельяновском, Ермаковском и Сухобузимском лесничествах.

Обыкновенное шютте можжевельника (*L. juniperinum* Fr. de Not) было обнаружено на территории Емельяновского, Усинского, Эвенкийского лесничеств и в парке «Ергаки».

Шютте лиственницы, вызываемое сумчатым грибом *Hypodermella laricis* Tubeuf, диагностировано в Большемуртинском, Маганском и Эвенкийском лесничествах, как в естественных лесах, так и искусственных насаждениях. Установлено, что лиственница младшего возраста страдает от мериоза (возбудитель *M. laricis* Vuill.). Это заболевание обнаружено в лесопитомниках и естественных насаждениях Большемуртинского, Емельяновского, Ермаковского, Мининского, Туимского и Ужурского лесничеств.

В лесах и искусственных насаждениях Емельяновского, Ермаковского, Иланского и Туимского лесничеств поражение листового аппарата у *Pinus* sp. вызывает *Lophodermella sulcigena* (Link) Höhn.

В лесах Западного Саяна (парк «Ергаки», Усинское лесничество) побеги пихты сибирской поражает сордариомицет *Herpotrichia nigra* R. Hartig., вызывающий бурое шютте. Избыточное увлажнение, характерное для данной местности, большая густота древостоя, приводящая к скапливанию снега в кронах, сформировали сочетание условий, способствующих развитию этого заболевания.

Распространенность заболеваний, вызываемых ржавчинными грибами, во многом определяется наличием промежуточных растений-хозяев (при полном цикле развития патогена), а также сочетанием различных факторов внешней среды (особенности рельефа, климатические условия и т. д.). На территории лесных питомников (лесостепная зона) из заболеваний данного типа нами был отмечен колеоспороз (возбудитель *Coleosporium* sp.) на сеянцах сосны обыкновенной (Назаровское, Ужурское, Уярское и Туимское лесничества).

На территории парка «Столбы» поражение хвои и побегов ели сибирской вызывают *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger. и *Ch. woroninii* Tranzschel. Родственный этим грибам *Ch. ledi* (Alb. et Schwein.) de Bary обнаружен нами в Большемуртинском, Ермаковском, Таежинском и Эвенкийском лесничествах.

Ржавчинный гриб *Melampsorella caryophyllacearum* (DC.) J. Schröt. вызывает системное поражение пихты, сопровождающееся образованием ведьминых метел, раковыми опухолями на ветвях и стволах, ржавчиной хвои на пораженных побегах. Нами патоген был отмечен в лесах Дивно-

горского, Ермаковского, Усинского лесничеств и в парках «Столбы» и «Ергаки». Причем в ряде случаев отмечено совместное присутствие *M. caryophyllacearum* и *H. nigra*.

В древостоях Южно-Сибирской горной зоны хвою пихты поражают представители *Pucciniastrum* sp. (Ермаковское лесничество, парк «Ергаки») и *Rhizosphaera pini* (Corda) Maubl (парки «Ергаки» и «Столбы», Усинское лесничество).

Из ржавчинных заболеваний лиственницы нами диагностирована лиственничная ржавчина тополя (возбудитель *Melampsora larici-populina* Kleb.) в Большемуртинском, Дивногорском, Емельяновском, Сухобузимском, Тинском и Туимском лесничествах.

В лесных питомниках Маганского, Тинского и Уярского лесничеств на сосне обыкновенной и в декоративных посадках можжевельника обыкновенного в Туимском лесничестве обнаружен анаморфный гриб *P. hartigii* Tubeuf Sacc. Syll.

Интересной находкой является обнаружение анаморфного микромицета *Lecanosticta* sp., по морфологическим признакам совпадающего с *L. acicola* (Thüm.) Syd. – возбудителем коричневого пятнистого ожога хвои – опасного заболевания хвои сосны, вызывающего её отмирание и опадение, задержку роста саженцев и молодых деревьев. Данный патоген обнаружен на 2- и 3-летних сеянцах сосны обыкновенной, произраставших на территории Маклаковского питомника Енисейского лесничества Красноярского края (см. рис. 1,а). Следует отметить, что указанный организм является объектом пристального изучения фитопатологов в мировом сообществе из-за его высокой пластичности по отношению к новым хозяевам и условиям окружающей среды [Скрипка, Сурина, 2013; Cleary et al., 2019; van der Nest et al., 2019]. На территории России *L. acicola* является объектом внешнего карантина и считается источником серьезной опасности для сосновых лесов на территории РФ [Жуков, Жуков, 2008].

При лесопатологическом осмотре чистых культур сосны обыкновенной, заложенных в 2015 г., работники Саяно-Шушенского лесничества обратили внимание на незнакомый им тип поражения хвои деревьев. В результате фитопатологического анализа авторами на поступивших образцах хвои обнаружен возбудитель пятнистого ожога хвои (красной пятнистости) – *Dothistroma septosporum* (Dorogin) M. Morelet (см. рис. 1,б). Полученные данные согласуются с результатами исследований А.М. Жукова [Жуков и др., 2013].

