

## ИНОКУЛИРОВАНИЕ САЖЕНЦЕВ И ОТРЕЗКОВ ВЕТВЕЙ ПИХТЫ ФИТОПАТОГЕННЫМИ ГРИБАМИ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

При изучении взаимоотношений древесных растений и патогенных грибов из сем. *Ophiostomataceae* Nanf., распространяемых насекомыми-ксилофагами, широко используется обычный в фитопатологической практике метод искусственного инфицирования. Чистую культуру гриба вносят в проводящие ткани (луб и заболонь) ствола растения-хозяина через искусственно вызванное поранение. Параметры развивающегося вокруг места инфицирования некротического пятна – его размеры, гистологические и биохимические характеристики – позволяют выявить патогенность гриба, оценить его агрессивность и активность защитной реакции хозяина, способствуют изучению механизмов, лежащих в основе защитных процессов (Bergman, 1972; Raffa, Bergman, 1983; Cook, Hain, 1987).

Искусственное инфицирование грибами синевы древесины проводят на живых деревьях (Krokene, Solheim, 1999). Инокулирование *in vivo*, несомненно, позволяет получить результаты, в наибольшей степени отражающие реальную картину взаимодействия фитопатогена и растения-хозяина. Вместе с тем, эксперименты в естественных условиях имеют ряд недостатков, среди которых: 1) сезонная ограниченность периода положительных температур; 2) опасность случайного распространения инфекции в древостоях. В связи с этим желателен подбор тест-объектов, которые пригодны для выполнения опытов в лаборатории и позволяют получать *in vitro* защитную реакцию тканей, аналогичную естественному ответу на воздействие патогена.

Использование лабораторных методов приобретает особую важность при изучении последствий случайного заноса фитопатогенов в страны и географические области, где они прежде отсутствовали. Вероятность подобного заноса офиостомовых грибов, обитающих в России, в страны Европы и Юго-Западной Азии достаточно высока, учитывая экспорт круглого леса в эти регионы. Распространение деревоокрашивающих грибов из родов *Ceratocystis* El. et Halst. и *Ophios-*

*toma* Н.ет. Р. Syd. вредителями основных пород в хвойных лесах Сибири было доказано недавними исследованиями (Пашенова и др., 2002). Офиостомовые грибы часто встречаются в ходах короедов – *Ips cembrae* Heer., *I. typographus* L., *Tomicus piniperda* L., черного пихтового усача (*Monochamus urussovi* Fisch.) и других менее опасныхксилофагов. При этом, среди обнаруженных грибов высока доля фитопатогенов, чья агрессивность в отношении сибирских видов хвойных получила подтверждение в полевых экспериментах (Пашенова и др., 2002; Pashenova et al., 2000). В то же время, устойчивость видов хвойных, произрастающих в странах Европы, юго-восточной Азии и Америки, к отдельным видам или расам грибов, обитающим на территории России, практически не изучена. Очевидно, что для подобных исследований предпочтительны эксперименты, исключающие возможность неконтролируемого распространения случайных интродуцентов в естественных лесах. Лабораторные опыты в наибольшей степени отвечают этому условию.

Одним из способов решения задачи является использование в качестве лабораторных текст-объектов каллусных культур древесных пород. Так, например, признаки защитного ответа были получены при воздействии соответствующих патогенов – представителей сем. *Ophiostomataceae* на каллусные культуры лиственных (вяз) и хвойных (лиственница, ель) пород (Yang et al., 1989; Шеин и др., 2001). Однако, адекватность защитных реакций, зарегистрированных в каллусах и протекающих в проводящих тканях живого дерева, ещё требует доказательств.

Исследования трахеомикозов лиственных пород (дуба, вяза) допускают возможность использования в качестве тест-объектов деревьев разного возраста, в том числе и саженцев (Крюкова, Плотникова, 1991; Hubbes, 2000). Но, учитывая биологию насекомых-ксилофагов (преимущественных переносчиков офиостомовых грибов в северных лесах), применение саженцев хвойных для тестирования патогенности офиостомовых грибов не изучалось.

