

Федеральное государственное бюджетное учреждение
ВСЕРОССИЙСКИЙ ЦЕНТР КАРАНТИНА РАСТЕНИЙ
(ФГБУ «ВНИИКР»)

На правах рукописи

Чалкин Андрей Андреевич

**ВЗАИМОСВЯЗЬ КСИЛОБИОНТНЫХ НЕМАТОД
РОДА *BURSAPHELENCHUS* С ХВОЙНЫМИ РАСТЕНИЯМИ И
НАСЕКОМЫМИ-ПЕРЕНОСЧИКАМИ РОДА *IPS***

1.5.17 – Паразитология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Кулинич Олег Андреевич,
доктор биологических наук

Москва – 2026

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	13
1.1. Биология, распространение, фитосанитарное значение короедов: <i>Ips acuminatus</i> и <i>Ips typographus</i>	13
1.2. Сосновая стволовая нематода <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> : биология, распространение, фитосанитарное значение.....	23
1.3 Нематоды, ассоциированные с короедами рода <i>Ips</i>	35
1.4 Фитосанитарные меры по защите хвойных насаждений и предотвращению распространения сосновой стволовой нематоды <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> и ее переносчиков	37
1.5 Фитосанитарные меры по обеззараживанию лесопроductии методом фумигации.....	39
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	42
2.1. Место выполнения работы.....	42
2.2 Методы выделения и культивирования нематод	43
2.3 Методика постановки опыта по определению оптимальных параметров выделения нематод методом Бермана.....	48
2.4 Методика постановки опыта по изучению трансмиссии нематод <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> короедами рода <i>Ips</i>	49
2.5 Методика опыта по изучению разлета короеда-типографа.....	52
2.6 Методика проведения опыта по обеззараживанию древесины от <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	59
2.7 Методика опыта по изучению устойчивости хвойных растений к <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	60
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	63
3.1 Фауна нематод короедов (Curculionidae: Ipinae) и хвойных растений (Pinophyta)	63
3.2 Изучение возможности трансмиссии короедом <i>Ips acuminatus</i> нематод <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	67

3.3 Изучение дальности разлёта короедов рода <i>Ips</i> для оценки потенциального распространения ассоциированных с ними паразитических нематод	69
3.4 Изучение эффективности применения динитрила щавелевой кислоты при фумигации древесины против <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	73
3.5 Изучение устойчивости основных лесообразующих хвойных пород Российской Федерации к нематодам <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	75
3.6 Определение оптимальных параметров для выделения нематод – ксилобионтов из древесного субстрата методом Бермана	96
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	102
ВЫВОДЫ	104
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	106
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	107
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	108
ПРИЛОЖЕНИЯ	147
1. Распространение и карантинный статус короедов рода <i>Ips</i> для различных стран мира.....	147
2. Список нематод рода <i>Bursaphelenchus</i> , зарегистрированных на территории Российской Федерации	150
3. Список видов нематод, ассоциированных с короедами рода <i>Ips</i>	155
4. Дендрограммы	163
5. Морфометрические характеристики <i>Sychnotylenchus kulinichi</i> sp.n.....	166
6. Данные по фумигационному действию динитрила щавелевой кислоты на <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> в неокоренной древесине <i>Pinus sylvestris</i>	173
7. Фотоматериалы опыта по изучению устойчивости саженцев основных хвойных лесообразующих пород РФ к <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	174

ВВЕДЕНИЕ

Российская Федерация по запасу лесных ресурсов является одной из наиболее обеспеченных стран. Согласно данным Рослесхоза за 2023 год, площадь земель, покрытых лесной растительностью, составляет 766 миллионов гектаров, из которых на хвойные древостои приходится 67,7% от этой площади (Гос. Доклад, 2024). Большой ущерб хвойным лесам наносят стволовые вредители, в частности, короеды, которые помимо непосредственного вреда, наносимого деревьям, являются переносчиками возбудителей опасных болезней леса (фитопатогенных нематод и грибов).

Вилт хвойных пород, вызываемый сосновой стволовой нематодой *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner, 1934) Nickle, 1970, относится к числу наиболее значимых заболеваний хвойных насаждений в мире (Futai, 2013, Shinya et al., 2013; Ye, Wu, 2022; Back et al., 2024; Song et al., 2024). При благоприятных климатических условиях гибель деревьев, зараженных этим патогеном, происходит в течение одного летнего сезона. Первичным ареалом *B. xylophilus* являются страны Северной Америки (Wingfield et al., 1984; Bolla et al., 1986; Forge, Sutherland, 1996), где местные породы хвойных устойчивы к этому паразиту. Вторичный ареал *B. xylophilus* связывают с выявлением этого вида в 1970-х гг. в Японии при установлении причин массовой гибели сосновых лесов (Kiyohara, Tokushige 1971). В дальнейшем гибель лесов от вилта хвойных пород выявлена в Китае, включая Тайвань (Baojun, Qouli 1989; Ye, 2019; Li et al., 2020), и Южной Кореи (Yi et al., 1989; Choi et al., 2019). В Европе первый очаг *B. xylophilus* отмечен в 1999 г. в Португалии, куда патоген был занесен с древесными упаковочными материалами (Mota et al., 1999). В настоящее время нематода *B. xylophilus* распространилась фактически по всей территории Португалии, включая остров Мадейра (Fonseca et al., 2012; Fonseca et al., 2024), а также выявлена в Испании (Abelleira et al., 2008; 2011; 2015), в 2025 году во Франции (EPPO, 2025) и Армении (Arbuzova et al., 2025).

Патоген наносит значительный ущерб лесным ресурсам и экосистемам в странах вторичного ареала *B. xylophilus* (Hussain et al., 2021). Так, в 2000 году площадь пораженных вилтом лесов в Японии оценивалась в 580000 га, что

составляло 28% от общей площади сосновых древостоев в стране (Mamiya, 2004), а в настоящее время вильт хвойных пород выявлен фактически на всей территории страны (Futai, 2008, 2023). Аналогичная ситуация наблюдается в Китае, где нематоды *B. xylophilus* распространились в сосновых насаждениях на площади 1 600 000 га (Zhao, 2008).

В связи с высоким фитосанитарным риском для хвойных экосистем *B. xylophilus* включен в списки карантинных объектов подавляющего большинства государств. Это подразумевает эмбарго на ввоз живой растительной продукции и необработанных лесоматериалов хвойных пород из очагов распространения патогена (ЕРРО, 2018). По данным ЕРРО, при дальнейшем распространении нематоды ущерб хвойным лесам континента оценивается в пределах 300 млн ... 3 млрд евро ежегодно (Soliman et al., 2012). Большое значение уделяется разработке мер и мероприятий по предотвращению инвазии и распространения *B. xylophilus* (ЕРРО 2009; ISPM 27, 2016; МР ВНИИКР № 50, 2021).

Вид *B. xylophilus* пока не выявлялся на территории Российской Федерации, однако в случае заноса и распространения этого патогена ущерб, согласно проведенному анализу, составит порядка 47 ... 112 млрд рублей в год. (Кулинич и др., 2017). Исследования в сфере предотвращения заноса и распространения опасного карантинного организма - сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*, являются важной и актуальной задачей в области сохранности лесных ресурсов страны.

Степень разработанности темы

Исследования по изучению патогенности сосновой стволовой нематоды в мире были начаты в 1960-1970-х гг. в Японии (Tokushige, Kiyohara 1969; Kiyohara, Tokushige 1971; Mamiya 1984; Kobayashi et al., 1984). Позже к этой работе присоединились специалисты следующих стран: США (Dwinell, 1997), Канады (Melakeberhan, Webster, 1990; Bowers et al., 1992), Китая (Zhao et al., 2003), Португалии и Испании (Mota et al., 1999; Pereira et al., 2013). В Российской Федерации такие исследования были начаты в 90-х годах с обследования территории страны на присутствие *B. xylophilus* (Kulinich et al., 1994, 1995; Ryss et

al., 2005; Arbuzova et al., 2016; Kulinich et al., 2021). Каждые три года проходят международные симпозиумы по этой острой проблеме – защите лесов от сосновой стволовой нематоды, на которых обсуждаются результаты исследований, проведенных в различных странах мира по разным аспектам данной тематики. На сегодняшний день описано около 130 видов нематод рода *Bursaphelenchus* (Ryss et al., 2005; Кулинич, Рысс 2006; Hunt, 2008; Braasch et al., 2009; Futai, 2013; Ryss et al., 2024). Одна из ключевых тем исследования – пути инвазии *B. xylophilus* и меры по предотвращению заноса и распространения патогена (Mota et al., 2009; Sousa et al., 2011; Mallez et al., 2021).

Распространение *B. xylophilus* в природе осуществляется с помощью насекомых-переносчиков – усачей рода *Monochamus* Dejean, 1821. Жизненный цикл нематод *B. xylophilus* тесно связан с биологией развития жуков. Перенос личинок нематод с инфицированного дерева на здоровое осуществляется жуками-усачами рода *Monochamus* в ходе их дополнительного питания. Все исследования в этой сфере концентрируются на изучении именно этой группы насекомых (Wingfield 1987; Linit, 1988; Sousa et al., 2001; Togashi, Jikumaru, 2007; Akbulut, Stamps, 2012; Bonifácio et al., 2013). В тоже время, здоровые и особенно ослабленные деревья заселяются другими стволовыми вредителями, роль которых в возможном распространении данного патогена фактически не изучена. Короеды рода *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) относятся к числу широко распространенных вредителей хвойных лесов, и исследования этой группы короедов в качестве потенциальных переносчиков нематод *B. xylophilus* являются актуальной проблемой, имеющей научно-практическую значимость. Имеются крайне ограниченные сведения по изучению короедов рода *Ips*, как переносчиков нематод рода *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Penas et al., 2006; Roberson et al., 2011). При этом в жуках *Ips* spp. обнаруживались различные виды нематод, включая представителей рода *Bursaphelenchus* (Rühm, 1960; Kakulia, Devdariani, 1967; Kurashvili et al., 1980; Tenkacova, Mituch, 1986, 1991; Ryss et al., 2005; Robertson et al., 2008). Штайнером и Бюером (Steiner, Buhner 1934) при описании *B. xylophilus* (= *Aphelenchoides xylophilus* sp. n.) также упоминается

присутствие жуков *Ips* sp. и *Dendroctonus frontalis* Zimm в древесине сосны (*Pinus palustris* Mill.) из которой были выделены эти нематоды (Steiner, Buhner 1934).

На территории РФ широко распространены короеды рода *Ips*, и исследование этой группы короедов в качестве потенциальных переносчиков *B. xylophilus* является актуальной проблемой, имеющей научно-практическую значимость. Актуальной задачей также является разработка эффективных мероприятий по обеззараживанию лесоматериалов против *B. xylophilus*, которые в международной торговле являются одним из значимых путей распространения этого патогена в мире.

Цель исследования – изучение нематод рода *Bursaphelenchus* в хвойных насаждениях и ассоциированных с ними короедов рода *Ips* и оценка восприимчивости основных лесообразующих пород России к патогенному виду *Bursaphelenchus xylophilus*.

Задачи исследований:

1. Выявить видовой состав нематод-ксилобионтов рода *Bursaphelenchus*, распространенных в хвойных насаждениях РФ.
2. Изучить возможность трансмиссии короедами рода *Ips* (на примере *Ips acuminatus* Gyllenhal, 1827) патогенных нематод *Bursaphelenchus xylophilus*.
3. Оценить потенциальное распространение фитопаразитических нематод, ассоциированных с короедами рода *Ips* (на примере *Ips typographus* (Linnaeus, 1758)).
4. Выявить эффективные дозы фумиганта – динитрила щавелевой кислоты для обеззараживания древесины от сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*.
5. Изучить устойчивость основных лесообразующих хвойных пород, произрастающих на территории Российской Федерации, к патогенному виду *Bursaphelenchus xylophilus*.
6. Определить оптимальные параметры для эффективного выделения фитопаразитических нематод-ксилобионтов *Bursaphelenchus xylophilus* из древесного субстрата при лабораторных исследованиях.

Научная новизна

В результате обследований лесонасаждений на территории РФ обнаружены три вида нематод-ксилобионтов рода *Bursaphelenchus* (*B. mucronatus*, *B. sexdentati*, *B. leoni*), идентификация которых подтверждена молекулярно-генетическим анализом. Описан новый для науки вид нематоды – *Sychnotylenchus kulinichi* Ryss, Chalkin, Subbotin, 2024 (Nematoda: Anguinoidea).

Впервые установлена возможность заселения вершинного короеда *Ips acuminatus* сосновой стволовой нематодой *B. xylophilus* – возбудителем вилта хвойных пород.

На основании полевых исследований отмечена возможность переноса патогенных нематод рода *Bursaphelenchus* короедами *Ips* spp. на расстояние до 6 км.

Впервые получены данные по устойчивости основных лесообразующих хвойных пород, произрастающих на территории РФ, к патогенному виду *B. xylophilus*.

Впервые установлены дозы динитрила щавелевой кислоты для обеззараживания лесоматериалов от карантинного организма – сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* путем фумигации.

Получены оригинальные данные по оптимальным временным и температурным параметрам для выделения нематод-ксилобионтов из древесины хвойных пород.

Теоретическая и практическая значимость работы

1. Полученные опытным путем данные по изучению возможности трансмиссии карантинного организма – сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* широко распространенным на территории РФ короедом *Ips acuminatus* дополняют пути возможной инвазии и распространения этого вида нематоды. Результаты исследований могут служить основанием для пересмотра анализа фитосанитарного риска в отношении патогена *B. xylophilus* для территории РФ.

2. Дана оценка факторов, влияющих на разлет короедов рода *Ips* (на примере *Ips typographus*), которые могут быть применены при разработке фитосанитарных мер борьбы с данным вредителем леса, как потенциальным переносчиком нематод *B. xylophilus*.

3. Установлены концентрации и время экспозиции при применении динитрила щавелевой кислоты для обеззараживания древесины хвойных пород от нематод *B. xylophilus*. Результаты исследований были учтены при подготовке издания «Справочник пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации».

4. Полученные опытным путем данные об устойчивости основных хвойных пород России к возбудителю вилта хвойных пород *B. xylophilus* целесообразно учитывать при лесовосстановительных работах.

5. Установлены оптимальные температурные и временные условия экстракции нематод-ксилобионтов из древесного субстрата, что позволяет ускорить процесс проведения фитогельминтологического исследования.

Методология и методы научного исследования. Методологическая основа исследования базируется на международных подходах, применяемых в лесном хозяйстве и паразитологии для изучения короедов и фитопаразитических нематод. Работа включала комплекс современных полевых и камеральных методов: энтомологических, гельминтологических и молекулярно-генетических. Обработка материалов проводилась с использованием специализированного лабораторного оборудования (стереомикроскоп, термостат, климатическая камера, секвенатор) и актуального программного обеспечения.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Короеды *Ips acuminatus* могут являться переносчиками сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*, что необходимо учитывать при оценке инвазии и распространении этого патогена.