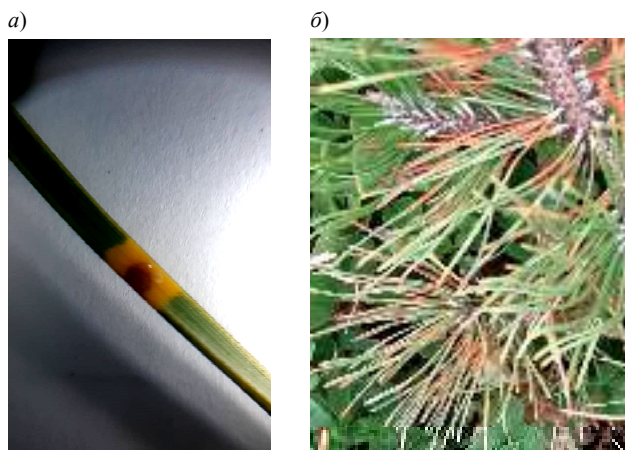


Рис. 1. Внешний вид хвои сосны обыкновенной: а) при поражении коричневым пятнистым ожогом хвои; б) при поражении пятнистым ожогом хвои

Fig. 1. Scots pine needles appearance: а) brown spot needle blight of Scots pine; б) red band needle blight of Scots pine

Учитывая незначительное количество образцов хвои с признаками коричневого пятнистого ожога и красной пятнистости, переданных для фитопатологического анализа, в дальнейшем планируется выезд на территорию лесничеств для сбора образцов и последующего генетического определения/подтверждения вида патогенов.

В северных лесничествах Красноярского края (территория Красноярского Приангарья) подрост сосны страдает от язвенного (биатореллового) рака, вызываемого *Sarea difformis* (Fr.) Fr. (= *Biatorrella difformis* (Fr.) Vain). При этом наибольшая распространенность соснового подростка, инфицированного данным патогеном, зарегистрирована в лишайниковой группе типов леса [Сенашова и др., 2019].

Следует отметить, что в ряде случаев хозяйственная деятельность человека благоприятствует распространению патогенных организмов. Так, бесконтрольная добыча кедрового ореха способствует увеличению числа деревьев сосны кедровой сибирской, пораженных ржавчинным грибом *Cronartium pini* (Willd.) Jøst., являющегося причиной смоляного рака.

Среди микромицетов, снижающих качество семян хвойных, выявлены представители родов *Alternaria* Nees, *Fusarium* Link, *Verticillium* Nees, *Cladosporium* Link, *Trichothecium* Link., а также ржавчинный гриб

Pucciniastrum areolatum (Fr.) G.H. Otth. Следует отметить, что к этой же группе можно отнести возбудителя ржавчинного рака пихты *M.caryophyllacearum*, поскольку установлено, что у сильно пораженных деревьев, имеющих ведьмины метлы, уменьшаются размеры и количество проросших пыльцевых зерен, сокращаются размеры шишек, почти на треть падает всхожесть семян [Бажина, Аминев, 2007].

Были также исследованы сообщества ризопланы на наличие патогенных микромицетов. Преимущественно образцы были представлены сеянцами *P. sylvestris*, *P. sibirica* и *Picea obovata*. Метод влажной камеры позволил обнаружить анормальные грибы *Alternaria* sp., *Fusarium* sp., *Verticillium* sp., *Cylindrocarpum* sp. и *Mucor* sp.

Часть образцов сеянцев за период 2014–2016 гг. была подвергнута молекулярно-генетическому анализу, результаты которого обнаружили представителей 13 родов патогенных и условно-патогенных грибов – возбудителей болезней посадочного материала: *Phoma* Sacc. и *Didymella* Sacc. (фомоз), *Alternaria* Nees (альтернариоз), *Cladosporium* Link (оливково-зеленая плесень, кладоспориоз), *Rhizoctonia* DC. (ризоктониоз), *Lophodermium* Chevall. (шютте настоящее или обыкновенное), *Gremmenia* Korf. (шютте снежное), *Sclerophoma* Höhn. (телеоморфа – *Sydowia* Bres.) (склерофомоз), *Typhula* (Pers.) Fr. (выпревание сеянцев), *Botrytis* P. Micheli ex Pers. (серая гниль), *Gremmeniella* M. Morelet (= *Scleroderris* (Fr.) Bonord.) (склеродерриоз), *Septorioides* Quaedvl., Verkley et Crous (пятнистость хвои) и *Epicoccum* Link (эпикоккоз) (см. рис. 2 и табл. 3).

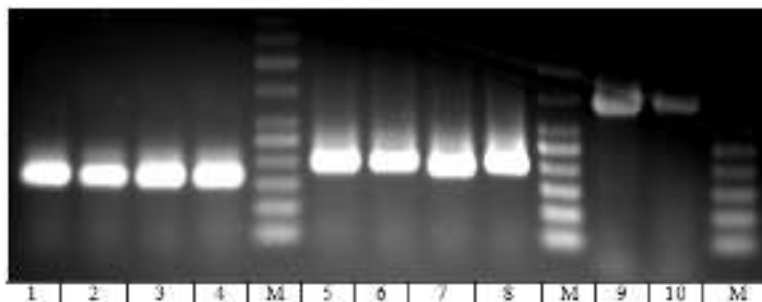


Рис. 2. Пример электрофореграммы ПЦР-продуктов ДНК некоторых фитопатогенных грибов: 1–4 – р. *Alternaria* Nees; 5–8 – р. *Sclerophoma* Höhn.; 9–10 – р. *Lophodermium* Chevall.; М – маркер молекулярного веса – стандарт 50 bp

Fig. 2. Example of the electropherogram of some phytopathogenic fungi DNA PCR products: 1–4 – genus *Alternaria* Nees; 5–8 – genus *Sclerophoma* Höhn.; 9–10 – genus *Lophodermium* Cheval.; M – molecular weight marker – standard 50 bp