Еще один возможный путь – использование срезанных ветвей древесных пород. Эти тест-объекты успешно применялись при изучении взаимодействия представителей рода *Ulmus* и возбудителя графioза – *Ophiostoma ulmi* (Smalley et al., 1993). В отношении хвойных пород подобные методики неизвестны.

Учитывая вышеизложенное, мы проверили возможность индукции защитной реакции флоэмы у саженцев и отрезков ветвей одного из видов хвойных – пихты сибирской.

В качестве тест-объектов использовали растительный материал, представленный саженцами и отрезками ветвей пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), собранный во второй половине сентября 2001 г. в пихтовых древостоях Сухобузимского и Большемуртинского (отрезки ветвей) районов Красноярского края. Саженцы с диаметром ствола 6-18 мм выкопали вместе с почвой, поместили в полиэтиленовые ведра и содержали при комнатной температуре в течение всего эксперимента. Полив растений проводили по мере необходимости. Перед инокулированием саженцы были разбиты на три группы: “маленькие” (диаметр стволика менее 8 мм), “средние” (диаметр – 8-12 мм) и “большие” (диаметр – 12-18 мм). Каждая группа включала 24 саженца, общее количество – 72 саженца.

Отрезки представляли собой фрагменты ветвей пихтовых деревьев, обрезанные с обоих концов. Длина отрезков достигала 30 см, диаметр варьировал от 8 мм до 40 мм. Материал был отобран случайным образом с 6-ти 60-80-ти летних деревьев пихты, которые, однако, не были представлены в общей выборке равными по численности партиями ветвей. Для того чтобы замедлить усыхание проводящих тканей, верхний и нижний торцы собранных отрезков покрыли тонким слоем парафина. Отрезки были распределены на две группы с диаметром ветвей 8-15 мм и 20-40 мм. Кроме того, отрезки в каждой группе были поделены на три одинаковых части (30 штук), предназначенные для инокулирования в различные сроки после сбора материала: через 1, 2 и 3 недели. Таким образом, количество отрезков в каждой большой группе составляло  $30 \times 3 = 90$  штук. Отрезки заворачивали в пергаментную бумагу, каждый в отдельности, и помещали в полиэтиленовые пакеты, открытые с одного конца. Отрезки хранили в вертикальном положении при комнатной температуре в течение всего эксперимента.

Для опытов по искусственному инфицированию были использованы культуры двух видов грибов, изолированных из проводящих тканей пихты сибирской, поврежденных чёрным пихтовым усачом *Monochamus urussovi* Fisch., вероятная онтогенетическая связь которых с офиостомовыми грибами обсуждалась ранее (Пашенова и др., 1994). Фитопатогенная активность этих грибов по отношению к пихте сибирской была доказана в полевых опытах (Ветрова и др., 1992; Пашенова и др., 1994). Вид *Leptographium sibirica* Jacobs et Wiengfield (Jacobs et al., 2000) был представлен изолятом deg 09/99, *Ophiostoma* sp. – dew 09/90 (h). В качестве инокуляционного материала использовали мицелий этих грибов, выращенный на агаризованном сусле (2<sup>0</sup>Б) в течение 7 – 10 дней. Инокулирование выполняли по общепринятой

методике (Solheim, 1988). В стволике каждого саженца пихты или на отрезке ветви в слое коры и луба вырезали одно отверстие до поверхности древесины, используя пробочное сверло диаметром 6 мм. В отверстие помещали небольшое количество грибного мицелия, закрывали сверху высеченной пробкой и обматывали скотчем, чтобы предотвратить быстрое высыхание поврежденных тканей. В контрольные отверстия мицелий не помещали. Учёт результатов инфицирования выполняли спустя 4 недели. Кроме измерений длины некрозов, образовавшихся вокруг инокуляционного отверстия, проверяли распространение грибного мицелия в растительной ткани. Для этого на различном расстоянии от инокуляционного отверстия вырезали стерильным скальпелем маленькие кусочки луба, которые помещали на поверхность агаризованной питательной среды.