2. Фауна нематод, ассоциированных с древесиной и короедами, включала 20 видов, относящихся к 16 родам, 7 семействам отряда Rhabditida, среди которых присутствовали свободноживущие, хищные нематоды, мико- и фитогельминты, а

также паразиты кишечника короедов. Из 3 видов нематод рода *Bursaphelenchus* два вида зарегистрированы на территории РФ впервые. Один вид из рода *Sychnotylenchus* описан как новый для науки.

3. Имаго короедов рода *Ips*, как потенциальные переносчики фитопаразитических нематод, могут разлетаться на расстояние до 6 км.

4. Сосны *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* и лиственница *Larix sibirica* восприимчивы к возбудителю вилта хвойных пород *B. xylophilus*, пихта сибирская *Abies sibirica* – слабовосприимчива, а ель обыкновенная *Picea abies* – устойчива.

5. Для обеззараживания лесоматериалов хвойных пород от карантинного вида – фитопатогенной нематоды *B. xylophilus*, в качестве альтернативы бромистому метилу рекомендуется использовать озонобезопасный фумигант – динитрил щавелевой кислоты.

6. При гельминтологическом исследовании древесины для выделения нематод методом Бермана целесообразно применять экспозицию 24 ч.

Степень достоверности и апробация результатов работы. Результаты исследования по теме диссертации были изложены и обсуждены в рамках следующих конференций: Всероссийской конференции с международным участием «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» (XI Чтения памяти О. А. Катаева), СПбГЛТУ, (27–29 октября 2020 г., г. Санкт-Петербург); II International research-to-practice conference «Modern Problems of Forest Protection and Ways of their Solution» dedicated to 95th anniversary of professor N.I. Fedorov and the 90th anniversary of the Department of Forest Protection and Wood Science (5–9 October 2020, Minsk); XIV Международном симпозиуме Российского общества нематологов (1-6 августа 2021 г., г. Ярославль); XX Международной конференции молодых учёных «Леса Евразии – Карельские леса», посвящённой 180-летию со дня рождения профессора М.К. Турского, 100-летию Республики Карелия и 80-летию Петрозаводского государственного университета (22–27 марта 2021 г., г. Петрозаводск); XXI Международной конференции молодых учёных «Леса

Евразии – Большой Кавказ», посвящённой 300-летию Российской академии наук, 285-летию со дня рождения академика А.А. Нартова и 30-летию Горного ботанического сада. (27 июня – 02 июля 2022 г., г. Махачкала); IUFRO Conference Division 7 – Forest Health Pathology and Entomology (6–9 September 2022, Lisbon); XIV Международном симпозиуме Российского общества нематологов (23–25 августа 2023 г., г. Москва); VII съезде Паразитологического общества: итоги и актуальные задачи (16–20 октября 2023г., г. Петрозаводск); Международной научно-практической конференции: «Фитосанитарная безопасность: угрозы, вызовы и пути решения», посвященной 65-летию основания института (14–15 декабря 2023г., г. Алматы, Республика Казахстан); Международной научно-практической конференции «Защита и карантин леса» (21–22 марта 2024 г., р.п. Быково, Московская область); Международной научно-практической конференции «Защита и карантин растений. Здоровые растения – здоровая нация» (10–13 декабря 2024 г., р.п. Быково, Московская область), Sixteenth Symposium of the Russian Society of Nematologists (8 October 2025, Moscow).

Личный вклад автора. Диссертация представляет собой итог самостоятельного исследования. Лично автором выполнены экспериментальные работы, проведен анализ литературы, подготовлены публикации, выполнены обобщение и статистическая обработка полученных данных. Совместно с научным руководителем осуществлялись постановка цели и задач, а также определение методологии исследования.

Публикации. Результаты исследований по теме диссертации изложены в 27 публикациях, из них 8 – в рецензируемых журналах, включённых в Перечень ВАК, 3 – в WoS, Scopus.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 206 страницах, состоит из введения, основной части, содержащей 49 рисунков, 19 таблиц, заключения, принятых сокращений, списка литературы (включает 330 наименований, в том числе 265 — на иностранном языке) и 7 приложений.

Характеристика результатов, полученных в соавторстве и благодарности

Благодарен научному руководителю — главному научному сотруднику ФГБУ «ВНИИКР» д.б.н. **О.А. Кулиничу** за содействие и координацию исследований. За научные рекомендации и поддержку признателен старшему научному сотруднику - начальнику отдела лесного карантина, к.б.н. **Е.Н. Арбузовой**. Благодарен за помощь в сборе материала и постановку опыта профессору Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета, д.б.н. **С.Н. Лябзиной**. Выражаю признательность за помощь в определении нематод главному научному сотруднику ЗИН РАН д.б.н. **А.Ю. Рыссу** и идентификацию короедов старшему научному сотруднику ИЛАН РАН., к.б.н. **А.В. Петрову**. Благодарю научного сотрудника отдела лесного карантина ФГБУ «ВНИИКР» к.б.н. **Н.И. Козыреву** за помощь в проведении молекулярно-генетической диагностики организмов.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Биология, распространение, фитосанитарное значение короедов: *Ips acuminatus* и *Ips typographus*

Изучение роли короедов в лесных экосистемах имеет ключевое значение как для оценки их экологического влияния, так и для минимизации экономического ущерба. Понимание этого аспекта является необходимым условием для точного прогнозирования всплесков численности вредителей и разработки мер по защите древостоев. Всего в мире зарегистрировано 37 валидных видов короедов рода *Ips* (Cognato et al., 2003; Cognato, 2015; Douglas et al., 2019). Фауна короедов рода *Ips*, распространенных на территории Российской Федерации, включает 7 видов: *I. acuminatus* (Gyllenhal, 1827), *I. amitinus* (Eichhoff, 1872), *I. cembrae* (Heer, 1836), *I. duplicatus* (Sahlberg, 1836), *I. sexdentatus* (Boerner, 1767), *I. subelongatus* (Motschulsky, 1860), *I. typographus* (Linnaeus, 1758), а основными кормовыми растениями этих вредителей являются хвойные породы семейства Pinaceae: *Abies*, *Larix*, *Picea* и *Pinus* (Ижевский и др. 2005).

Короеды рода *Ips* размножаются в ослабленных и усыхающих хвойных древостоях, однако при большой численности имаго способны атаковать деревья без внешних признаков ослабления (Гниненко и др. 2021; Маслов 2010, 2014; Гниненко, Маслов, 2022; Мандельштам, Селиховкин 2020).

Ель европейская и сосна обыкновенная являются важными экспортными позициями Российской Федерации на мировом рынке лесоматериалов. При этом страны-импортеры предъявляют строгие фитосанитарные требования к отсутствию карантинных вредителей, в частности, жуков рода *Ips*. Данный род короедов внесен в карантинные списки Турции, США, Канады, Марокко, ЮАР, Туниса, Уругвая и ряда других государств (приложение 1).

Статус короедов как карантинного объекта напрямую влияет на условия поставок российской древесины. Учитывая данное обстоятельство, многие страны мира, импортирующие лес и лесоматериалы, требуют окорки или соответствующей фитосанитарной обработки, гарантирующей отсутствие короедов в продукции.

Горный киргизский короед *I. hauseri* Reitter, 1894, который ранее считался распространенным на территории РФ (Старк 1952; Ижевский и др., 2005), нами отнесен к отсутствующим, согласно последней информации (Кулинич и др. 2021; Кулинич и др. 2022; Петров, Кулинич, 2024).

Систематическое положение рода *Ips* DeGeer, 1775:

Класс – Насекомые (Insecta); Отряд – Жесткокрылые (Coleoptera); Семейство – Долгоносики (Curculionidae); Подсемейство – Короеды (Scolytinae); Род – *Ips*.

На основе филогенетического анализа несколько видов были перенесены в роды *Pseudips* (Cognato et al., 2003) и *Orthotomicus* (Cognato, 2015).

Короеды рода *Ips* являются стволовыми вредителями хвойных насаждений. Несколько видов североамериканских короедов входят в перечни карантинных организмов стран Европы и Азии, включая РФ и ЕАЭС. В зависимости от состояния насаждений представители семейства короедов могут выступать как в качестве вторичных (заселяя ослабленные деревья), так и в качестве первичных вредителей, способных атаковать здоровые древостои. Яркими примерами инвазий служат *Ips typographus*, причинивший масштабный урон ельникам Московской области и прилегающих регионов, а также *Ips amitinus*, ставший причиной усыхания кедра сибирского в Томской области в 2019 г. на площади в сотни гектаров.

Ниже приведены сведения о короедах *I. acuminatus* (вершинный короед) и *I. typographus* (короед-типограф) которые, как доминирующие виды ксилофильного комплекса хвойных насаждений РФ, являлись объектами наших исследований.

1.1.1. Географическое распространение

Ips acuminatus

Вершинный короед распространен на территории большей части Европы, от северной Испании до северной Фенноскандии. Присутствует в Крыму и Кавказе, а также в Казахстане, Турции, Сирии. Ареал вредителя охватывает Сибирь, Якутию, Дальний Восток, Сахалин, Камчатку, Китай, Северную Монголию, Северную

Корею, Японию и Тайланд (Wood, Bright, 1992; Bright, Skidmore, 2002; Ижевский и др., 2005; Vega, Hofstetter, 2015).

Ips typographus

Широко распространен на двух континентах: в Европе, включая европейскую часть России, и в Азии. Распространение в Азии транспалеарктическое, охватывающее Россию (Сибирь и Дальний Восток), Китай, Монголию, Корейский полуостров и Японию. Он также встречается в Африке в Алжире (Douglas et al., 2019; <https://gd.eppo.int/taxon/IPSXTY/distribution>). В Европе, включая европейскую часть России, *I. typographus* широко распространен в ареале своего основного хозяина, *Picea abies*. Он присутствует как в низинах, так и в горах (до верхней границы леса).

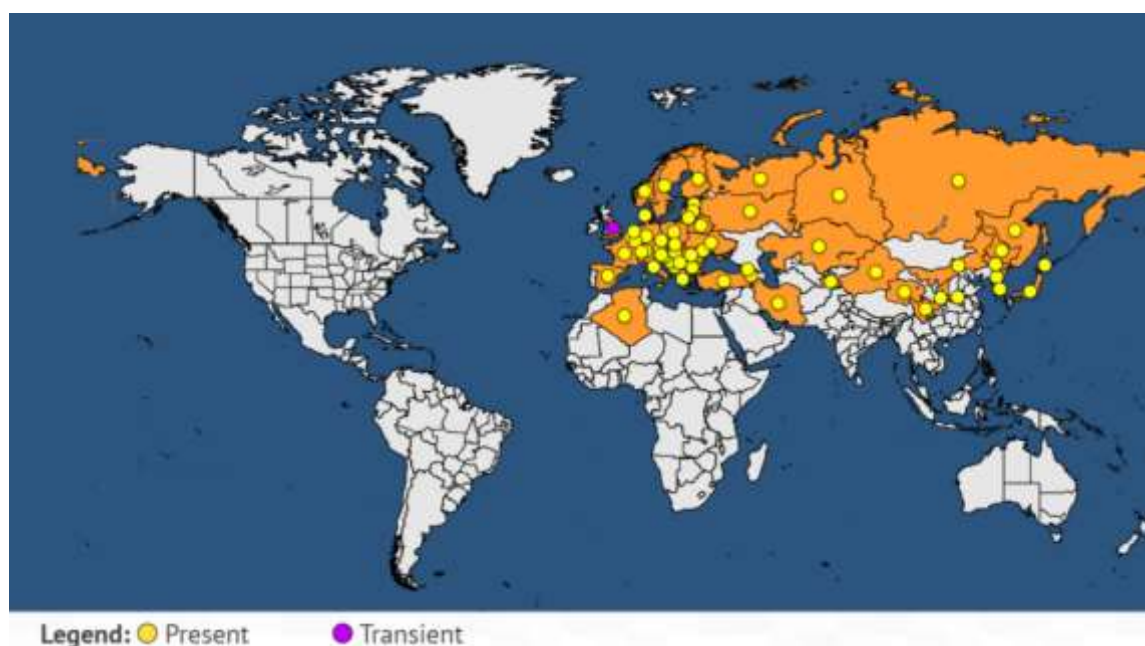


Рисунок 1 — Распространение *Ips typographus* в мире

(<https://gd.eppo.int/taxon/IPSXTY/distribution>)

1.1.2. Биология

Идентификацию имаго короедов рода *Ips* проводили на основании таких диагностических признаков, как форма скатов надкрылий – «точки» жука. На

рисунке 2 приведены данные признаки, характерные для *I. acuminatus* и *I. typographus*: форма ската надкрылий и расположение окаймляющих их зубцевидных бугорков.

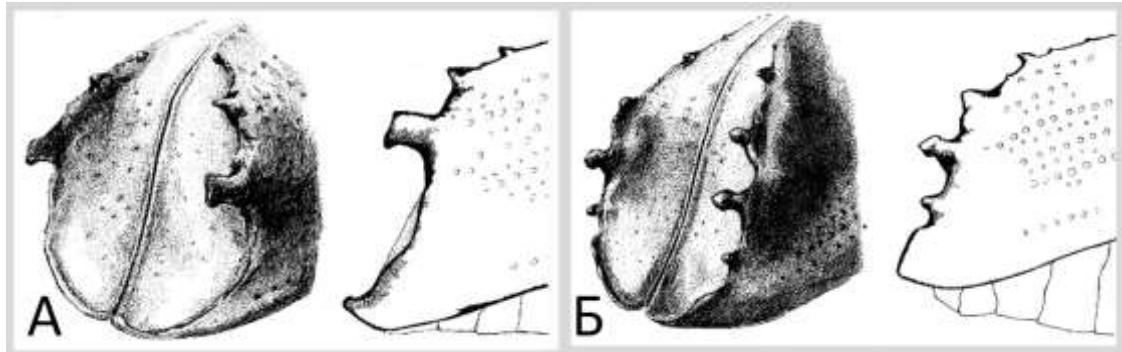


Рисунок 2 — А – скат надкрылий *Ips acuminatus*; Б – скат надкрылий *Ips typographus* (А.В. Петров)

Ips acuminatus

Ips acuminatus — полигамный вид, который размножается под тонкой чешуйчатой корой сосны в верхней части стволов и в толстых ветвях. Вид также может размножаться в ослабленных или мертвых стоящих деревьях, в упавших деревьях, круглых лесоматериалах с тонкой корой и в порубочных остатках. *Ips acuminatus* традиционно не считался агрессивным видом, вызывающим гибель деревьев, однако в современной литературе часто этот вид рассматривается как вредитель древесины, переносящий офиостомовые грибы (*Ophiostoma spp.*). Данные виды грибов имеют экономическое значение, т.к. вызывают снижение роста, истончение кроны, хлороз деревьев и в ряде случаев гибель древостоев. Одним из признаков заражения древесины офиостомовыми грибами является синева древесины (Пашенова и др., 2017).