Таблица 3

Представленность фитопатогенных грибов в питомниках Красноярского края и Республики Хакасия, диагностированных молекулярно-генетическим методом

Representation of phytopathogenic fungi in forest nurseries of the Krasnoyarsk Territory and the Republic of Khakassia diagnosed by the molecular genetic method

Род гриба	Лесные питомники	Лесорастительные зоны
<i>Alternaria</i> Nees	Большеулуйский, Ермаковский, Пировский, Сухобузимский, Таловский, Горячегорский*	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная
<i>Botrytis</i> P. Micheli ex Pers.	Кемчугский	Лесостепная
<i>Cladosporium</i> Link	Долгомостовский, Ермаковский, Кемчугский, Решотинский, Тасеевский, Шалинский, Горячегорский*	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная
<i>Didymella</i> Sacc.	Долгомостовский, Кемчугский, Мининский, Ужурский, Горячегорский*	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная
<i>Epicoccum</i> Link	Горячегорский*	Южно-Сибирская горная
<i>Gremmenia</i> Korf.	Абанский, Ермаковский, Маклаковский, Решотинский, Таловский	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная
<i>Gremmeniella</i> M. Morelet	Таловский	Лесостепная
<i>Lophodermium</i> Chevall.	Абанский, Верхнеманский, Ермаковский, Иланский, Кемский, Кемчугский, Маганский, Маклаковский, Решотинский, Таежный, Таловский, Тасеевский, Ужурский, Шалинский	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная
<i>Phoma</i> Sacc.	Абанский, Большеулуйский, Долгомостовский, Ермаковский, Казырский, Кемчугский, Маклаковский, Мининский, Решотинский, Сухобузимский, Таежный, Таловский, Тасеевский, Тинский, Ужурский, Уярский, Шалинский, Боградский*, Горячегорский*, Верхнеташтыпский*	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная

Род гриба	Лесные питомники	Лесорастительные зоны
<i>Rhizoctonia</i> DC.	Решотинский, Тасеевский, Горячегорский*, Верхнеташтыпский*	Таежная, Южно-Сибирская горная
<i>Sclerophoma</i> Höhn.	Абанский, Дзержинский, Ермаковский, Таловский, Тасеевский	Таежная, лесостепная, Южно-Сибирская горная
<i>Septorioides</i> Quaedvl., Verkley et Crous	Таловский	Лесостепная
<i>Typhula</i> (Pers.) Fr.	Абанский, Кемский, Маганский, Решотинский, Таежный, Тинский	Таежная, лесостепная

* Питомник расположен на территории Республики Хакасия.

Лесные питомники, расположенные в зоне лесостепи, характеризовались большим разнообразием микробного сообщества, в составе которого еще присутствовали и плесневые грибы родов *Rhizopus* Ehrenb., *Aspergillus* P. Micheli и *Penicillium* Link, а также водоросли. В питомниках Хакасии не были выявлены возбудители серой гнили, снежного, обыкновенного и настоящего шютте, склеродерриоза, склерофомоза, выпревания семян и пятнистости хвои, в Красноярском крае не был обнаружен эпикокз.

Для всех древесных пород, выращиваемых в настоящее время в питомниках Красноярского края и Республики Хакасия (*P. sylvestris*, *P. sibirica* и *Picea obovata*), встречались патогенные микромицеты шести родов – *Phoma*, *Didymella*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Gremmenia* и *Sclerophoma*. По частоте встречаемости среди них доминируют возбудители фомозов.

Опираясь на полученные данные, согласимся с мнением ряда ученых о недооцененности роли грибов р. *Phoma* в патогенезе семян хвойных пород [Алимова и др., 2014; Баранов и др., 2012; Баранов, 2014, Середич, 2017]. Одновременно нельзя не отметить, что, по данным зарубежных исследователей [Aveskamp et al., 2008; Zimowska, 2011; Golzar et al., 2015], в целом внутри таксона *Phoma* доля патогенных видов считается незначительной. Наиболее подробно представленные результаты молекулярно-генетической диагностики и встречаемость обнаруженных видов освещены в работе Е.А. Шилкиной с соавторами [20186].

Обращает на себя внимание, что по результатам молекулярно-генетического анализа анаморфный микромицет *S. pithyophila* (возбудитель

склерофомоза) занимает третье место по частоте встречаемости на изученных территориях и составляет 9% от числа всех выявленных микозов семян [Шилкина и др., 2018б]. При этом стволы семян нередко имели искривления в виде латинской буквы S (см. рис. 3,а), что соответствует первому типу протекания инфекционного процесса согласно Э.С. Соколовой [Соколова, 1984]. До этого склерофомоз крайне редко регистрировали на территории Средней Сибири, в том числе в лесных питомниках (Тинское и Мининское лесничества), однако его идентификацию проводили классическим способом (рис. 3,б,в) [Сенашова, 2010].



Рис. 3. *Sclerophoma pithyophila* (Corda) Hohn. на *Pinus* sp.: а – внешний вид сеянцев сосны обыкновенной, пораженных склерофомозом; б – открытая пикнида *S. pithyophila* (x 200); в – хвоя *Pinus sibirica* Du Tour с пикнидами патогена

Fig. 3. *Sclerophoma pithyophila* (Corda) Hohn on *Pinus* sp.: а – appearance of Scots pine seedlings infected by *S. pithyophila*; б – open pycnidium of *S. pithyophila* (x 200); в – needles of *Pinus sibirica* Du Tour with pathogen pycnidia

Полученные результаты указывают, что в лесной практике целесообразно использовать комплексный подход, совмещающий как классические, так и современные приемы диагностики.