При инокулировании сеянцев пихты в каждом из опытных вариантов и контроле использовали 8-кратную повторность. При работе с отрезками ветвей в контрольной и двух опытных группах использовали по 10 повторностей. При статистической обработке данных использовали критерий Уилкоксона (Холлендер, Вульф, 1983). Двухфакторный дисперсионный анализ выполнен с помощью программы STATISTICA (ANOVA/MANOVA).

### Результаты и обсуждение

Саженцы пихты, инфицированные грибным мицелием, не проявили каких-либо признаков усыхания или ослабления спустя 4 недели после начала опыта. Вскрытие наружного слоя коры показало, что у саженцев из групп "маленькие" и "средние" (диаметр от 6 до 12 мм) величина некротических пятен вокруг места инокуляции была одинаково мала, как в контроле, так и в опыте: место поранения/инокуляции было окружено каймой коричневого цвета шириной 0,8-1 мм. Опыты по реизолированию подтвердили, что используемые грибы практически не проникли за пределы инокуляционного отверстия. Маленькие некрозы сформировались и в эксперименте, где в качестве тест-объектов использовали "большие" саженцы пихты с диаметром стволика от 12 до 18 мм. В этом случае средняя длина контрольных некрозов составляла  $8,5 \pm 1,7$  мм. Инокулирование мицелием *L.sibirica* и *Ophiostoma sp.* вызывало некротические пятна со средними размерами  $10,6 \pm 2,6$  мм и  $10,4 \pm 3,2$  мм, соответственно, при этом уровень достоверной вероятности различий с контролем составлял 0,92 и 0,96.

Группы инокулированных и контрольных саженцев отличались по встречаемости засмоленных некрозов. Смолообразование наблюдали в инокуляционных отверстиях у 79,2% саженцев, инокулирован-

ных *L.sibirica* и у 66,7% саженцев, инокулированных *Ophiostoma sp.* В контроле смола была отмечена только в 3 из 24 повторностей (12,5%).

При использовании в качестве тест-объектов отрезков пихтовых ветвей наблюдали три типа изменения луба.

Первый тип соответствовал обычному развитию защитной реакции во флоэме хвойных. После 4 недель инкубации при комнатной температуре вокруг места механического поранения или инокуляции формировалось округлое или вытянутое в продольном направлении пятно коричневатого-красного цвета, который, по-видимому, был обусловлен отмиранием луба и накоплением фенольных соединений (Полякова и др., 1995). Пятно имело сравнительно четкие края и было хорошо заметно на светлом фоне неповрежденного луба. Выборочное реизолирование показало, что в опыте мицелий грибов не проникал за границы этих пятен и был локализован преимущественно вблизи инокуляционного отверстия.

Второй тип изменения луба никогда не наблюдался ранее в полевых экспериментах, где инокуляции подвергались живые деревья пихты сибирской. В этом случае за 4 недели инкубации вокруг отверстия с инокуломом развивалось большое, вытянутое вдоль отрезков ветвей пятно длиной от 20 до 100 мм. Сразу после удаления наружного слоя коры это пятно темно-желтого цвета выделялось на фоне более светлого окружающего луба. Однако, по мере потемнения вскрытого луба, различия в окраске исчезали, и пятно становилось слабо заметным. Границы пятна были размыты, коричневатое-красное окрашивание отсутствовало. Согласно результатам реизолирования, распространение грибного мицелия по лубу соответствовало границам этих больших пятен.

Третий тип изменения луба характеризовался тем, что по краю инокуляционного отверстия образовывалась тонкая темно-коричневая кайма 0,5-0,8 мм шириной так, что диаметр пятна вокруг отверстия составлял 7 – 9 мм при диаметре самого отверстия – 6 мм. На отрезках ветвей, где проходила эта реакция, вскрытый луб казался подсохшим. Распространение грибного мицелия за пределы инокуляционного отверстия не подтвердилось.