Лёт начинается в конце апреля – мае и длится почти все лето. В южных районах ареала обитания за год развивается два, а в северных – одно поколение. Полный жизненный цикл – 6 месяцев. Длительность развития стадии личинки 40-50 дней, куколки 8-15 дней, имаго – 3 месяца. Брачную камеру и начало маточных ходов выгрызают самцы. От брачной камеры отходят в продольном и несколько

косом направлении от 3 до 12 маточных ходов, забитых буровой мукой, длиной до 40 см и шириной до 2 мм (рисунок 3).

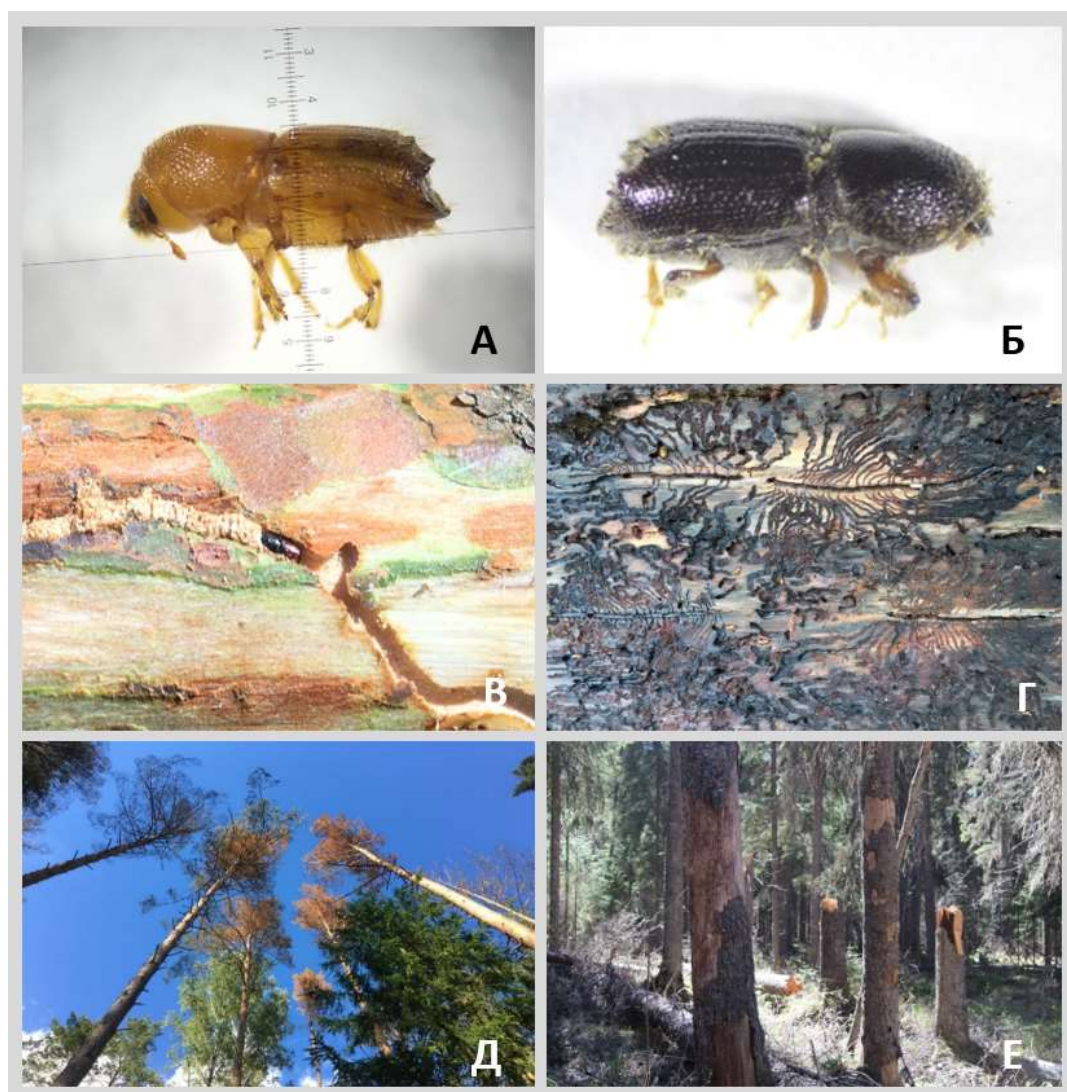


Рисунок 3 — А - латеральная часть *I. acuminatus*; Б - латеральная часть *I. typographus*; В - ходы *I. acuminatus*; Г - ходы *I. typographus*; Д - повреждения древостоя *Pinus sylvestris* от *I. acuminatus* (Брянская область); Е - повреждения древостоя *Picea abies* от *I. typographus* (Республика Карелия) (ориг.)

В конце каждого маточного хода в период питания самка выгрызает расширение. Вдоль маточного хода располагается ряд отверстий, которые также выгрызаются самками. По каждой стороне маточного хода самка прогрызает

выемки (яйцевые камеры), куда она откладывает яйца. Появление личинок при двух генерациях в году приурочено к первой – второй декаде мая. Процесс окукливания завершается к концу мая.

Молодые короеды появляются в первой декаде июня. Молодые самцы закладывают новые ходы. Самки приблизительно к середине июня, за несколько дней до того, как оставить первое поселение, приступают к дополнительному питанию. Зимуют имаго в старых ходах (Васильев, 1988; Ижевский и др., 2005).

Ips typographus

Ips typographus является наиболее опасным насекомым-вредителем елей (*Picea* spp.) (Grégoire и Evans, 2004; Rouault et al., 2006), где он размножается в древесине недавно погибших деревьев, но при массовой численности может заселять и живые деревья (Schwenke, 1974; Weslien et al., 1989). Вспышки могут развиваться очень быстро в еловых насаждениях, поврежденных ветром или снегом или подверженных стрессу от засухи или загрязнения воздуха (Grodzki et al., 2004). Во время таких вспышек популяция может достаточно увеличиться, чтобы создать очаг вредителей. В случае развития очага вредителя *I. typographus* может преодолеть сопротивление здоровых деревьев (Hedgren, Schroeder, 2004). Жуки начинают летать, когда температура воздуха составляет от 12 - 16 °C. Полет изменчив внутри популяций и между участками. В горах весеннее роение зависит от высоты и экспозиции склонов, которые влияют на термические условия (Coeln et al., 1996). Полет начинается раньше на солнечных склонах и на более низких высотах.

Жуки демонстрируют максимальную летную активность при температуре приблизительно 25 - 30 °C, однако полет прекращается при увеличении этого значения (Lobinger, 1994). В нормальных условиях продолжительность периода полета составляет приблизительно 2-3 недели, но в дождливую и холодную погоду он может удлиняться до 5 или 6 недель.

На северо-западе Российской Федерации основной лёт короеда - типографа обычно происходит в апреле-июне, в зависимости от региона (Чалкин и др. 2021;

Лябзина, Чалкин, 2023). Сроки лёта короедов могут быть существенно растянуты вплоть до конца лета благодаря формированию сестринских поколений, а в южных регионах — и второго поколения. После завершения яйцекладки взрослые жуки-родители нередко покидают первоначальное место обитания и мигрируют на новые деревья, где основывают сестринские выводки.

Личиночные ходы располагаются плотно, отличаются сравнительной краткостью и, как правило, не пересекаются (рисунок 3). В толще коры находится брачная камера, от которой вверх и вниз отходят 1–3 прямых продольных маточных хода (изредка их число может достигать 9–10). Ходы обычно слабо затрагивают заболонь, оставляя на ней лишь неглубокие отпечатки. Ширина хода колеблется до 3 мм, длина — до 16 см (в исключительных случаях — до 40 см). Завершающая часть хода значительно расширяется, переходя в овальную куколочную колыбельку, расположенную под корой, либо в её толще. Молодые жуки появляются в июле – августе и проходят дополнительное питание непосредственно под корой, прогрызая кору между ходами. В средней полосе и северных регионах вид обычно развивается в одном поколении, однако при благоприятных погодных условиях возможно формирование второго поколения. После завершения метаморфоза молодые особи остаются под корой для созревания, питаюсь перед расселением.

Основным растением-хозяином *I. typographus* является *Picea abies* (ель европейская), а в Азии хозяевами служат другие виды *Picea* (например, *P. orientalis*, *P. jezoensis*). Он также поражает другие хвойные деревья, такие как *Pinus* (*P. sylvestris*, *P. cembra*, *P. sibirica*, *P. koraiensis*), *Abies* (*A. alba*, *A. sibirica*, *A. holophylla*, *A. reflepsis*, *A. nordmanniana*, *A. sachalinensis*), *Larix* (*L. decidua*, *L. sibirica*) и *Pseudotsuga* (*P. menziesii*). (Ижевский и др., 2005; Мозолевская, Липаткин, 2012; 2014; Маслов, 2014; Гниненко и др., 2021).

Насекомое может зимовать на всех стадиях развития. Яйца, личинки, куколки и имаго зимуют в ходах под корой дерева-хозяина, а имаго также могут зимовать в пнях, подстилке или минеральной почве на глубине 6–8 см вблизи дерева, где они развивались.

1.1.3. Вредоносность и значение для лесных ценозов

Ips acuminatus

Ips acuminatus поражает верхнюю часть или большие ветви стоящих деревьев. Верхушки зараженных деревьев увядают, буреют и сбрасывают хвою. Это увядание обычно прогрессирует вниз от верхушки дерева. Взрослые особи и личинки прогрызают ходы под корой в камбии. Ходы жуков *Ips* обычно имеют форму буквы «Н» или «У». Они нападают как на зрелые, так и на молодые деревья, хотя явное предпочтение отдается последним. Подкорковые ходы, которые они проделывают в живых деревьях, могут быть фатальными, поскольку нарушают циркуляцию питательных веществ. Деревья защищают себя от проникновения первых имаго, выделяя смолу, но, будучи ослабленными, они не могут противостоять массовой атаке насекомых. На большей части своего ареала в Европе *I. acuminatus* встречается совместно с *I. sexdentatus*, но обитает на коре разных участков дерева (Mathiesen, 1950; Lieutier et al., 1991; Villari, 2012).

Вершинный короед является наиболее распространенным техническим вредителем сосновой лесопроизводства. Данный вид заселяет древостои в различных типах леса, включая хвойные (преимущественно сосновые) и смешанные насаждения. Является опасным, а в некоторых регионах — массовым вредителем. Повреждающее действие оказывают как имаго, так и личинки, прокладывающие ходы в коре и лубе живых, нередко ослабленных деревьев, особенно в их вершинной части (Мозолевская и др., 2010).

Ослабленные деревья Pinaceae чаще всего подвергаются нападению видов подсемейства Scolytinae, включая *Ips*. Однако *I. acuminatus* может нападать и на здоровые сосны. Взрослые особи и личинки *I. acuminatus* преимущественно наносят вред сосне обыкновенной (*P. sylvestris*). Его также можно обнаружить на других видах *Pinus*, а иногда на *Picea*, *Larix* и *Abies* (Pinaceae) (Старк, 1952; Pfeffer, 1995).

Ips typographus

Короед-типограф один из самых опасных и распространенных вредителей еловой древесины. Он населяет хвойные и смешанные леса, концентрируясь преимущественно в ельниках (лесосеки, гари, участки бурелома и ветровала), где встречаются ослабленные или поваленные деревья (в возрасте от 50 до 120 лет), неокоренные стволы, сортименты и порубочные остатки.

Жук заселяет ствол почти по всей высоте, но чаще выбирает зону толстой и переходной коры. В обычных условиях он предпочитает ослабленные деревья, однако во время вспышек массового размножения атакует и здоровые насаждения. В плотных штабелях заселение обычно происходит только с поверхности.

Активный лёт начинается в мае–июне: в первую очередь страдает древесина зимне-весенней заготовки, затем — свежесрубленные материалы. Примечательно, что типограф способен заселить свежесрубленный ствол уже через 1–2 дня. Прогрызаемые им ходы образуют так называемую поверхностную «червоточину», которая лишь незначительно снижает сортность древесины. Однако, основной урон усугубляется сопутствующим заражением дерева грибами, изменяющими цвет и структуру древесины. (Ижевский и др., 2005, Леднев и др., 2019; Пашенова и др., 2017).

Группой исследователей на северо-западе РФ изучен состав микобиоты короеда-типографа, который был представлен мицелиальными грибами 13 родов, представителей которых можно условно соотнести с четырьмя экологическими группами: ксилотрофы, энтомопатогены, деревоокрашивающие грибы и неспециализированные сапротрофы (Леднев и др., 2019).

1.1.4. Карантинные фитосанитарные мероприятия и меры защиты хвойных насаждений от короедов рода *Ips*

Экспорт российской древесины на мировые рынки ограничен строгими фитосанитарными требованиями стран-импортеров в отношении короедов рода *Ips*. Отсутствие этих вредителей является обязательным условием при поставках в Великобританию и государства ЕС (Защищенные зоны — Ирландия, Греция,

острова Корсика и Мэн и др.). Кроме того, ряд видов *Ips*, распространенных на территории РФ, включены в карантинные списки Китая, Турции и других стран — крупных импортеров российского леса (Чалкин и др., 2020).

Короеды могут распространяться самостоятельно, путем разлета в направлении растения-хозяина, а также могут быть занесены с зараженной древесиной. В лабораторных условиях показано, что взрослые особи *Ips* spp. могут летать непрерывно в течение нескольких часов, однако в полевых условиях полеты наблюдались только на ограниченные расстояния (Forsse, Solbreck, 1985). Считается, что благодаря ветру короеды способны преодолевать расстояние в десятки километров.

Распространение на большие расстояния возможно также при транспортировке зараженных бревен, дров, щепы, древесных отходов или коры. Недавние исследования показывают, что щепы, опилки и стружка являются объектами заноса *B. xylophilus* (Hopz-Biziks et al., 2017; Arbuzova et al., 2023).

В связи с жесткими фитосанитарными требованиями (возврат партии леса даже при обнаружении одной особи короеда), особую значимость приобретают надежные методы обеззараживания древесины. На сегодняшний день полное уничтожение карантинных видов в лесоматериалах с корой гарантируют только окорка и фумигация сертифицированными препаратами.

В области лесозащиты наряду с классическими подходами (рубки, химобработка, ловчие деревья) активно развиваются методы феромонного мониторинга. Синтетические аналоги феромонов позволяют автономно собирать насекомых для последующей лабораторной идентификации, своевременно выявлять очаги заражения и на основе полученных данных принимать обоснованные решения о тактике борьбы — от профилактики до прямого уничтожения (Лебедева и др., 2001; Комарова 2019; Чалкин и др., 2021; Чалкин, Лябзина 2022; Усеня и др., 2023; Лябзина, Чалкин 2023).