Исходя из вышеизложенного, считаем, что патогенная компонента микобиоты хвойных достаточно «наполненная», особенно принимая во внимание, что части хвойных растений являются субстратом, сложно колонизируемым из-за высокого содержания трудно разлагаемых веществ.

Выводы. Многолетние исследования видового разнообразия микромицетов хвойных на территории Средней Сибири выявили представителей

36 родов, относящихся к различным систематическим группам: *Lophodermium* Chevall., *Lophodermella* Höhn., *Cyclaneusma* DiCosmo, Peredo et Minte, *Gremmenia* Korf., *Hypodermella* Tubeuf, *Lirula* Darker, *Sarea* Fr., *Herpotrichia* Fucke, *Gremmeniella* M. Morelet, *Coleosporium* Lév., *Chrysomyxa* Unger, *Melampsora* Castagne, *Melampsorella* J. Schröt., *Pucciniastrum* G.H. Otth., *Cronartium* Fr., *Typhula* (Pers.) Fr., *Mucor* Fresen., *Rhizosphaera* L. Mangin et Har, *Pestalotia* De Not., *Sclerophoma* Höhn. (телеоморфа – *Sydowia* Bres.), *Stagonospora* (Sacc.) Sacc. (= *Hendersonia* Berk.), *Lecanosticta* Syd., *Dothistroma* Hulbary, *Fusarium* Link, *Meria* Vuill. (телеоморфа – *Rhabdocline* Syd.), *Phoma* Sacc., *Didymella* Sacc., *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Link, *Rhizoctonia* DC., *Botrytis* P. Micheli ex Pers., *Septoriooides* Quaedvl., Verkley et Crous, *Epicoccum* Link, *Trichothecium* Link., *Verticillium* Nees., *Cylindrocarpon* Wollenw. (телеоморфа – *Neonectria* Wollenw.). Идентифицированные патогены вызывают преждевременную гибель ассимиляционного аппарата, нарушают деятельность корневой и проводящих систем, снижают качество семян хвойных растений.

Благодарности. Работа выполнена при частичной поддержке проекта РФФИ 20-05-00540 и в рамках базового проекта «Снижение рисков возрастающего воздействия болезней и вредителей на лесные экосистемы в условиях глобальных изменений окружающей среды» (№ 0287-2021-0011), государственной координационной программы развития биотехнологий в Российской Федерации на 2011–2020 гг., а также государственного задания Минобрнауки России на выполнение коллективом научной лаборатории «Защита леса» проекта «Фундаментальные основы защиты лесов от энтомо- и фитовредителей в Сибири» (№ FEFE – 2020-0014).

Библиографический список

Алимова Т.С., Сиволопов В.А., Карпеченко Н.А., Шишкина О. К., Пантелеев С.В., Ковалевич О. А. Применение методов молекулярной генетики для анализа наличия фитопатогенов в лесных насаждениях и питомниках Российской Федерации // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 35–41.

Бажина Е.В., Аминев П.И. Особенности семеношения и морфологии побегов деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком // Лесной журнал. 2007. № 3. С. 7–13.

Возняковская Ю.М. Микрофлора растений и урожай. Л.: Колос, 1969. 240 с.

Баранов О.Ю., Ярмолович В.А., Пантелеев С.В., Купреенко Д.Г. Молекулярно-генетическая диагностика грибных болезней в лесных питомниках // Лесное и охотничье хозяйство. 2012. № 6. С. 21–29.

Баранов О.Ю. Молекулярная фитопатология: современные подходы и основные направления диагностики болезней древесных растений // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 42–45.

Жуков А.М., Жуков Е.А. Результаты мониторинга фитопатогенных грибов в лесах Дальнего Востока // Лесохозяйственная информация. 2008. № 6–7: 52–64.

Жуков А.М., Гниненко Ю.И., Жуков П.Д. Опасные малоизученные болезни хвойных пород в лесах России / Всерос. науч.-исслед. ин-т лесоводства и механизации лесн. хоз-ва. 2-е изд., испр. и доп. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 128 с.

Иванчина Н.В., Гаршова С.Р. Влияние ростстимулирующих бактерий (PGPB) на продуктивность и устойчивость растений // Агрохимия. 2012. № 7. С. 87–95.

Инструментальные методы исследований почв и растений: [электрон. учеб.-метод. комплекс]. URL: http://www.kgau.ru/distance/2013/a2/011/00b_soderz.html (дата обращения: 27.12.2020).

Методы мониторинга вредителей и болезней леса // Болезни и вредители в лесах России: справочник. Т. III / под общ. ред. В.К. Тузова. М.: ВНИИЛМ, 2004. 200 с.

Михалева В.В., Смирнов Ф.Е., Турсунходжаев А.С., Захарова С.Н. Некоторые корневые бактерии как антагонисты фитопатогенных грибов // Агробиология. 1965. № 1. С. 32–36.

Падутов В.Е., Баранов О.Ю., Воронаев Е.В. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск: Юнипол, 2007. 176 с.

Семенкова И.Г., Соколова Э.С. Лесная фитопатология: учебник для вузов. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Экология, 1992. 345 с.

Сенашова В.А. Сопряженное развитие эпифитных микроорганизмов и фитопатогенных грибов на хвойных в различных экологических условиях Средней Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2010. 22 с.