Учитывая описанные выше признаки, первый тип изменения луба мы рассматриваем как начальную стадию защитной реакции, направленную на изолирование механически поврежденных (контроль) или инфицированных (опыт) участков флоэмы от здоровой ткани. Образующиеся в этом случае темно-красные пятна могут быть отнесены к собственно некрозам. Во втором случае, судя по всему, имело место беспрепятственное распространение патогенов при весьма слабой защитной реакции или при полном её отсутствии. Третий случай мы рассматриваем как прекращение уже начавшейся защитной реакции в

результате быстрого усыхания и отмирания луба. Первый, второй и третий типы мы условно обозначили, как некроз (Н), зона распространения гриба (ЗГ) и прерванная защитная реакция (ПР), соответственно (табл. 1).

В таблице 1 приведены соотношения трёх типов изменения луба, наблюдаемых в отрезках пихтовых ветвей. На тонких отрезках с диаметром 8-15 мм быстрое усыхание луба и связанное с этим прекращение формирования некрозов проявилось в наибольшей степени. Только в отрезках, подвергнувшихся поранению/инокуляции через 1 неделю после сбора, наблюдали преобладающее образование некрозов зон обширного распространения гриба (табл. 1). При этом, некрозы доминировали в контроле и в отрезках, инфицированных грибом *L. sibirica*, тогда как *Ophiostoma sp.* вызывал только зоны распространения грибного мицелия (табл. 1). С увеличением срока, прошедшего между сбором ветвей и их использованием в опытах (инокулирование отрезков после 2- и 3-х недельного хранения в лаборатории), увеличивалось число отрезков в контроле и в опыте, где некротическая реакция прекратилась (табл. 1). Одновременно проявлялась тенденция к уменьшению размеров некрозов и зон распространения грибов во флоэме (табл. 1). По-видимому, несмотря на обработку парафином, тонкие ветви пихты усыхали слишком быстро, что приводило к потере физиологической активности луба, с одной стороны, и препятствовало распространению грибов в проводящих тканях, с другой стороны.

В отрезках ветвей с большим диаметром (20-40 мм) видимые признаки усыхания луба за время эксперимента не были отмечены, и прерванная некротическая реакция наблюдалась в единичных случаях (табл. 1). В контрольных вариантах, независимо от времени, прошедшего между сбором ветвей и началом эксперимента, вокруг механического повреждения луба в 70-90% случаев образовывались лишь небольшие некрозы (табл. 1). Единичные случаи образования зон распространения грибов на контрольных отрезках (после 2- и 3-х недель хранения), вероятно, были вызваны случайным попаданием неидентифицированных патогенов с поверхности веток при высечке отверстий: реизолирование показало присутствие в этих зонах трех типов стерильного мицелия, один из которых, возможно, являлся базидиальным грибом.

В лубе отрезков с диаметром 20-40 мм, подвергнутых инокуляции спустя 1 неделю после сбора, оба гриба, используемых в эксперименте, вызывали только обширные зоны распространения мицелия (табл. 1). В отрезках, использованных для инокуляции после 2-х и 3-х недель хранения, количество зон распространения грибов уменьшилось и появились некротические пятна. При этом гриб *L. sibirica* вызывал преимущественное образование некрозов в 70 и 80% случаев,

Длина некрозов (Н) и зон распространения гриба (ЗГ) в лубе отрезков ветвей пихты: в числителе — длина зоны реакции ( $x \pm \sigma$ , мм); в знаменателе — количество образцов, %