1.2. Сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus*: биология, распространение, фитосанитарное значение

1.2.1 Таксономический статус и диагностика

В роде *Bursaphelenchus* насчитывается более 130 видов, при этом выделяется несколько групп нематод. Род включает два карантинных вида – возбудителя красной кольцевой болезни кокосовых пальм *B. cocophilus* и сосновую стволовую нематоду *B. xylophilus*, вызывающую вилт хвойных пород. Данное заболевание представляет большую угрозу хвойным лесам.

Вид: *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhrer, 1934) Nickle, 1970

Синонимы: *Aphelenchoides xylophilus* (Steiner and Buhrer, 1934); *Paraphelenchoides xylophilus* (Steiner and Buhrer, 1934) Haque, 1967; *Bursaphelenchus lignicolus* (Mamiya and Kiyohara, 1972).

Таксономическое положение:

Тип Nematoda; отр. Rhabditida; сем. Aphelenchoididae; род *Bursaphelenchus*; *B. xylophilus* (Steiner, Buhrer, 1934) Nickle, 1970.

Общепринятое название: сосновая стволовая нематода, pine wood nematode, сосновая древесная нематода, pine wilt disease, вилт хвойных пород (заболевание).

Впервые нематоды, впоследствии идентифицированные как *Bursaphelenchus xylophilus*, были обнаружены в сосновых бревнах на территории США и описаны в 1934 г. как новый вид рода *Aphelenchoides*. Позднее, в работе Nickle с соавторами (Nickle et al., 1981), таксономическое положение вида было пересмотрено, и он был перенесен в род *Bursaphelenchus*.

В Японии внимание к *B. xylophilus* связано с массовой гибелью сосновых насаждений в 1960-х годах. При исследовании причин усыхания лесов было установлено, что болезнь вызывается нематодами. Выявленный возбудитель был описан как новый вид *B. lignicolus*, однако впоследствии этот таксон был сведен в синонимы к *B. xylophilus*. Исследования, проводимые в США (Wingfield et al., 1983) в 1980-1984 гг., показали, что вид *B. xylophilus* существует в разных формах: с мукро на конце хвоста самки (форма «М») и с округленным терминусом хвоста самки (форма «R»). В Северной Америке (преимущественно в США), наиболее

широко распространены нематоды с закругленной формой хвоста самки «R», а в Канаде чаще регистрируются особи с формой «M». В странах Европы и Азии, где выявлен *B. xylophilus*, обнаруживаются только самки с закруглённым хвостом «R».

В сосновых насаждениях в Японии был выявлен еще один вид нематоды – *B. mucronatus* Mamiya & Enda, 1979, морфологически близкий к *B. xylophilus*. Дальнейшие исследования показали, что *B. mucronatus* относится к числу слабопатогенных организмов. *Bursaphelenchus mucronatus* широко распространен в мире, он выявлен в Северной Америке, Азии, Европе и часто регистрируется при мониторинге хвойных насаждений, включая Российскую Федерацию (Ахматович, Рысс, 2009; Чалкин и др., 2024).

Х.Брааш (Braasch et al., 2011) в этом таксоне выделила два подвида: *B. mucronatus mucronatus* и *B. mucronatus kolymensis*. Подвид *B. mucronatus mucronatus* широко распространен в хвойных насаждениях Российской Федерации и других странах мира. Оба вида *B. xylophilus* и *B. mucronatus* имеют идентичные циклы развития, сходную биологию, общие растения-хозяева и одних и тех же жуков-переносчиков. К числу родственных к *B. xylophilus* по морфологии видов необходимо отнести также вид *B. fraudulentus*. По морфологическим признакам он фактически не отличим от *B. mucronatus*, но считается, что он связан только с лиственными породами, однако имеется информация о его выявлении в древесине хвойных пород (Braasch et al., 2001) (идентификация вида была проведена на основе молекулярно-гентического анализа).

1.2.2 Географическое распространение

Естественным регионом распространения стволовой нематоды является Северная Америка (территория США, Канады, Мексики). При этом североамериканские породы хвойных устойчивы к этому патогену (Evans et al., 1996; ЕРРО, 2013). В данном регионе паразит наносит ущерб только интродуцентам.

Первое обнаружение *B. xylophilus* во вторичном ареале относится к 1960-м годам, когда были выявлены причины массовой гибели сосен в Японии (Tokushige, Kiyohara, 1969). Согласно последним данным, вид широко распространен фактически на всех островах Японского архипелага. Большие очаги пораженных *B. xylophilus* сосен выявлены в Китае и Южной Корее (Shin Sang-Chul, 200; Wang, 2009, Futai, 2021). В Европе *B. xylophilus* впервые обнаружен в Португалии в 1999 г. в окрестностях г. Лиссабон на погибших соснах (Mota et al., 1999), а в 2008 году обнаружен в Испании, в районе, прилегающем к границе с Португалией (Abelleira et al., 2011; Robertson et al., 2011). Исследования, проведенные в 2009 г. на острове Мадейра (территория Португалии), показали, что почти все хвойные насаждения острова поражены *B. xylophilus* (Sousa et al., 2011; Fonseca et al., 2012). Принимаемые Евросоюзом карантинные фитосанитарные меры по локализации очага *B. xylophilus* не дали должного результата. Нематода в настоящее время распространилась почти по всей территории Португалии, частично - в Испании и в 2025 г. выявлена во Франции (EPPO Report, 2025). Переносчиками нематод на европейском континенте являлись усачи *Monochamus galloprovincialis* (Sousa, 2001; Mota, Paulo, 2009; Sousa et. al., 2011) широко распространенные в Европе и Азии. Недавно выявлена в Армении (Arbuzova et al., 2025).



Рисунок 4 — Карта распространения *Bursaphelenchus xylophilus* в мире
<https://gd.eppo.int/taxon/BURSXY/distribution>

1.2.3 Биология

Строение нематод *Bursaphelenchus xylophilus* представлено на рисунке 5. Биология вида *Bursaphelenchus xylophilus* (рисунок 6) имеет два альтернативных пути развития: с участием жука-переносчика (дисперсионный вариант) и развитие в древесном субстрате.



Рисунок 5 — Особи нематод *Bursaphelenchus xylophilus*: А- самка, Б-самец, В-спермула самца *B. xylophilus*, Г- трофический сенсорный отдел *B. xylophilus* (ориг.)

Онтогенез *B. xylophilus* включает четыре личиночные стадии (рисунок 6). Из яйца отрождается личинка 2-го возраста. При питании ее на фитопатогенных грибах (в мертвой древесине дерева) или на клетках смоляных каналов в здоровом растении, нематода проходит все четыре стадии линьки и завершается процесс появления имаго. При неблагоприятных условиях личинка 3-го возраста может переходить при линьке в специальную личинку (дисперсионная личинка),

устойчивую к отрицательным и высоким температурам, отсутствию пищи и влаги. Развитие нематоды завершается за 3-5 дней.

Дисперсионный этап развития нематоды связан с усачами рода *Monochamus* (рисунок 6) (Wingfield et al., 1982; Mamiy, 1984; Luzzi et al., 1984; Necibi, Linit, 1998; Bergdahl et al., 1991; Sousa, 2001; Jikumaru, Togashi, 2003; Sousa, 2011; Akbulut, Stamps, 2011; Sone et al., 2011; Park et al., 2014).

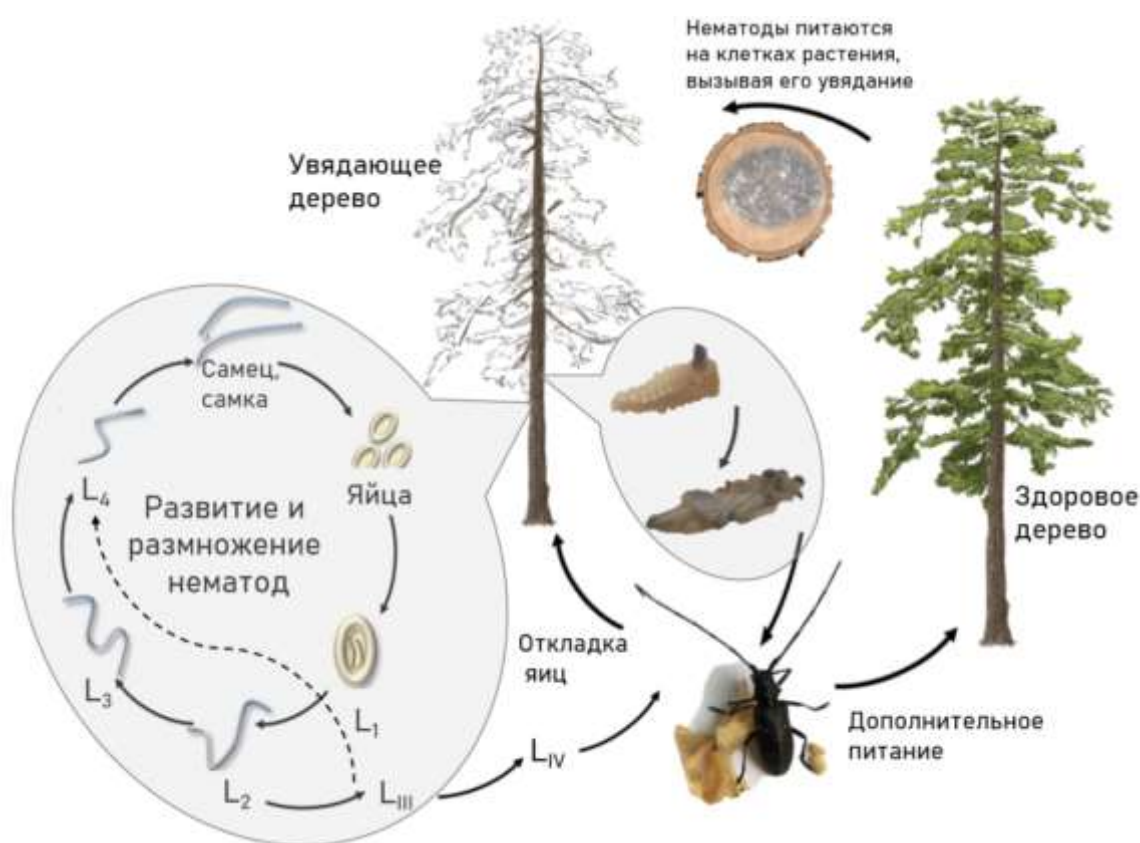


Рисунок 6 — Жизненный цикл сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* с участием жуков усачей рода *Monochamus*

(ориг.). Личинки: L₁, L₂, L₃, L₄ (при питании на грибе или клетках смоляных каналов), L_{III} - дисперсионная личинка, L_{IV} – трансмиссивная личинка (образуется перед заселением насекомого)

В погибшем или ослабленном дереве, которое поражено нематодами, как правило, присутствуют различные стволовые вредители, в частности черные усачи *Monochamus* spp. При наличии в дереве этих видов усачей и *B. xylophilus*, нематоды

весной заселяют усачей в стадии куколки. При этом нематоды еще раз линяют, переходя в стадию трансмиссивной личинки (L_{IV}) (другое ее название «дауэрларва», «dauer larvae»). Далее усачи, выходя из куколки и покидая дерево, заселяют здоровые деревья, где проходит дополнительное питание на побегах сосны в кроне. В период дополнительного питания жуков нематоды покидают имаго и заселяют здоровое дерево, мигрируя в ветви, ствол и корни (Mamiya, 1975, 1984; Wingfield et al., 1982; Wingfield, 1987; Kim et al., 2022; Arbutova et al., 2023; Wang et al., 2025). При благоприятных климатических условиях деревья гибнут от вилта хвойных пород в течение 1-2-х лет.

Большую роль в развитии нематод играет температура. Пороги развития нематод $+9,5 \dots +33$ °C. При этом, чем выше температура, тем быстрее проходит ее цикл развития (Mamiya, 1975). В течение 28 дней самки могут отложить до 150 яиц.

1.2.4 Вредоносность и экономическое значение

В связи с возможным заносом нематоды *B. xylophilus* на территорию Европы, Европейская и Средиземноморская организация по защите растений (ЕОКЗР) предложила в 1986 г внести этот вид в перечень карантинных организмов и ввести ограничения на ввоз необработанной древесины из стран, где это вид нематоды распространен. Введенные фитосанитарные санкции нанесли большие убытки экспортным компаниям в США и в Канаде (Bergdahl, 1988). В данное время *B. xylophilus* включена в перечни карантинных организмов многих стран мира (табл. 2), а из США и Канады древесные материалы экспортируются только после соответствующей фитосанитарной обработки.

Таблица 2 — Карантинный статус сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* в мире (по данным EPPO Global Database, 2026)

Страна	Карантинный статус вредного организма	Год включения в карантинный перечень страны
Африка		
Тунис	Карантинный организм	2012

Страна	Карантинный статус вредного организма	Год включения в карантинный перечень страны
Марокко	Карантинный организм	2018
Южная Америка		
Аргентина	A1 ¹	2019
Бразилия	A1	2018
Чили	A1	2019
Парагвай	A1	1995
Уругвай	A1	1995
Азия		
Бахрейн	A1	2003
Китай	A2 ²	1993
Израиль	Карантинный организм	2009
Иордания	A1	2013
Казахстан	A1	2017
Европа		
Азербайджан	A1	2007
Грузия	A1	2018
Молдавия	A1	2006
Норвегия	Карантинный организм	2012
Турция	A1	2016
Украина	A1	2019
РОКЗР		
Евразийский экономический союз (ЕАЭС ¹)	A1	2016
ЕОКЗР	A2	1985
Европейский союз (ЕС)	A2	2019

Страна	Карантинный статус вредного организма	Год включения в карантинный перечень страны
COSAVE	A1	2018
APPPC	A2	1993

Примечание: A1 – перечень видов, отсутствующих на территории страны; A2 – перечень видов, ограниченно распространенных на территории страны; ¹ - Армения, Беларусь, Казахстан, Кыргызстан, Россия.

Учитывая, что вид *B. xylophilus* уже распространяется в Европе, был проведен анализ фитосанитарного риска, который показал, что при отсутствии необходимого фитосанитарного контроля в отношении *B. xylophilus*, ущерб для стран ЕС может составить от 300 млн до 3 млрд евро в год (Soliman et al., 2012). В начале 2000-х в Португалии было срублено более 500 тыс. деревьев сосны, имеющих симптомы увядания, присущие заболеванию «вилт хвойных пород» (Mota, Paulo, 2009).