Сенашова В.А., Сафронова И.Е., Вилкова Т.Л. Фитопатогенные микромицеты сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории Нижнего Приангарья // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 250–265. DOI: 10.21266/2079-4304.2019.228.250-265

Середич М.О. Обоснование мероприятий по защите посадочного материала сосны обыкновенной и ели европейской от фомоза в лесных питомниках Беларуси : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Прилуки, 2017. 24 с.

Скрипка О.В., Сурина Т.А. Коричневый пятнистый ожог – опасное заболевание хвой сосны // Карантин растений. Наука и практика. 2013. № 3(5). С. 4–9.

Соколова Э.С. Экология склерофомоза в культурах сосны // Лесоведение. 1984. № 4. С. 82–85.

Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука, 1984. С. 185–199.

Федоров Н.И. Лесная фитопатология: учебник для студ. спец. «Лесное хозяйство». Изд. 3-е, перераб. и доп. Минск: БГТУ, 2004. 438 с.

Шилкина Е.А., Шеллер М.А., Ибе А.А., Сухих Т.В. Молекулярно-генетические методы в фитопатологическом мониторинге объектов лесного фонда Красноярского края // X Чтения памяти О.А. Катаева: матер. Междунар. конф. Т. 2. Фитопатогенные грибы, вопросы патологии и защиты леса / под ред. Д.Л. Мусолина, А.В. Селиховкина. СПб., 2018а. С. 43–44.

Шилкина Е.А., Шеллер М.А., Раздорожная Т.Ю., Ибе А.А. Результаты ДНК-диагностики фитопатогенных грибов лесных питомников Красноярского края и республики Хакасия // Сибирский лесной журнал. 2018б. № 2. С. 15–27.

Щедрова В.И. Возбудитель язвенного рака сосны обыкновенной // Ботанический журнал. 1964. Т. 49. № 9. С. 1314–1317.

Щедрова В.И. Язвенный рак – болезнь соснового подроста предварительно-го возобновления // Изв. вузов. Лесной журнал. 1965. № 3. С. 40–45.

Щедрова В.И. Болезни хвойных пород: лекции для студентов спец. 1512. Л.: ЛТА, 1979. 36 с.

Aveskamp M.M., De Gruyter J., Crous P.W. Biology and recent developments in the systematics of *Phoma*, a complex genus of major quarantine significance // Fungal Diversity. 2008. Vol. 31. P. 1–18.

Barnet H.L., Hunter B.B. Illustrated Genera of Imperfect Fungi, forth ed. Minnesota: American Phytopathological Society, 1999. 218 p.

Butin H. Morphologische und taxonomische Untersuchungen an *Naemacylus niveus* (Pers. ex Fr.) Fuck. ex Sacc. und verwandten Arten // Eur. J. For. Path. 1973. Vol. 3. P. 146–163.

Cleary M., Laas M., Oskay F., Drenkhan R. First report of *Lecanosticta acicola* on non-native *Pinus mugo* in Southern Sweden. Forest Pathology. 2019; 49: e12507. DOI: 10.1111/efp.12507

Golzar H., Lanoiselet V., Wang C., Tan Y.P., Shivas R.G. First report of *Phoma multirostrata* in Australia // Australasian Plant Disease Notes. 2015. Vol. 10, iss. 1. Article: 8. 2 p.

Kuz'mina N.A., Senashova V.A., Kuz'min S.R. Distribution of *Lophodermium needle* cast agents in Scots pine stands in Middle Siberia // Contemporary Problems of Ecology, 2015. Vol. 8, no. 7. P. 909–915.

Ndobe E.N. Fungi associated with roots of healthy-looking Scots pines and Norway spruce seedlings grown in nine Swedish forest nurseries. Degree project – 30 credits – Advanced level. Dpt. For. Mycol. Plant Pathol., Swedish Univ. Agr. Sci., Uppsala, Sweden, 2012. P. 8.

Sinclair W.A., Lyon H.H. Diseases of trees and shrubs. N. Y.: Cornell University Press, Sage House, 2005. 660 p.

Tchebakova N.M., Kuzmina N.A., Parfenova E.I., Senashova V.A., Kuzmin S.R. Assessment of climatic limits of needle cast-affected area under climate change in Central Siberia. Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. No. 6. P. 721–729.

The National Center for Biotechnology Information – NCBI, 2017.

Van der Nest A., Wingfield M.J., Barnes I., Janoušek J. *Lecanosticta acicola*: a growing threat to expanding global pine forests and plantations // Molecular Plant Pathology. 2019. Vol. 20, no. 10. P. 1327–1364.

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White (Eds.). PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications. San Diego: Acad. Press, 1990. P. 315–322.

Yadav A.N., Verma P., Singh B., Chauahan V.S., Suman A., Saxena A.K. Plant growth promoting bacteria: biodiversity and multifunctional attributes for sustainable agriculture // Adv. Biotech & Micro. 2017. Vol. 5, iss. P. 555–671. DOI: 10.19080/AIBM.2017.05.555671

Zimowska B. Characteristics and occurrence of *Phoma* spp. on herbs from the family Lamiaceae // Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus. 2011. Iss. 10, no. 2. P. 213–224.

References

Alimova T.S., Sivolapov V.A., Karpechenko N.A., Shishkina O.K., Panteleev S.V., Kovalevich O.A. Application of molecular genetics methods to analyze the presence of phytopathogens in forest plantations and nurseries of the Russian Federation. *Sib. forest. zhurn.*, 2014, no. 4, pp. 35–41. (In Russ.)