Срок хранения отрезков перед опытом, недели	Вариант инокуляции											
	<i>L. sibiricum</i>						<i>Orhlostoma sp.</i>					
	Н	ЗГ	ПР	Н	ЗГ	ПР	Н	ЗГ	ПР	Н	ЗГ	ПР
1	Ветви с диаметром от 8 до 15 мм											
	<u>12,16±2,8</u>	6	6	<u>13,8±1,2</u>	<u>102,0*</u>	6	6	<u>72,3±24,4</u>	6	6	6	6
	70	0	30	60	10	30	0	100	0	100	0	0
2	<u>11,5±0,5</u>	6	6	<u>9,0±0,4</u>	<u>24,0±5,3</u>	6	6	<u>14,0±2,5</u>	<u>42,0*</u>	6	6	6
	20	0	80	30	30	40	40	10	50	40	10	50
	0	6	6	6	<u>11,3±0,9</u>	6	6	<u>20,7±10,9</u>	6	6	6	6
3	0	0	100	0	30	70	0	30	70	0	30	70
	Ветви с диаметром от 20 до 40 мм											
	<u>14,2±2,7</u>	6	6	6	<u>64,3±9,8</u>	6	6	<u>71,1±29,7</u>	6	6	6	6
90	0	10	0	100	0	0	100	0	100	0	0	
2	<u>11,6±1,5</u>	6	6	<u>15,7±3,7</u>	<u>43,0±8,0</u>	6	6	<u>15,3±1,6</u>	<u>38,6±9,9</u>	6	6	6
	70	20	10	70	30	0	30	70	0	30	70	0
	0	6	6	6	<u>35,0±0,0</u>	6	6	<u>20,5±6,5</u>	<u>67,2±17,0</u>	6	6	6
3	<u>11,3±1,7</u>	10	10	<u>13,5±2,4</u>	10	10	40	50	10	40	50	10
	90	0	0	80	10	10	40	50	10	40	50	10

\*Зона распространения гриба проявилась в единственном случае

соответственно, в 2-х и 3-х недельных отрезках (табл. 1), а в отрезках, инокулированных мицелием *Ophiostoma sp.*, продолжали доминировать зоны распространения гриба в 70% и 50% случаев, соответственно в 2- и 3-х недельных отрезках (табл. 1).

Из данных, представленных в таблице 1, видно, что средняя длина некрозов в контроле и обоих вариантах инокуляции не отличалась существенно в отрезках, использованных для опыта после 2-х и 3-х недель хранения. Двухфакторный дисперсионный анализ также подтвердил, что срок хранения отрезков перед инокуляцией не оказывал достоверного влияния на размеры некротических пятен, и данный показатель зависел только от варианта опыта (табл. 2). Это позволило рассчитать средние значения некрозов в контроле и опыте, объе-

Таблица 2

Оценка влияния времени хранения и варианта инокулирования на длину некрозов во флоэме ветвей пихты с диаметром - 20-40 мм

Фактор	df	MS	F	P
Время хранения отрезков до опыта (1)	1	6,66	0,39	0,533
Вариант инокулирования (2)	2	106,22	6,31	0,004*
Взаимодействие факторов (12)	2	32,13	1,91	0,165
Случайное варьирование	32	16,83	-	-

\* Достоверное влияние фактора

динив данные по отрезкам 2- и 3-х недельного хранения. Средняя длина контрольных некрозов составляла  $11,4 \pm 1,6$  мм. Некрозы, вызванные грибами, достигали  $14,5 \pm 2,9$  мм и  $18,3 \pm 4,9$  мм для *L. sibirica* и *Ophiostoma sp.*, соответственно. Вероятность различий опыта и контроля в обоих случаях равнялась 0,99.

Выполненные исследования показали, что саженцы пихты оказались устойчивыми к инфицированию грибами и, следовательно, непригодными для индуцирования защитного ответа флоэмы. Невосприимчивость к фитопатогенным ассоциантам чёрного пихтового усача может быть обусловлена пассивным иммунитетом, а именно тем, что физические параметры, биохимический состав и особенности клеточного строения луба саженцев препятствуют развитию этих грибов. Не исключено, что пассивный иммунитет сочетается в этом случае и с повышенной активностью защитных реак-



ций луба в ювенильной стадии развития: в пользу этого свидетельствует появление небольших количеств смолы в ответ на инокулирование саженцев.