В Китае *B. xylophilus* относят к наиболее значимому для хвойных лесов патогену: с 1995 по 2006 гг. ежегодный ущерб от нематоды составил миллион деревьев (Zhao, 2008). В Южной Корее с 2005 по 2006 гг. погибло от *B. xylophilus* около 2-х миллионов сосен.

Обследование территории Российской Федерации на присутствие сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus*

Учитывая, что *B. xylophilus* широко распространен в Китае, обследование хвойных лесов на территории России на присутствие *B. xylophilus* были начаты с изучения территории Приморского края, как района, прилегающего к КНР (Kulinich et al., 1994). В дальнейшем (1994-2025 гг.) выборочно были обследованы хвойные леса и складированная древесина в различных регионах европейской части России, Сибири и Дальнего Востока России. Согласно результатам обследований, вид *B. xylophilus* на территории РФ не выявлен, однако выявлен вид - двойник *B. mucronatus* (Кулинич, Козырева 2004; Kulinich, 2004; Arbuzova et al., 2016; Кулинич и др., 2020, Чалкин и др. 2024).

Существенный вклад в изучение нематод рода *Bursaphelenchus* был внесен коллективом авторов (Рысс и др., 2005,) обобщившим все виды нематод рода *Bursaphelenchus*, распространенные в мире и приведены все их растения-хозяева и насекомые-переносчики. Согласно последним данным (Ryss, Subbotin, 2023; Ryss, 2025), на территории России зарегистрирован 21 вид рода *Bursaphelenchus*, однако достоверны 19, т.к. регистрация 2-х видов, описание которых сделано по морфологическим критериям, требует подтверждения. Из этих 19 видов, выявленных в Российской Федерации, 10 видов связано с хвойными породами (приложение 2).

Из зарегистрированных на территории РФ видов *Bursaphelenchus*, особое внимание заслуживает вид *B. mucronatus*, который также иногда показывает патогенность на некоторых видах хвойных, но не является карантинным (Круглик, Ерошенко, 1996). Так, изучение очагов бурсафеленхоза сосны во Владимирской области, вызванные *B. mucronatus*, описаны коллективом авторов (Шестеперов и др., 2024). Значение стволовых древесных нематод для лесного комплекса РФ и результаты опытов по патогенности *B. mucronatus* в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации опубликованы Н.А. Ахматовичем (Ахматович, 2007; Ахматович, Рысс, 2009).

Анализ фитосанитарного риска для территории Российской Федерации показал, что нематода *B. xylophilus* может вызывать гибель хвойных на значительной части территории РФ (Kulinich, Kolosova, 1995, Kulinich, Orlinskii 1998, Кулинич и др., 2018). Согласно прогнозу, ежегодный возможный прямой и косвенный ущерб в случае распространения *B. xylophilus* в РФ может составить от 47,8 до 112,2 млрд рублей (Кулинич и др., 2013). Также проведен анализ по возможности акклиматизации *B. xylophilus* и потенциальному ущербу для хвойных насаждений на территории Крыма (Кулинич и др., 2019) и Карелии (Чалкин и др., 2022). Если для территории Крыма *B. xylophilus* представляет серьезную угрозу хвойным, то климатические условия Республики Карелия не очень благоприятны для развития заболевания, вызываемого *B. xylophilus*. Однако, учитывая, что на территории Карелии преобладающей породой является сосна обыкновенная—

крайне восприимчивое растение-хозяин *B. xylophilus* и распространены жуки усачи рода *Monochamus* (Чалкин и др. 2021; Лябзина и др. 2022), сосновая стволовая нематода сможет выжить, а развитие заболевания и гибель хвойных могут наблюдаться в отдельные жаркие летние сезоны (Чалкин и др. 2022).

1.2.5 Пути инвазии *Bursaphelenchus xylophilus*

Выделяют два возможных пути распространения сосновой стволовой нематоды: естественный путь распространения с помощью насекомых-переносчиков и перевозка зараженной древесины или продуктов ее переработки с одной территории на другую.

Естественное распространения B. xylophilus в очагах.

Перенос *B. xylophilus* с зараженного дерева на здоровое осуществляется с помощью насекомых. Проведено изучение насекомых различных таксономических групп (сем. Cerambycidae, Curculionidae, Buprestidae, Elateridae - отряд Coleoptera, Siricidae - отряд Hymenoptera, Cercopidae - отряд Homoptera, Rhinotermitidae - отряд Isoptera) на зараженность их *B. xylophilus* (Linit, 1988; Linit, 1990, Sousa et al., 2011; Akbulut, Stamps 2011). Нематоды выявлялись в разных видах усачей, однако вид *B. xylophilus* в своем жизненном цикле тесно связан только с представителями семейства усачей Cerambycidae (рода *Monochamus*).

В густых лесонасаждениях перелет жуков осуществляется на короткие дистанции, но на более открытых участках и/или при отсутствии подходящих хозяев в Японии были зарегистрированы дальние перелеты *M. alternatus* (>2 км) (Kobayashi et al., 1984). Исследования, проведенные в Европе, показали возможность к перелетам *M. galloprovincialis* за летний сезон до 20 км (Sousa et al., 2011). Этот показатель сыграл существенную роль при анализе фитосанитарного риска и разработки фитосанитарных мероприятий (стандарта) по локализации и ликвидации очагов *B. xylophilus* (EPPO, 2023; СТО ВНИИКР 6.008—2019).

Распространение нематод B. xylophilus при перемещении лесоматериалов (антропогенные факторы). Значительный фитосанитарный риск представляет

собой лесная продукция, которая может содержать как живых насекомых (куколок, имаго), зараженных нематодами, так и самих нематод в древесине (Sousa et al., 2002, 2011). Именно таким образом происходит распространение *B. xylophilus* на дальние расстояния (из одной территории в другую). При этом нематода может присутствовать как в круглом лесе, так и в досках, щепе, стружках и опилках.

Зараженная древесина является наиболее вероятным объектом распространения вредных организмов при международной торговле (Кулинич и др., 2013). Нематоды *B. xylophilus* периодически обнаруживаются сотрудниками НОКЗР разных стран в пиломатериалах, круглой древесине и щепе, импортируемым из Китая, США и Португалии, т.е. районов распространения *B. xylophilus* в мире. Именно таким путем произошел занос *B. xylophilus* из Китая в Португалию.

В таблице 3 приведены различные виды лесной продукции хвойных пород, которые могут быть зараженными нематодами *B. xylophilus* (EPPO Conifer commoditis), а также приведены коды ТН ВЭД согласно Товарной номенклатуре внешнеэкономической деятельности ЕАЭС.

Следует отметить, что в этот перечень хвойных растений не включены туя (*Thuja*) и тис (*Taxus*), т.к. растения этих родов не являются растениями-хозяевами усачей рода *Monochamus*, однако при искусственном заражении их *B. xylophilus*, нематоды в них могут выживать и размножаются (Li et al., 2020).

Таблица 3 — Перечень лесной продукции хвойных пород, с которой возможно распространение *Bursaphelenchus xylophilus*

Лесная продукция (хвойных пород) ¹	Код ТН ВЭД ЕАЭС
Живые растения для посадки (включая саженцы)	0602 90 410 0
Срезанные живые ветки (включая рождественские деревья)	0604 20 200 0 0604 20 400 0
Лесоматериалы необработанные, с удаленной или неудаленной корой или заболонью или грубо окантованные или неокантованные	4403

Лесная продукция (хвойных пород) ¹	Код ТН ВЭД ЕАЭС
Пиломатериалы (без коры)	4407; 4409
Щепа	4401 21 000 0
Стружка и опилки	4401 41 000 0
Древесные упаковочные материалы	4415 4418 40 000 0

¹Хвойные породы (Coniferae), за исключением растений родов Туя (*Thuja*) и Тис (*Taxus*)

Данные виды лесоматериалов обычно запрещены к экспорту в другие страны (или регионы страны) из стран, где распространена сосновая стволовая нематода *B. xylophilus*, или данная лесопродукция должна пройти соответствующую фитосанитарную обработку. Этот принцип изложен в виде фитосанитарных требований многих стран мира, включая Российскую Федерацию (Приказ № 157 ЕАЭС), к импортируемой продукции. Однако, в данный перечень продукции до сих пор не входили опилки, которые, как показали наши исследования, также могут являться источником распространения и заражения растений нематодами *B. xylophilus* в случаях, если эти опилки соприкасаются с растением-хозяином (Arbuzova et al., 2023). Проведенные нами исследования показывают, что наивысший фитосанитарный риск возникает при прямом контакте зараженных *B. xylophilus* опилок со стволом или корнями саженца/дерева (Arbuzova et al. 2023).



Рисунок 7 — Сосновый лес, пораженный *Bursaphelenchus xylophilus* (Португалия)
(фото О.А. Кулинич)



Рисунок 8 — Сосны, пораженные вилтом хвойных пород (Китай, окрестности Нанкина) (ориг).

1.3 Нематоды, ассоциированные с короедами рода *Ips*

Исследования показывают, что грибные и нематодные заболевания могут распространяться короедами (Рысс, 2025; Selikhovkin et al., 2025). Среди паразитических нематод большое внимание уделяется нематодам-ксилобионтам рода *Bursaphelenchus* (Ryss et al., 2005; Mota, Vieira, 2008; Futai, 2013; Полянина, 2023; Ryss, 2025), в число которых входит сосновая стволовая нематода *B. xylophilus*, включенная в перечень карантинных организмов РФ.

Несмотря на то, что основными переносчиками *B. xylophilus* являются усачи *Monochamus* spp., Робертсон с соавторами (Robertson et al., 2008) этот вид нематоды был зарегистрирован в ассоциации с короедами *Ips acuminatus* и *I. mannsfeldi*. Однако из проведенных исследований неясно, какой вид симбиотической связи существует между нематодами и короедами, т.е. связаны ли эти два организма жизненным циклом друг с другом, или жуки в данном случае являются случайными механическими переносчиками. В РФ изучением короедов как переносчиков нематод рода *Bursaphelenchus* на лиственных растениях занимался коллектив исследователей из Зоологического института РАН (Polyanina et al., 2019; Ryss, Subbotin, 2023; Ryss et al., 2025; Ryss, 2025).

Нами проанализированы литературные источники по регистрации нематод в короедах (Rühm 1956; Kurashvili et al., 1980; Lieutier, 1980; Tenkacova, Mituch 1986, 1987, 1991; Vilagiova 1990; Stone, Simpson 1991; Robertson et al., 2008; Grucmanová et. al., 2014; Ryss and Mokrousov, 2014; Burjanadze et al., 2015). На основании литературных данных составлена таблица, где приведены 25 видов нематод из 12 родов, которые ассоциированы с 11 видами короедов рода *Ips*, эти данные представлены в приложение 3.

Согласно анализу этих исследований, нематоды локализуются в жуках рода *Ips* в большей степени под элитрами - 31%, несколько меньше зафиксировано в гемоцеле - 29% и кишечнике - 23%. В мальпигиевых сосудах и на теле насекомого численность нематод от общего числа особей составляет только 5% и 4%, соответственно. Нематоды также регистрировались в личинках короедов - 2% и в ходах насекомых - 6% (рисунок 9).

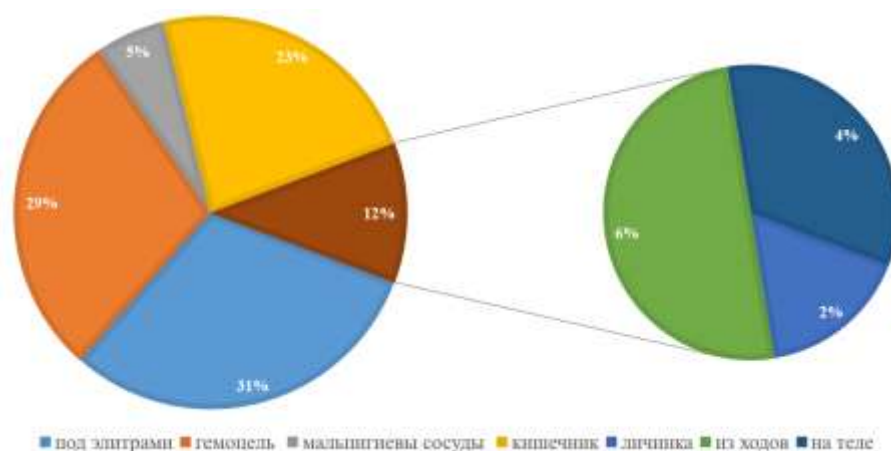


Рисунок 9 — Места концентрации нематод-ксилобионтов в различных частях тела жуков рода *Ips* (на основании анализа литературных данных)

Имеются разные экологические классификации нематод. Нами, при обработке литературных данных по нематодам, связанных с насекомыми, была использована классификация нематод, разработанная К.С. Поляниной и А.Ю. Рыссом (Polyanina et. al., 2019). Согласно этому анализу, видовой состав

ксилобионтных нематод, ассоциированных с короедами, можно подразделить на несколько экологических групп: свободноживущие формы, облигатные эктофоронты, а также эндопаразиты гемоцеля и кишечника. Наибольшее видовое разнообразие и численность нематод отмечалось под элитрами жуков (рисунок 10) (Weiser, 1954; Rühm, 1956; Tenkacova, Mituch 1986, 1987, 1991). Доминирующей по числу видов является группа мико- и фито-микотрофов.

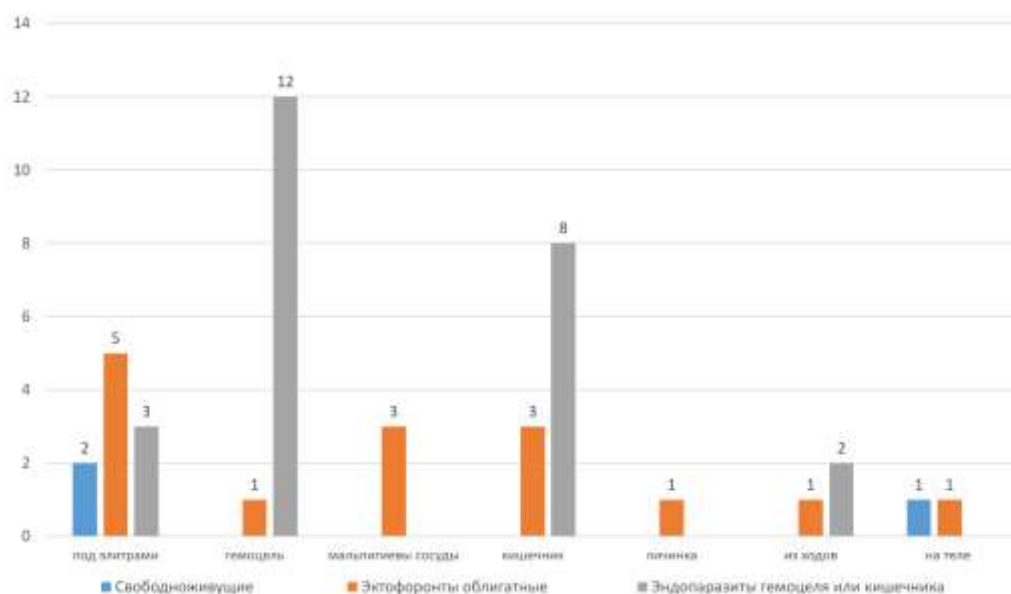


Рисунок 10 — Количество видов нематод-ксилобионтов, относящихся к различным экологическим группам, и места их локализации в различных сегментах тела жуков рода *Ips*.