Aveskamp M.M., De Gruyter J., Crous P.W. Biology and recent developments in the systematics of *Phoma*, a complex genus of major quarantine significance. *Fungal Diversity*, 2008, vol. 31, pp. 1–18.

Baranov O.Yu. Molecular phytopathology: modern approaches and main directions of diagnostics of diseases of woody plants. *Siberian Forest Zhurnal*, 2014, no. 4, pp. 42–45. (In Russ.)

Baranov O.Yu., Yarmolovich V.A., Panteleev S.V., Kupreenko D.G. Molecular genetic diagnosis of fungal diseases in forest nurseries. *Siberian Forest Journal. household*, 2012, no. 6, pp. 21–29. (In Russ.)

Barnet H.L., Hunter B.B. Illustrated Genera of Imperfect Fungi, forth ed. Minnesota: American Phytopathological Society, 1999. 218 p.

Bazhina E.V., Aminev P.I. Peculiarities of seed production and morphology of Siberian fir trees affected by rust crayfish. *Lesnoy Zhurnal*. 2007, no. 3, pp. 7–13. (In Russ.)

Butin H. Morphologische und taxonomische Untersuchungen an *Naemacylus niveus* (Pers. ex Fr.) Fuck. ex Sacc. und verwandten Arten. *Eur. J. Fort. Path.* 1973, vol. 3, pp. 146–163.

Cleary M., Laas M., Oskay F., Drenkhan R. First report of *Lecanosticta acicola* on non-native *Pinus mugo* in Southern Sweden. *Forest Pathology*. 2019, 49: e12507. DOI: 10.1111/efp.12507

Fedorov N.I. Forest phytopathology. A textbook for students of the specialty «Forestry». Ed. 3rd, rev. and ext: Minsk: BSTU, 2004. 438 p. (In Russ.)

Golzar H., Lanoiselet V., Wang C., Tan Y.P., Shivas R.G. First report of *Phoma multirostrata* in Australia. *Australasian Plant Disease Notes*, 2015, vol. 10, iss. 1, article 8. 2 p.

Instrumental methods of soil and plant research. *Electronic educational-methodical complex* [electronic resource]. URL: http://www.kgau.ru/distance/2013/a2/011/00b_soderz.html (accessed 27 January, 2020). (In Russ.)

Ivanchina N.V., Garipova S.R. The effect of growth-stimulating bacteria (PGPB) on the productivity and resistance of plants. *Agrochemistry*, 2012, no. 7, pp. 87–95. (In Russ.)

Kuz'mina N.A., Senashova V.A., Kuz'min S.R. Distribution of *Lophodermium needle* cast agents in Scots pine stands in Middle Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 7, pp. 909–915.

Methods for monitoring forest pests and diseases: reference book [Diseases and pests in the forests of Russia. Vol. III.] / Under total. ed. V.C. Tuzova. Moscow: VNIILM, 2004. 200 p. (In Russ.)

Mikhaleva V.V., Smirnov F.E., Tursunkhodzhaev A.S., Zakharova S.N. Some root bacteria as antagonists of phytopathogenic fungi. *Agrobiolgy*, 1965, no. 1, pp. 32–36. (In Russ.)

Ndobe E.N. Fungi associated with roots of healthy-looking Scots pines and Norway spruce seedlings grown in nine Swedish forest nurseries. Degree project – 30 credits – Advanced level. Dpt. For. Mycol. Plant Pathol., Swedish Univ. Agr. Sci., Uppsala, Sweden, 2012, p. 8.

Padutov V.E., Baranov O.Yu., Voropaev E.V. Methods of molecular genetic analysis. Minsk: Unipol, 2007. 176 p. (In Russ.)

Semenkova I.G., Sokolova E.S. Forest phytopathology: textbook for universities. 2nd ed., rev. and ext. Moscow: Ecology, 1992. 345 p. (In Russ.)

Senashova V.A. Conjugate development of epiphytic microorganisms and phytopathogenic fungi on conifers in various ecological conditions of Central Siberia. *Abstract of thesis for the degree of candidat of biologist sciences*, Krasnoyarsk, 2010. 22 p. (In Russ.)

Senashova V.A., Safronova I.E., Vilkova T.L. Phytopathogenic micromycetes of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Lower Angara region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*, 2019, iss. 228, pp. 250–265. DOI: 10.21266 / 2079-4304.2019.228.250-265. (In Russ.)

Seredich M.O. Substantiation of measures to protect planting material of Scots pine and European spruce from phomosis in forest nurseries of Belarus. *Abstract of thesis for the degree of candidate of agricultural sciences*. Priluki, Minsk region, 2017. 24 p. (In Russ.)

Shchedrova V.I. Diseases of conifers: lectures for specialists special. 1512. Leningrad: LTA, 1979. 36 p. (In Russ.)

Shchedrova V.I. The causative agent of Scots pine ulcerative cancer. *Botanic magazine*, 1964, vol. 49, no. 9, pp. 1314–1317. (In Russ.)

Shchedrova V.I. Ulcerative cancer – a disease of pine undergrowth of preliminary renewal. *Izvestia of universities. Forest Journal*, 1965, no. 3, pp. 40–45. (In Russ.)

Shilkina E.A., Sheller M.A., Ibe A.A., Sukhikh T.V. Molecular-genetic methods in phytopathological monitoring of objects of the forest fund of the krasnoyarsky region. *The Kataev Memorial Readings – X. Dendrobiotic Invertebrates and Fungi and their Role in Forest Ecosystems. Vol. 2. Phytopathogenic Fungi, Problems of Forest Pathology and Forest Protection*. Materials of the international conference. Ed. by D.L. Musolin, A.V. Selikhovkin. SPb., 2018 a, pp. 43–44. (In Russ.)