В отличие от саженцев, отрезки ветвей пихты были не только восприимчивы к грибам, распространяемым чёрным пихтовым усачом, но и проявляли в ряде случаев признаки защитного ответа. Однако, луб на тонких отрезках ветвей (диаметр 8-15 мм) быстро усыхал и терял физиологическую активность, что существенно ограничивало время использования этого растительного материала в опытах. В наших экспериментах наиболее пригодными для индуцирования защитного ответа оказались отрезки ветвей с диаметром 20-40 мм. В данном случае влажность и физиологическая активность луба, по-видимому, сохранялись на приемлемом уровне в течение нескольких недель, что обеспечило формирование некрозов, по крайней мере, у части образцов.

Особого рассмотрения заслуживает беспрепятственное распространение грибов в лубе отрезков, использованных для эксперимента через 1 неделю после сбора. Общий анализ данных позволяет предположить, что в этот период способность луба противостоять инфекции находилась на крайне низком уровне. Это могло быть стрессовыми последствиями механического повреждения ветвей при сборе и/или обработке торцов отрезков парафином. Нельзя также исключать влияния на активность защитного ответа сезонных физиологических изменений в живых деревьях пихты, использованных для сбора веток во время подготовки растений к зимнему периоду. Оба предположения не противоречат нашим данным, свидетельствующим о том, что после 2-х недельного хранения при комнатной температуре защитная активность луба в отрезках начинала восстанавливаться. В большей степени это проявилось в отрезках, зараженных грибом *L. sibirica*, который, по результатам полевых испытаний, являлся менее агрессивным, чем *Ophiostoma sp.* (Ветрова и др., 1992; Пашенова и др., 1994). Представляется важным выяснить истинные причины временного отсутствия защитного ответа у использованных нами тест-объектов для того, чтобы исключить этот эффект или учитывать его при выполнении экспериментов.

В наших опытах длина некротических пятен, развившихся в ответ на грибную инокуляцию за 4 недели, была невелика, хотя и достоверно отличалась от контроля. При полевых испытаниях на живых деревьях пихты некрозы, вызванные *L. sibirica* и *Ophiostoma sp.*, достигали таких же размеров всего через 1 неделю после внесения инокулюма (Ветрова и др., 1992). Трудно предположить, что небольшие размеры некрозов в лубе отрезков были следствием исключительно быстрого защитного ответа, направленного на локализа-

цию фитопатогенов вблизи инокуляционного отверстия, или, наоборот, более медленного протекания защитных реакций, чем в естественных условиях. “Сверхвысокая активность” защитного ответа противоречит проявлению зон обширного распространения мицелия *Ophiostoma sp.* в лубе других 2-х и 3-х недельных отрезков. А в случае замедленного протекания защитных реакций грибы были бы способны преодолеть защиту ткани и распространиться за пределы некротической зоны, что опровергает результаты реизоляции. Предположение, не приводящее к противоречиям, заключается в том, что в отрезках с диаметром 20-40 мм за время эксперимента, которое в нашем случае составило от 5 до 7 недель, все же происходит уменьшение влажности, изменение биохимических параметров и снижение физиологической активности луба. Вероятно, эти процессы аналогичны усыханию и отмиранию тонких веток, о чем было упомянуто выше. Однако, на более толстых ветках период взаимодействия фитопатогенов и физиологически активной растительной ткани длился достаточно долго для реализации начальных этапов защитного ответа – отмирания луба на пораженных фитопатогенами участках (сверхчувствительная реакция) и увеличения содержания фенольных веществ в зоне некроза. Возможно, что на отрезках ветвей пихты защитный ответ не способен достичь конечной стадии развития – полностью сформированных некрозов, окруженных раневой перидермой, и отделенных от заболони смоляной полостью. Но даже в этом случае фрагменты ветвей могут быть использованы в качестве тест-объектов для первичной оценки восприимчивости хвойных к предполагаемым фитопатогенам при условии, что некрозы, вызванные грибами, существенно отличаются от реакции на контрольные механические повреждения. Небольшие различия в размерах некрозов, наблюдаемые нами, не могут быть достаточным доказательством этого, и совершенно очевидно, что необходимы дополнительные исследования с привлечением гистологического и биохимического анализов. Помимо этого выполненные нами наблюдения указывают на необходимость совершенствования методики подбора тест-объектов. Очевидно, что стандартизация отрезков по диаметру, увеличение выборки, учёт возможных различий в индивидуальной устойчивости деревьев, использованных для заготовки ветвей, будут способствовать уменьшению случайного варьирования и позволят главному эффекту проявиться наиболее полно.