Нематоды рода *Bursaphelenchus* зарегистрированы под элитрами у восьми видов жуков рода *Ips*: *I. typographus*, *I. acuminatus*, *I. subelongatus*, *I. sexdentatus*, *I. amitinus*, *I. grandicollis* и *I. mannsfeldi*. Шесть из указанных видов (кроме *I. mannsfeldi*) обитают на территории Российской Федерации.

1.4 Фитосанитарные меры по защите хвойных насаждений и предотвращению распространения сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* и ее переносчиков

Согласно исследованиям, только на Черноморском побережье Кавказа, начиная с 2000 г. было зарегистрировано более 65 новых инвазивных видов лесных

организмов, среди которых опасные патогенные и карантинные виды (Карпун и др., 2019, 2025).

К фитосанитарным мероприятиям необходимо, прежде всего, отнести *карантинные мероприятия*, включающие ограничения по распространению *B. xylophilus* с различной лесной продукцией. Согласно фитосанитарным требованиям многих стран, запрещен ввоз посадочного хвойного материала, живых веток (включая рождественские деревья), необработанной соответствующим образом хвойной древесины, пиломатериалов, щепы и коры из тех стран мира, где распространена нематода *B. xylophilus*. Данные требования касаются также древесных упаковочных материалов, используемых для упаковки и транспортировки товаров, что отображено в международном стандарте ISPM 15 (МСФМ №15, 2002; Кулинич и др., 2013). Карантинные фитосанитарные мероприятия применяются в очагах сосновой стволовой нематоды и также включают ограничения по транспортировке зараженных лесоматериалов из одного пункта в другой.

Для локализации и ликвидации очагов *B. xylophilus* и зараженной нематодами продукции применяются химические, биологические меры борьбы, агротехнические мероприятия, различные методы обработки, зараженной нематодами древесины. Более полную информацию о различных мерах и мероприятиях, применяемых для борьбы с *B. xylophilus*, можно найти в монографиях и обзорных статьях (Sutherland, 2008; Sousa et al., 2011; Кулинич и др., 2013, Кулинич и др., 2021).

Все эти меры и мероприятия направлены как на ликвидацию очага с нематодами, так и на обеззараживание лесопродукции, содержащей *B. xylophilus* и всех потенциальных переносчиков.

Перспективным методом в отношении защиты хвойных от сосновой стволовой нематоды является селекция и создание хвойных культур, устойчивых к *B. xylophilus*. Исследования показывают, что разные виды сосен в различной степени устойчивы к *B. xylophilus* (Futai 2013; Akiba et al., 2014; Кулинич и др., 2025, 2026). Хвойные породы североамериканского происхождения устойчивы к

B. xylophilus, а хвойные, произрастающие в Европе и Азии, в большей степени восприимчивы, однако встречаются и устойчивые виды сосен, например, сосна итальянская *Pinus pinea* (Silva et al., 2025). Активные работы в направлении выявления и создания устойчивых к *B. xylophilus* гибридов ведутся во всех странах, относящихся ко вторичному ареалу *B. xylophilus*. В главе 3 приведены результаты опытов по изучению устойчивости к *B. xylophilus* основных лесообразующих пород в Российской Федерации.

1.5 Фитосанитарные меры по обеззараживанию лесопродукции методом фумигации

Товарооборот между странами из года в год увеличивается, в связи с этим, возрастает роль фитосанитарных мер применительно к товарам растительного происхождения. Перемещаемые растения или растительные товары должны быть без вредителей и патогенов. Эти требования относятся как к экспортируемым лесоматериалам, так и к древесным упаковочным материалам, которые используются в качестве крепежа при перемещении грузов (ISPM 28, 2018; ISPM 15, 2018).

Фумигация относится к числу наиболее часто применяемых фитосанитарных мер для обеззараживания круглого леса, пиломатериалов, щепы или коры от вредителей и возбудителей болезней (ISPM 28, 2018, ISPM 39, 2017). Существует риск заноса вредителей и нематод *B. xylophilus* с древесными упаковочными материалами (поддонами, тарой и пр.) (Bonifacio et al., 2013; Sousa et al., 2011; ISPM 15, 2018). Для уничтожения вредоносных организмов в древесине применяются различные виды фумигантов, такие как фтористый сульфурил (SF), фосфин (PH₃), синильная кислота (HCN) (Bonifacio et al., 2011; Stejskal et al. 2014; Kairui 2009; ISPM 43, 2019) (табл. 4).

Гибель нематод *B. xylophilus* в древесине является главным критерием эффективности фумиганта, т.к. высокие дозы фумиганта, применяемые для нематод, убивают как нематод, так и насекомых (Lee et al., 2014; Bonifacio et al., 2014). Большинство стран мира требуют проведение фитосанитарной обработки в

отношении импортируемой лесной продукции (Li et al., 2008, Armstrong et al., 2014).

В зависимости от вида древесной продукции, для уничтожения вредных организмов в ней используют бромистый метил, фтористый сульфурил или фосфин (Seabright et al., 2020), но действие фтористого сульфурила и фосфина против *B. xylophilus* крайне ограничено (Soma et al., 2001, 2005). Наиболее эффективным и универсальным препаратом для обеззараживания любого вида древесной продукции, включая круглый лес, является бромистый метил (МВ) (CH_3Br), который способен полностью уничтожить различные виды насекомых и нематод (Glassey, 2013, Barak et al., 2005, Ducom, 2012). Отказ от использования бромистого метила вынуждает ученых во многих странах мира изучать альтернативные эффективные экологически безопасные препараты для обеззараживания лесной продукции (Seabright et al., 2020; Ren et al., 2011). К числу наиболее перспективных альтернативных фумигантов можно отнести динитрил щавелевой кислоты (= этандинитрил, EDN) (Stejskal et al., 2019). По своей эффективности данное вещество является аналогом бромистому метилу, однако является безопасным для озонового слоя планеты (Hnatek et al., 2018; Pranamornkith et al., 2014a). Препарат EDN по своим химическим свойствам мог бы заменить бромистый метил, но необходимы исследования по условиям его применения против вредителей в древесной продукции (Stejskal et al., 2017, Zakladnoy, 2018, Seabright et al., 2020).

Таблица 4 — Основные вещества, применяемые для фумигации древесины (при 25 °C) (ISPM 43, 2019)

Действ-ее вещество фумиганта	Формула	Молеку- лярная масса (г/моль)	Т кипения (°C) (при 1 атм.)	Относитель- ная плотность газа (воздух = 1,0)	Растворим в воде
Бромистый метил	CH_3Br	95	3,6	3,3	3,4 об/об %
Этан- динитрил	C_2N_2	52	-21,2	1,82	высоко- растворимый
Фтористый сульфурил	SO_2F_2	102	-55,2	3,72	слабо- растворимый

Действ-ее вещество фумиганта	Формула	Молеку лярная масса (г/моль)	Т кипения (°C) (при 1 атм.)	Относитель ная плотность газа (воздух = 1,0)	Растворим в воде
Фосфин	PH_3	34	-87,7	1,2	0,26 об/об %
Йодистый метил	CH_3I	141,94	42,6	4,89	1,4 г/100 мл
Цианистый водород	HCN	27	26	5,6–40	Смешивающ ийся

Динитрил щавелевой кислоты может применяться для уничтожения различных видов стволовых вредителей (усачей, короедов, смолевок, термитов и пр.), однако для уничтожения нематод в древесине, необходимо использовать более высокие дозы препарата, при этом учитывать такой показатель, как произведение концентрации фумиганта на время экспозиции ($\text{КТ} - \text{St}$). Эффективность действия препарата связана со способностью приводить к гибели всех нематод в обрабатываемой продукции. EDN имеет высокую скорость проникновения по сравнению с бромистым метилом, что делает его пригодным для обработки древесины, например, для борьбы со стволовыми вредителями и сосновой стволовой нематодой *B. xylophilus* (Lee et al., 2014; Hall et al., 2015). Препарат уже начал применяться для фумигации древесины в Австралии (Najar-Rodriguez et al., 2015; Stejskal et al., 2017). Россия является крупным экспортером леса, и вопросы по применению эффективного фумиганта, вместо бромистого метила, является актуальным для российского экспорта лесоматериалов. Учитывая недостаточность сведений по применению препарата EDN для фитосанитарной обработки древесины против нематод, нами были проведены исследования, результаты которых изложены в главе 3. По данным материалам опубликована статья об испытании применения EDN для обеззараживания древесины сосны обыкновенной против *B. xylophilus* (Arbuzova et. al., 2020).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Место выполнения работы

Все лабораторные исследования по изучению нематод и короедов были проведены (2019 – 2025 гг.) на базе ФГБУ «ВНИИКР» (Московская обл., Быково, Пограничная, 32). Опыты по изучению миграции короедов проведены в Республике Карелия в летние сезоны 2022- 2023 гг. Обследование хвойных древостоев и лесоматериалов с целью изучения ряда видов жуков-короедов триб: *Ipini* Bedel, 1888; *Hylurgini* Gistel, 1848 и видового состава фитопаразитических нематод проводили в Московской, Брянской, Иркутской областях, Южном приморье (Дальневосточного федерального округа), Республиках Коми и Карелия, Хабаровском крае (табл. 5).

Таблица 5 — Места обследований и отбора проб древесины и насекомых для анализа на зараженность их нематодами

Регион обследования	Проанализированные образцы			
	Насекомые		Древесина	
	Виды	Кол-во	Порода	Кол-во
Брянская область	<i>Ips acuminatus</i>	93	<i>Pinus sylvestris</i>	36
Московская область	<i>Ips typographus</i>	215	<i>Pinus sylvestris</i>	62
Иркутская область	<i>Orthotomicus proximus</i>	20	<i>Pinus sylvestris</i>	52
Приморский край (Южное приморье)	<i>Tomicus pilifer</i>	96	<i>Pinus koraiensis</i>	23
	<i>Ips typographus</i>	58	<i>Abies nephrolepis</i>	16
			<i>Larix gmelinii</i>	35
			<i>Abies nephrolepis</i>	21
Республика Коми	<i>Ips typographus</i>	53	<i>Pinus sylvestris</i>	70
			<i>Picea abies</i>	52
Республика Карелия	<i>Ips typographus</i>	211	<i>Pinus sylvestris</i>	115
			<i>Picea abies</i>	65

Регион обследования	Проанализированные образцы			
	Насекомые		Древесина	
	Виды	Кол-во	Порода	Кол-во
Хабаровский край	-	-	<i>Picea jezoensis</i>	32
			<i>Pinus koraiensis</i>	27
Всего		653		606

2.2 Методы выделения и культивирования нематод

Для выполнения поставленных задач было необходимо создание и поддержка имеющихся культур нематод. Культуры нематод рода *Bursaphelenchus* поддерживались в лабораторных условиях на грибе и в древесных образцах.

Культивирование нематод на культуре гриба. Популяцию *B. xylophilus* (OR978580.1) поддерживали на культуре беспоровой линии гриба *Botrytis cinerea*. Для культивирования *B. cinerea* использовали картофельно-глюкозный агар. «Пересев» культуры нематод осуществлялся один раз в месяц. Нематод, выделенных из исследуемой древесины, или личинки нематод из жуков при необходимости помещали на культуру гриба *B. cinerea*. Культивирование нематод вели при +27 °C в термостате (рисунок 11).



Рисунок 11 — Подготовка беспоровой культуры гриба *Botrytis cinerea*

Культивирование нематод в древесине. Для поддержания и размножения *B. xylophilus* (изолят ВхАм) использовали фрагменты древесины сосны обыкновенной (длина 30 см, возраст дерева 20 лет, торец запарафинирован). В средней части образца с двух сторон высверливали два отверстия (глубиной в половину диаметра древесного образца), в которые вносили нематодный инокулюм (3000 нематод в 400 мкл H_2O). Отверстия закрывали парафином, образцы увлажняли и инкубировали при 27 °С в течение 30–45 суток. Периодическое заражение древесины нематодами проводили каждые 6 месяцев (рисунок 12).



Рисунок 12 — Инкубирование нематод в бревнах сосны обыкновенной при температуре 27 °С (ориг.)

Выделение нематод из древесины. В наших исследованиях нематоды были извлечены из древесины в лабораторных условиях вороночным методом Бермана (Baermann, 1917) (рисунок 13). Диапазон температуры составлял 22–25 °С, экспозиция - 24 ч. Из каждого образца древесины сверлом диаметром 20 мм высверливали 100 г стружки. Стружка предварительно взвешивалась, затем помещалась на сито в воронку, и воронка заполнялась водой. Размер ячеек металлического сита составлял 50 мкм. После взятия стружки с каждого древесного полена сверло тщательно стерилизовали спиртом и огнем, чтобы избежать случайного заражения образцов.

А) В опыте по фумигации древесины сосны динитрил щавелевой кислотой, древесные образцы, для оценки численности в них нематод, были взяты из фумигированных и контрольных бревен за три дня до фумигации и через: 24 ч, 48 ч, 10 дней и 28 дней после фумигации. Для извлечения нематод из древесины также использован указанный выше метод Бермана.

Б) При проведении исследований по определению оптимальных времени и температуры на интенсивность выделения нематод из древесного субстрата по методу Бермана, экспозиция выделения составляла три временных промежутка: 6, 24 и 48 часов.



Рисунок 13 — Выделение нематод из древесины методом Бермана (ориг.)

Выделение нематод Bursaphelenchus spp. из жуков. Нематод выделяли из живых жуков. Поверхностную микрофауну собирали методом смыва: жуков помещали в пробирку с дистиллированной водой и встряхивали, далее содержимое пробирки просматривали под биноклем. Для анализа внутренней фауны нематод жуков препарировали, отделяя голову, среднегрудь и брюшко и помещали их отдельно в отдельные чашки Петри (0,4 см). Далее заливали водой и инкубировали 4–6 ч для выхода нематод (рисунок 14).