Shilkina E.A., Sheller M.A., Razdorozhnaya T.Yu., Ibe A.A. Results of DNA diagnostics of phytopathogenic fungi in forest nurseries of the Krasnoyarsk Territory and the Republic of Khakassia. *Siberian Forestry Journal*, 2018 a, no. 2, pp. 15–27. (In Russ.)

Sinclair W.A., Lyon H.H. Diseases of trees and shrubs. New York: Cornell University Press, Sage House, 2005. 660 p.

Skrypka O.V., Surina T.A. A brown spotted burn is a dangerous disease of pine needles. *Plant Quarantine. Science and Practice*, 2013, no. 3(5), pp. 4–9. (In Russ.)

Sokolova E.S. Ecology of sclerophomosis in pine crops. *Lesovedenie*, 1984, no. 4, pp. 82–85. (In Russ.)

Tchebakova N.M., Kuzmina N.A., Parfenova E.I., Senashova V.A., Kuzmin S.R. Assessment of climatic limits of needle cast-affected area under climate change in Central Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, vol. 9, no. 6, pp. 721–729.

The National Center for Biotechnology Information – NCBI, 2017.

Umarov M.M. Associative nitrogen fixation in biogeocenoses. *In the book: Soil organisms as components of biogeocenosis*. Moscow: Science, 1984, pp. 185–199. (In Russ.)

Van der Nest A., Wingfield M.J., Barnes I., Janoušek J. *Lecanosticta acicola*: a growing threat to expanding global pine forests and plantations. *Molecular Plant Pathology*, 2019, vol. 20, no. 10, pp. 1327–1364.

Voznyakovskaya Yu.M. Plant microflora and harvest. Leningrad: Kolos, 1969, 240 p. (In Russ.)

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White (Eds.). PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. San Diego: Acad. Press, 1990, pp. 315–322.

Yadav A.N., Verma P., Singh B., Chauahan V.S., Suman A., Saxena A.K. Plant growth promoting bacteria: biodiversity and multifunctional attributes for sustainable agriculture. *Adv. Biotech & Micro*, 2017, vol. 5, iss. 5, pp. 555–671. DOI: 10.19080/AIBM.2017.05.555671

Zhukov A.M., Gninenko Yu.I., Zhukov P.D. Dangerous little-studied diseases of conifers in the forests of Russia; All-Russian Scientific Research Institute of Forestry and Mechanization of Forestry. 2nd ed., rev. and ext. Pushkino: VNIILM, 2013. 128 p. (In Russ.)

Zhukov A.M., Zhukov E.A. Results of monitoring phytopathogenic fungi in the forests of the Far East. *Forestry Information*, 2008, no. 6–7, pp. 52–64. (In Russ.)

Zimowska B. Characteristics and occurrence of *Phoma* spp. on herbs from the family Lamiaceae. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 2011, iss. 10, no. 2, pp. 213–224.

Материал поступил в редакцию 09.01.2021

Сенашова В.А., Шилкина Е.А., Сафронова И.Е. Фитопатогенные микромицеты, ассоциированные с хвойными растениями на территории Средней Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 236. С. 129–151. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.129-151

Микроорганизмы, ассоциированные с растениями, в том числе хвойными, играют важную роль в их жизни, формируя микробные сообщества филлосферы, ризопланы и ризосферы. Условно состав таких комплексов можно разделить на патогенную и сапротрофную части. Знание видового разнообразия патогенов, вызывающих заболевания сеянцев и саженцев хвойных, крайне необходимо специалистам сферы лесовозобновления для коррекции агротехнических мероприятий и контроля качества посадочного материала. Цель данных исследований – изучение видового разнообразия патогенных микромицетов хвойных на территории Средней Сибири как в искусственных, так и естественных насаждениях. Применялись классические и современные методы идентификации патогенов. Приводятся данные по видовому составу патогенных микромицетов хвойных за последние 10 лет. Многолетние исследования видового разнообразия микромицетов хвойных на территории Средней Сибири выявили представителей 36 родов, относящихся к различным систематическим группам: *Lophodermium* Chevall., *Lophodermella* Höhn., *Cyclaneusma* DiCosmo, Peredo et Minte, *Gremmenia* Korf., *Hypodermella* Tubeuf, *Lirula* Darker, *Sarea* Fr., *Herpotrichia* Fucke, *Gremmeniella* M. Morelet, *Coleosporium* Lév., *Chrysomyxa* Unger, *Melampsora* Castagne, *Melampsorella* J. Schröt., *Pucciniastrum* G.H. Oth., *Cronartium* Fr., *Typhula* (Pers.) Fr., *Mucor* Fresen., *Rhizosphaera* L. Mangin et Har, *Pestalotia* De Not., *Sclerophoma* Höhn. (телеоморфа – *Sydowia* Bres.), *Stagonospora* (Sacc.) Sacc. (= *Hendersonia* Berk.), *Lecanosticta* Syd., *Dothistroma* Hulbarý, *Fusarium* Link, *Meria* Vuill. (телеоморфа – *Rhabdocline* Syd.), *Phoma* Sacc., *Didymella* Sacc., *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Link, *Rhizoctonia* DC., *Botrytis* P. Micheli ex Pers., *Septorioides* Quaedvl., Verkley et Crous, *Epicoccum* Link, *Trichothecium* Link., *Verticillium* Nees., *Cylindrocarpon* Wollenw. (телеоморфа – *Neonectria* Wollenw.). Идентифицированные патогены вызывают преждевременную гибель ассимиляционного аппарата, нарушают деятельность корневой и проводящих систем, снижают качество семян хвойных растений