## Литература

Ветрова В.П., Пашенова Н.В., Гродницкий Д.Л. Реакция пихты сибирской на заражение грибами-симбионтами чёрного пихтового усача // Лесоведение. – 1992. – № 3. – С. 24-32.

Пашенова Н.В., Выдрякова Г.А., Ветрова В.П. Фитопатогенные микромицеты, ассоциированные с чёрным пихтовым усачом // Лесоведение. – 1994. – № 3. – С. 39-47.

Пашенова Н.В., Ветрова В.П., Афанасова Е.Н., Константинов М.Ю., Полякова Г.Г. Деревоокрашивающие грибы сем. *Ophiostomataceae* в ходах вредителей хвойных в Сибири // Современная микология в России. Тезисы I съезда микологов России. – Москва, 2002. – С. 74.

Полякова Г.Г., Ветрова В.П., Пашенова Н.В., Осипов В.И. Участие проантоцианидинов и лигнина в защитной реакции пихты на инфицирование микромицетами // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 4. – С. 622-628.

Шенин И.В., Полякова Г.Г., Зражевская Г.К., Пашенова Н.В., Ветрова В.П. Накопление фенольных соединений каллусными культурами хвойных как реакция на грибы синевы древесины // Физиология растений. – 2001. – Т. 48, № 2. – С. 251-256.

Холлендер М., Вульф Д. Непараметрические методы статистики. – М.: Финансы и статистика, 1983. – 518 с.

Berryman A.A. Resistance of conifers to invasion by bark-beetle-fungus associations // BioScience. – 1972. – № 22. – P. 598-602.

Cook S.P., Hain F.P. Susceptibility of trees to southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) // Environ. Entomol. – 1987. – № 16. – P. 9-14.

Jacobs K.M., Wingfield M.J., Pashenova N.V., and Vetrova V.P. A new *Leptographium* species from Russia // Mycological Research. – 2000. – № 104. – P. 1524-1529.

Krokene P., Solheim H. What do low-density inoculations with fungus tell us about fungal virulence and tree resistance? / "Physiology and genetics of tree – phytophage interactions". Proceed. IUFRO S 7.01 Symp., 31 Aug. – 5 Sept., 1997, Gujan (France). Ed. INRA. – Paris, 1999. – P. 353-362.

Pashenova N.V., Vetrova V.P., Aphanasova E.N., Konstantinov M. Yu. The blue stain fungi in living conifers. // 2000 Proceedings of the Korean Society of Wood Science and Technology Annual Meeting, 21-22 April. – Seoul, 2000. – P. 8-19.

Raffa K.F., Berryman A.A. Physiological aspects of lodgepole pine wound responses to a fungal symbiont of the mountain pine beetle, *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae). // Can. Entomol. – 1983. – № 115. – P. 723-734.

Smalley E.B., Raffa K.F., Proctor R.H., and Klepzig K.D. Tree responses to infection by species of *Ophiostoma* and *Ceratocystis* // *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Taxonomy, Ecology and Pathogenicity / Michael J. Wingfield, Keith A. Seifert, and J. E. Webber Ed.– St. Paul. – Minnesota: APS PRESS, 1993. – P. 207-217.

Solheim H. Pathogenicity of some *Ips typographus*- associated blue-stain fungi to Norway spruce // Medd. Nor. inst. skogforsk. – 1988. – V. 40(14). – P. 1-11.

Yang D., Jeng R.S., Hubbes M. Mansonone accumulation in elm callus induced by elicitors of *Ophiostoma ulmi* and general properties of elicitors // Can. J. For.Res. – 1989. – V. 67, № 2. – P. 3490-3497.