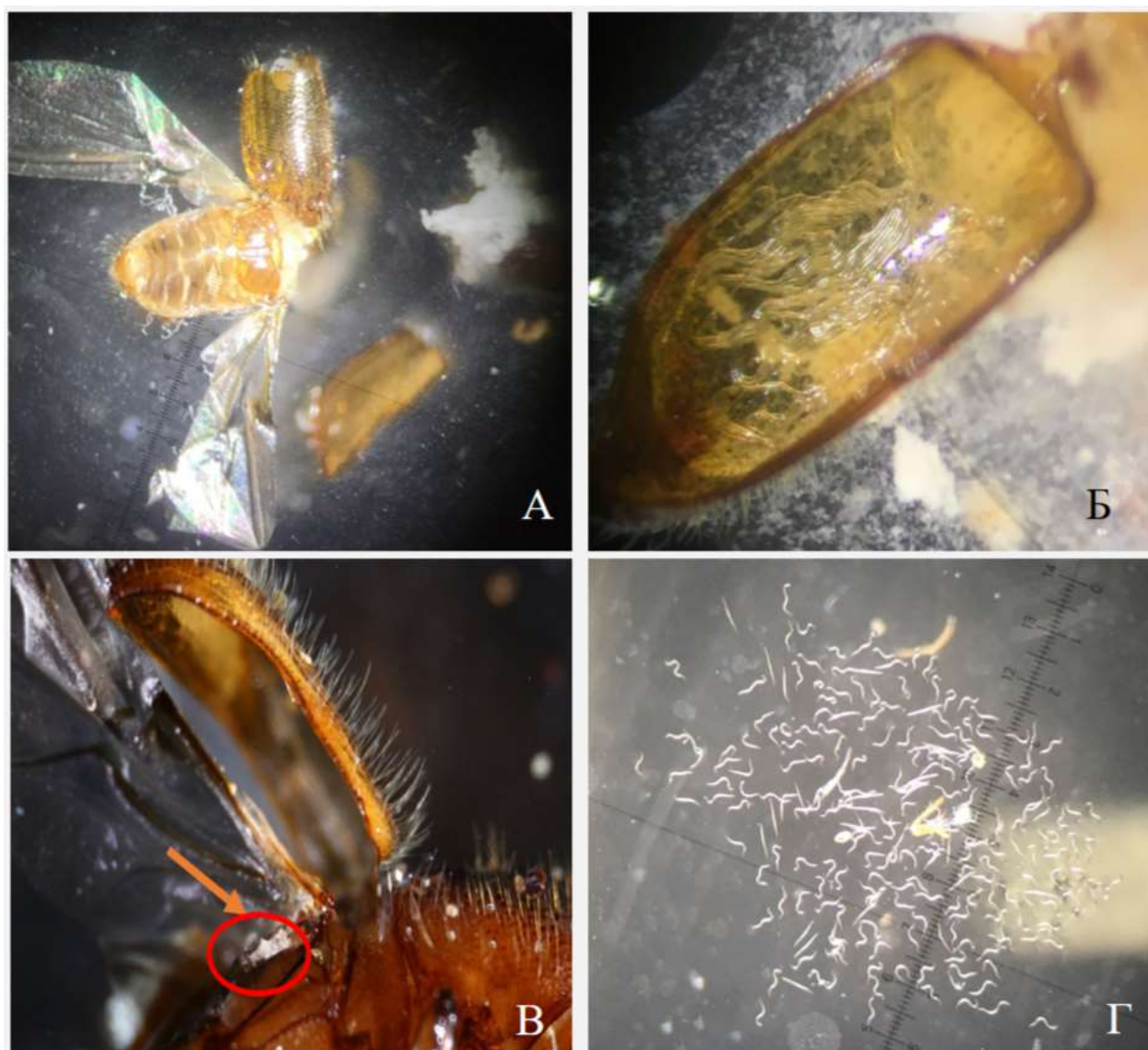


Рисунок 14 — Выделенные нематоды из препарированного имаго *Ips acuminatus*:

А - общий вид; Б – нематоды под элитрами; В – место локализации нематод в короеде; Г – выход нематод из одного жука (ориг.)

Фиксация и идентификация нематод. Фиксация нематод осуществлялась формалином с предварительным нагреванием пробирки с гельминтами на водяной бане. Для морфологической идентификации нематод изготавливали временные и постоянные препараты. Препараты нематод делались по экспресс-методу Рысса (Ryss, 2003; Ryss, 2015). Для диагностики нематод рода *Bursaphelenchus* использовали определители и диагностические протоколы (Кириянова, Кралль, 1969; Таболин 2000; Кулинич, Рысс, 2006; МР ВНИИКР № 50, 2021; Braasch 2001; EPPO 2009; Gu et. al., 2011; Braasch, Schönfeld, 2015; ISPM

27, 2016). Численность выделенных нематод в пробе подсчитывали в чашке Петри. При подготовке инокулюма для заражения древесных образцов, суспензию с нематодами взбалтывали, отбирали пипеткой 100 мкл и рассчитывали численность нематод на весь объем суспензии.

Диагностика нематод основывалась на морфологических параметрах, а также на молекулярно-генетическом анализе.

Молекулярно-генетические исследования. Для молекулярной диагностики нематод отбиралась, как правило, одна особь. Для идентификации нематод использовали метод прямого секвенирования по Сэнгеру с использованием набора серии «ДНК-Экстран 2» (ЗАО «Синтол» Россия).

Из чашки Петри с нематодами, выделенными из жуков, отбирались личиночные стадии, близкие по морфологии к трансмиссивной личинке *B. xylophilus*, которые далее диагностировались молекулярным методом.

Для амплификации ДНК использованы аналогичные методика и праймеры, приведенные в работе Е.Н. Арбузовой (Арбузова, 2014):

D2A forward 5'-aca-agt-acc-gtg-agg-gaa-agt-3' и D3B reverse 5'-tgc-gaa-gga-acc-agc-tac-ta-3' (Nunn, 1992), амплифицирующие участок гена 28S rRNA – LSU. Реакционная смесь одной ПЦР-реакции объемом 50 мкл содержала: 10 мкл 5X Mas^{RG}TaqMix-2025, Dialat Ltd, 1,5 мкл каждого из праймеров и 5 мкл целевой ДНК. Температурно-временные параметры амплификации включали: преденатурацию 96 °C – 10 мин, далее 35 циклов, состоящих из 95 °C – 30 сек, 55 °C – 45 сек, 72 °C – 2 мин; финальный досинтез 72 °C – 10 мин; хранение при +4 °C.

COI-F1 forward 5'-cct-act-atg-att-ggt-ggt-ttt-ggt-aat-tg-3' и COI-R2 reverse 5'-gta-gca-gca-gta-aaa-taa-gca-cg-3' (Kanzaki, Futai, 2002), амплифицирующие участок митохондриального гена цитохромоксидазы COI. Реакционная смесь одной ПЦР-реакции объемом 50 мкл содержала: 10 мкл 5X Mas^{RG}TaqMix-2025, Dialat Ltd, 1,5 мкл каждого из праймеров и 5 мкл целевой ДНК. Температурно-временные параметры амплификации включали: преденатурацию 96 °C – 10 мин, далее 35 циклов, состоящих из 95 °C – 30 сек, 51 °C – 45 сек, 72 °C – 2 мин; финальный

досинтез 72 °C – 10 мин; хранение при +4 °C.

Анализ продуктов амплификации проводили стандартным методом: «Посредством электрофореза фрагментов ДНК в 1,5%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием, в гель-документирующей системе Fusion (Vilber Lourmat, Франция). Размер продукта ПЦР измеряли, используя маркеры молекулярного веса GeneRuler™ 100+ п.о. (Fermentas).» (Арбузова 2014). Длина ампликона включает вариации от 600 до 900 п.о.

ПЦР-продукты, предназначенные для секвенирования, очищали с помощью коммерческого набора GeneJET PCR Purification Kit (Thermo Scientific™). Измерение концентрации продуктов амплификации проводили с помощью спектрофотометра Thermo scientific nanodrop 2000.

Секвенирование выполняли по методу Сэнгера с использованием набора реагентов BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) в соответствии с протоколом производителя. Разделение продуктов реакции проводили на автоматическом генетическом анализаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems). Полученные нуклеотидные последовательности анализировали с помощью программного обеспечения BioEdit, а также сравнивали с данными, депонированными в базе NCBI. Для 3-х видов нематод рода *Bursaphelenchus*, обнаруженных на территории Российской Федерации, были построены филогенетические деревья при помощи программы «MEGA 11».

2.3 Методика постановки опыта по определению оптимальных параметров выделения нематод методом Бермана

Для выделения червеобразных нематод из растительного субстрата, включая нематод-ксилобионтов, обычно рекомендуется метод Бермана (вороночный или модифицированный) при экспозиции 24 или 48 часов (Schroder et al., 2009; ISPM 27, 2016). С целью оптимизации экстракции нематод *B. xylophilus* из древесины сосны методом Бермана (рисунок 13) проведены следующие исследования. Подготовлено 16 образцов древесины *P. sylvestris* (длиной 30–40 см, Ø 8–10 см), с двух сторон которых с отступом от торцов 10 см

просверлили отверстия (Ø 5 мм) глубиной до половины диаметра бревна, в которые внесли нематодный инокулюм в объеме 400 мкл (3200 нематод/образец).

Зараженную древесину инкубировали при 27 °С в течение 45 суток. В дальнейшем из этих образцов высверливали стружку (20 г) с помощью аккумуляторной дрели, помещали ее на сита и устанавливали в воронки, залитые водой для выделения нематод. Время экспозиции при экстракции нематод из стружки составляло 6 ч, 24 ч и 48 ч при 18 °С и 25 °С.

2.4 Методика постановки опыта по изучению трансмиссии нематод

Bursaphelenchus xylophilus короедами рода *Ips*

Исследование по изучению трансмиссии опасного фитогельминта *B. xylophilus* короедами *Ips* spp. проводили в помещении в контролируемых условиях. Дизайн эксперимента представлен на рисунке 15.

Подготовка образцов древесины, заселенных короедами (тип I).

В Брянской области, в очаге массового размножения вершинного короеда *Ips acuminatus*, были отобраны фрагменты *P. sylvestris*. Образцы выпиливали из верхней части 80 – 100-летних деревьев, заселенных этим видом короеда. Заготовлено восемь фрагментов ствола (веток) длиной 30 см и диаметром от 6 – 10 см (далее — образцы типа I).

Подготовка образцов древесины с нематодами (тип II).

Для второго варианта опыта аналогичным образом подготовили 8 образцов *P. sylvestris* (тип II). В лабораторных условиях древесину искусственно заражали *B. xylophilus* (табл. 6). Инокулированные образцы помещали в термостат при температуре +27 °С и выдерживали в течение 45 суток для размножения и накопления нематод в древесном субстрате.

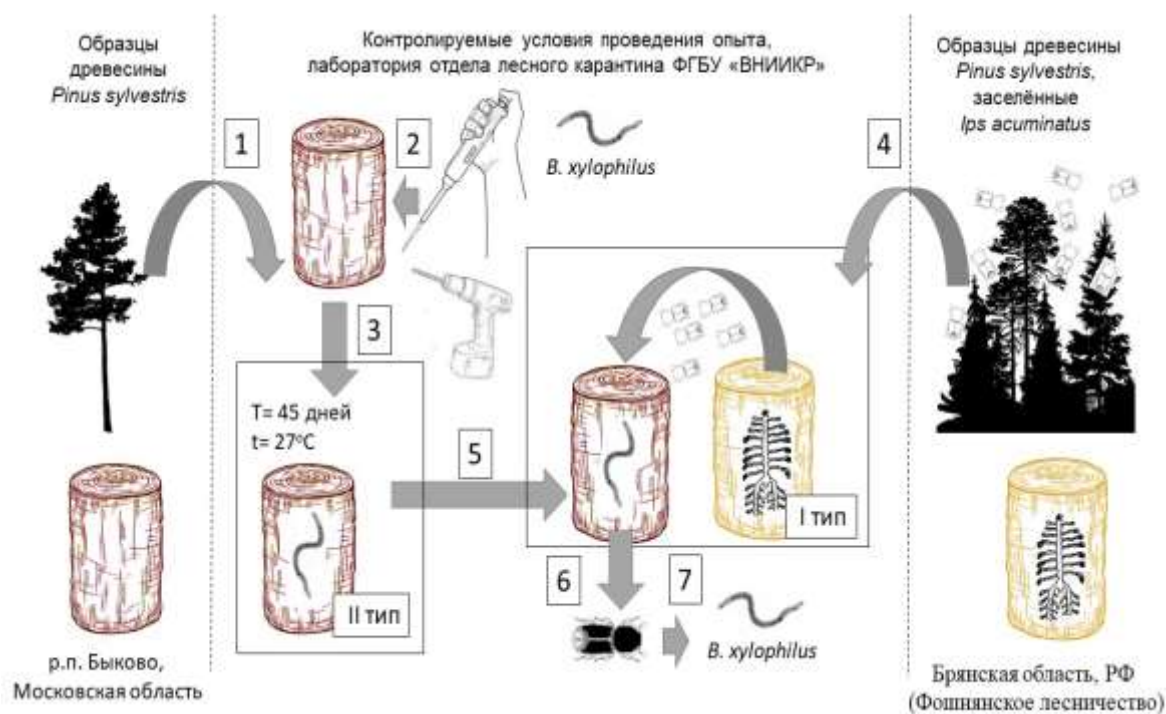


Рисунок 15 — Схема эксперимента по изучению трансмиссии вершинным короедом *Ips acuminatus* сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* на бревнах сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (по Чалкину и др., 2024)

1,2 – заражение образцов сосны нематодами *B. xylophilus*; 3 – инкубация зараженной *B. xylophilus* древесины сосны в термостате; 4 – внесение в садок древесных образцов сосны, заселенных короедами *I. acuminatus*; 5 – внесение в садок древесных образцов сосны, содержащих нематод *B. xylophilus*; 6 – извлечение жуков *I. acuminatus* из древесных образцов, заражённых нематодой *B. xylophilus*; 7 – выделение нематод из жуков *I. acuminatus*».

Для изучения возможности переноса нематод короедами все подготовленные фрагменты ствола сосны (оба типа I и II, табл. 6) были помещены в один садок (рисунок 16).



Рисунок 16 — Садок с фрагментами сосны обыкновенной, зараженной нематодой *Bursaphelenchus xylophilus*, и древесиной, заселённой *Ips acuminatus*, в климатической камере (ориг.)

Садок (размером 90×90×90 см) был установлен в комнату с контролируемой температурой 23–25 °С. Продолжительность совместной инкубации этих фрагментов составила 2 месяца.

Таблица 6 – Древесные образцы, использованные в экспериментах по изучению трансмиссии нематод *Bursaphelenchus xylophilus* короедами

Древесина	Тип I	Тип II
Порода	<i>Pinus sylvestris</i>	
Описание	Заселенная жуками <i>I. acuminatus</i>	Зараженная нематодами <i>B. xylophilus</i>
Регион происхождения	Брянская область, Россия, Фошнянское лесничество квартал 24, выдел 18	Московская область, Россия опытный участок ФГБУ «ВНИИКР»
Размеры, см	длина 30, диаметр 6-10	

Объектами исследования на зараженность нематодами служили все подготовленные древесные образцы *P. sylvestris* (8 образцов типа I и 8 образцов типа II), а также имаго вершинного короеда *I. acuminatus* (30 экз.), извлеченные из образцов типа I.