Ключевые слова: фитопатогенные микромицеты хвойных, Средняя Сибирь, лесные питомники

Senashova V.A., Shilkina E.A., Safronova I.Ye. Phytopathogenic micromycetes associated with conifers in Middle Siberia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnikeskoj Akademii*, 2021, iss. 236, pp. 129–151 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.129-151

Microorganisms associated with plants, including conifers, play an important role in their life, forming microbial communities of the phyllosphere, rhizoplane, and rhizosphere. Conventionally, the composition of such complexes can be divided into pathogenic and

saprotrophic parts. For specialists involved in reforestation, the knowledge of the species diversity of pathogens that cause diseases of seedlings of conifers is essential for correcting agrotechnical measures and controlling the quality of planting material. The goal of this research is to study the species diversity of pathogenic micromycetes of conifers in the Middle Siberia territory, both in artificial and natural plantings. Such long-term studies found representatives of 36 genera belonging to different taxonomic groups: *Lophodermium* Chevall., *Lophodermella* Höhn., *Cyclaneusma* DiCosmo, Peredo et Minte, *Gremmenia* Korf., *Hypodermella* Tubeuf, *Lirula* Darker, *Sarea* Fr., *Herpotrichia* Fucke, *Gremmeniella* M. Morelet, *Coleosporium* Lév., *Chrysomyxa* Unger, *Melampsora* Castagne, *Melampsorella* J. Schröt., *Pucciniastrum* G.H. Otth., *Cronartium* Fr., *Typhula* (Pers.) Fr., *Mucor* Fresen., *Rhizosphaera* L. Mangin et Har, *Pestalotia* De Not., *Sclerophoma* Höhn. (teleomorph – *Sydowia* Bres.), *Stagonospora* (Sacc.) Sacc. (= *Hendersonia* Berk.), *Lecanosticta* Syd., *Dothistroma* Hulbary, *Meria* Vuill. (teleomorph – *Rhabdocline* Syd.), *Phoma* Sacc., *Didymella* Sacc., *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Link, *Rhizoctonia* DC., *Botrytis* P. Micheli ex Pers., *Septorioides* Quaedvl., Verkley et Crous, *Epicoccum* Link, *Trichothecium* Link., *Cylindrocarpon* Wollenw. (teleomorph – *Neonectria* Wollenw). The identified pathogens cause premature death of the assimilation apparatus, disrupt the activity of the root and vascular systems, and reduce the quality of coniferous plants seeds.

Key words: phytopathogenic micromycetes of conifers, Middle Siberia, forest nurseries

СЕНАШОВА Вера Александровна – старший научный сотрудник лаборатории микробиологии и экологической биотехнологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. SPIN-код: 4432-7425, Author ID: 610621, ORCID iD 0000-0002-7083-6757, Scopus ID 57039097200, Web of Science ID 8314577

660036, Академгородок, 50/28, г. Красноярск, Россия. E-mail: vera0612@mail.ru

SENASHOVA Vera A. – PhD (Biology), Senior Researcher, Laboratory of microbiology and ecological biotechnology, Sukachev Institute of Forest SB RAS, SPIN-code: 4432-7425, Author ID: 610621, ORCID iD 0000-0002-7083-6757, Scopus ID 57039097200, Web of Science ID 8314577

660036. Akadengorodok. 50. bldg 28. Krasnoyarsk. Russia. E-mail: vera0612@mail.ru

ШИЛКИНА Елена Алексеевна – заместитель директора филиала Федерального бюджетного учреждения «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Красноярского края». SPIN-код: 4925-6582, Author ID: 786808, ORCID iD 0000-0001-8619-2514, Scopus ID 57214242482, Web of Science ID 42213108

660036, Академгородок, № 50 а, корп. 2, г. Красноярск, Россия. E-mail: shilkinaea@rcf.fh.ru

SHILKINA Elena A. – PhD (Biology), Deputy Director, Branch of the Russian Centre of Forest Health – Centre of Forest Health of Krasnoyarsk krai, SPIN-code: 4925-6582, Author ID: 786808, ORCID iD 0000-0001-8619-2514, Scopus ID 57214242482, Web of Science ID 42213108

660036. Akademgorodok. 50 a. bldg 2. Krasnoyarsk. Russia. E-mail: shilkinaea@rcfh.ru

САФРОНОВА Инна Егоровна – инженер-лесопатолог 1-й категории отдела защиты леса и государственного мониторинга Центра защиты леса Красноярского края — филиала ФБУ «Рослесозащита». SPIN-код: 9880-7256, Author ID: 847801, ORCID iD 0000-0001-6739-0646

660036, Академгородок, № 50 а, корп. 2, г. Красноярск, Россия. E-mail: saphronova_inna@mail.ru

SAFRONOVA Inna Ye. – PhD (Biology), Specialist of forest pathology, category 1, Department of forest protection and State Monitoring, Branch of the Russian Centre of Forest Health – Centre of Forest Health of Krasnoyarsk krai. SPIN-код: 9880-7256, Author ID: 847801, ORCID iD 0000-0001-6739-0646

660036. Akademgorodok. 50 a. bldg 2. Krasnoyarsk. Russia. E-mail: saphronova_inna@mail.ru