Экстракцию нематод из древесных образцов осуществляли с использованием вороночного метода Бермана. Экспозиция составляла 24 ч при температуре 20–23 °С (рисунок 13). Для обнаружения нематод на поверхностной части жуков для каждой особи насекомого делали поверхностный смыв.

Видовую принадлежность выделенных нематод устанавливали молекулярно-генетическими методами. Всего в ходе данного исследования проанализировано 30 экз. насекомых *I. acuminatus* и 32 древесные пробы *P. sylvestris*.

2.5 Методика опыта по изучению разлета короеда-типографа

Сбор жуков короеда-типографа осуществляли в лесных экосистемах южной Карелии с использованием барьерно-вороночных ловушек с видоспецифичным феромоном (ипсдиенол, 2-метил-3-бутен-2-ол, цис-вербенол) (рисунок 17).



Рисунок 17 — Сбор жуков в феромонную ловушку А – Общий вид феромонной ловушки для отлова короедов рода *Ips*; Б – Выемка пойманных короедов рода *Ips* из феромонной ловушки (ориг.)

В местах скопления короеда – типографа проводили ручной сбор имаго из-под коры ели (рисунок 18). При проведении наблюдений учитывали температуру и влажности воздуха – важные параметры, влияющие на летную активность насекомых. В связи с этим опыты выполняли в летний период, когда на территории

Республики Карелия отмечаются стабильно высокие положительные температуры и отсутствуют резкие колебания влажности воздуха.



Рисунок 18 — Отделение фрагмента коры *Picea abies* с признаками заселения *Ips typographus* (Республика Карелия, Пряжинский район) (ориг.)

Выпуск меченых жуков и размещение ловушек для их повторного отлова осуществляли на открытой местности (агроценоз) площадью около 20 га. Участок был удален от хвойных лесных массивов на 5 км с целью минимизации влияния естественных аттрактантов (свежезаселенных и усыхающих деревьев) на поведение короедов. Дополнительным географическим барьером, ограничивающим миграцию меченых особей в лесные ценозы, служила р. Шуя (рисунок 19).

В 2022 г. проведены исследования по схеме опыта, разработанного А.А. Чалкиным. «Для изучения разлета жуков, ловушки устанавливали по четырем направлениям: северо-западному, северо-восточному, юго-западному и юго-восточному. На каждом направлении размещали по 6 ловушек с интервалом 0,2 км на протяжении 1,2 км от центральной точки выпуска (рисунок 19, 20).

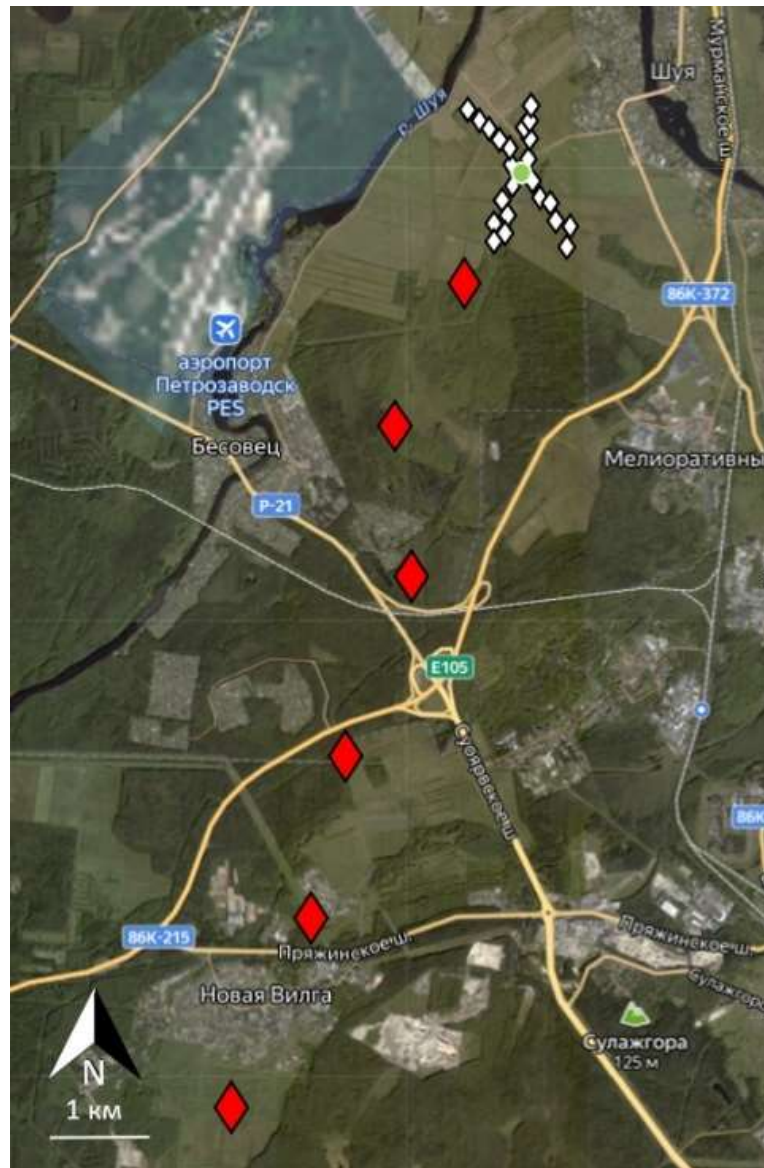


Рисунок 19 — Схема размещения ловушек в период проведения исследования (круг-место *выпуска Ips typographus*, ромб – размещение барьерно-вороночных ловушек: белый ромб – 2022, красный – 2023) («Яндекс карты»

<https://yandex.ru/maps>)

Опыт состоял из следующих этапов: I – отлов жуков в естественных биоценозах; II – мечение жуков люминофором; III – размещение ловушек и выпуск меченных имаго; IV – отлов меченных насекомых (рисунок 20).

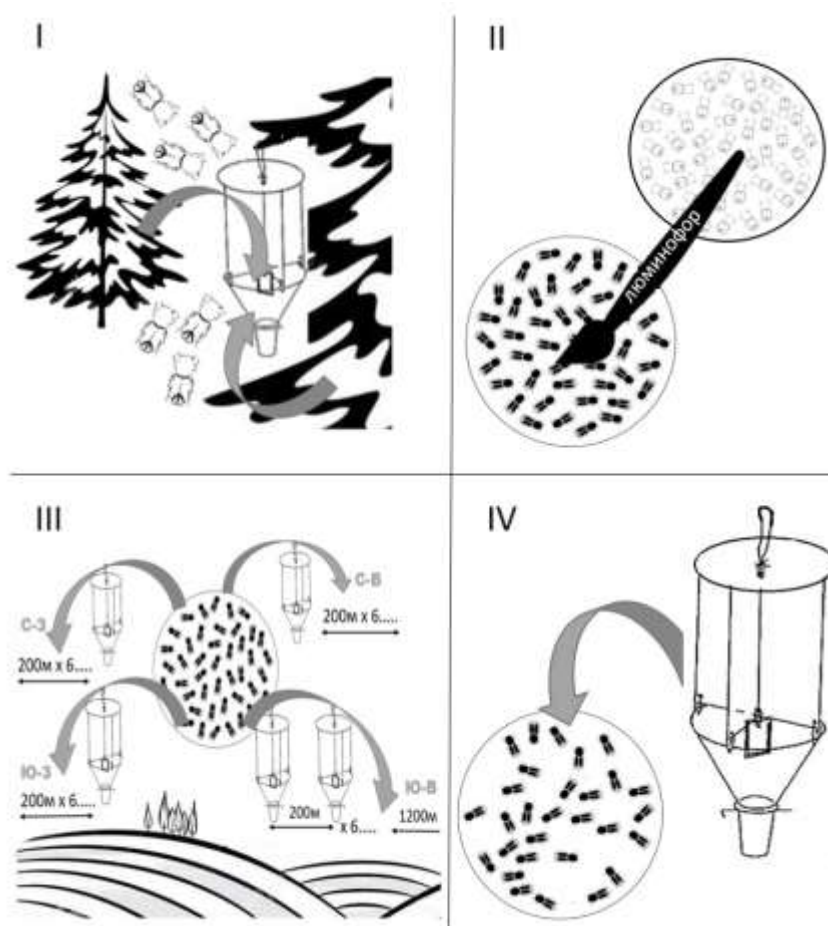


Рисунок 20 — Этапы проведения исследования по изучению направления и дальности разлета имаго *Ips typographus*: I – отлов жуков в естественных биоценозах; II – мечение жуков люминофором; III – размещение ловушек и выпуск меченных имаго; IV – отлов меченных насекомых (ориг.) (по Чалкину и др., 2024)

Всего было задействовано 24 феромонные ловушки» (Чалкин и др., 2024). Направление и сила ветра являются значимыми факторами, влияющими на распространение насекомых, в связи с чем при размещении ловушек, учитывали розу ветров (Исаев и др., 2015). Согласно данным метеонаблюдений, в районе исследований преобладающим являлся ветер юго-западного направления (рисунок 21).

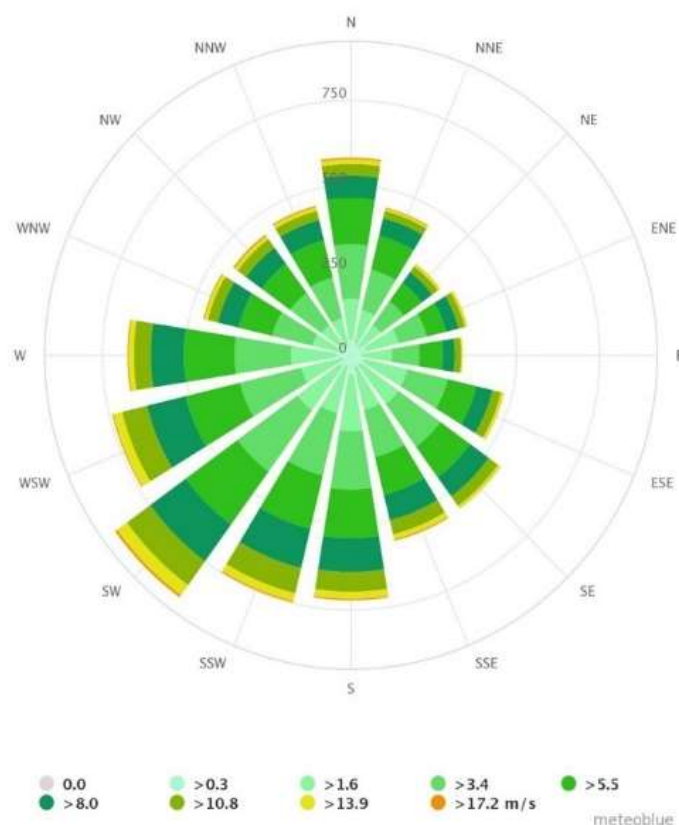


Рисунок 21 — Роза ветра в месте проведения исследования (п. Шуя Прионежский район, Республика Карелия) (Meteoblue)

В исследованиях 2023 года для изучения дальности разлёта интервал между ловушек увеличили до 2 км, а максимальное расстояние составило 12 км. Основываясь на результатах 2022 года, рассматривали только изучение разлёта в юго-западном направлении, как приоритетном для разлета короедов в данной местности (рисунок 19). Всего в этом направлении установлено 6 феромонных ловушек.

Место, где проводили исследования по выпуску и повторному отлову короедов было расположено на расстоянии 1,2 км от реки с северо - западной стороны и 1,4 км с северо - восточной. Ловушки размещали на лугах на высоте 1,5–2 метра от уровня почвы на одиночных лиственных деревьях или монтировали специальные треноги.

В исследованиях по изучению расселительного полёта короедов для взлёта короедов были использованы специальные возвышенности с горизонтальными и

вертикальными поверхностями (Meurisse, Pawson, 2017). Нами (Чалкин и др., 2024) для эксперимента подготовлена «трехуровневая деревянная подставка размером 20 x 20 x 15 см (рисунок 22), которая обеспечивает равномерное распределение жуков на поверхности и делает беспрепятственным их взлёт.

Маркирование заключалось в окрашивании имаго короеда-типографа фотолюминесцентным порошком. Визуальное различие между мечеными и немечеными имаго отражено на рисунке 23. Для маркировки насекомых применяли фотолюминесцентные пигменты «Люминофор ЛДП» зеленого и синего цвета, обладающие эффектом длительного послесвечения.

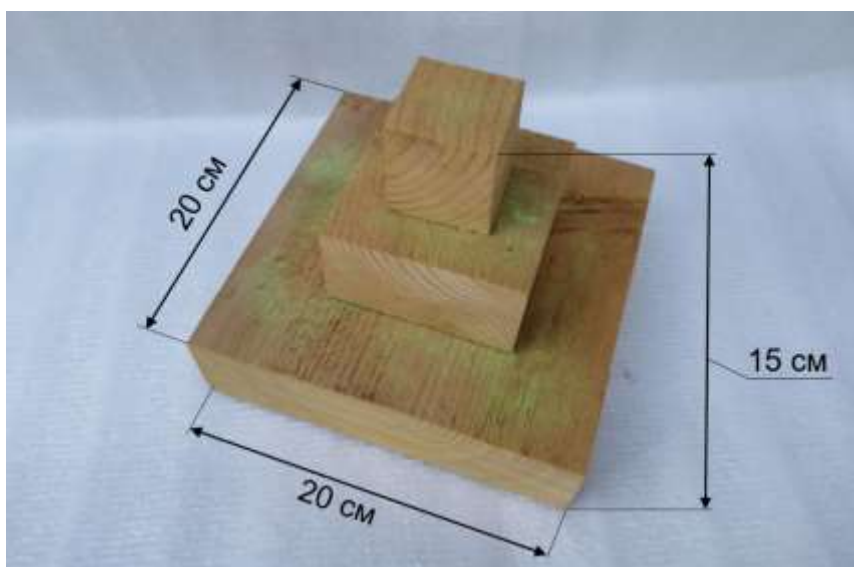


Рисунок 22 — Трехуровневая подставка для взлёта *I. typographus* (ориг.)

Окрашивание жуков проводили не позднее, чем за 1 час до выпуска. В емкости объемом 0,4 л помещали по 100 имаго, добавляли 0,5 г фотолюминесцентного порошка и тщательно перемешивали содержимое кисточкой. Это обеспечивало равномерное проникновение мелких гранул пигмента в складки между сегментами тела и под элитры насекомых (рисунок 23, 24).

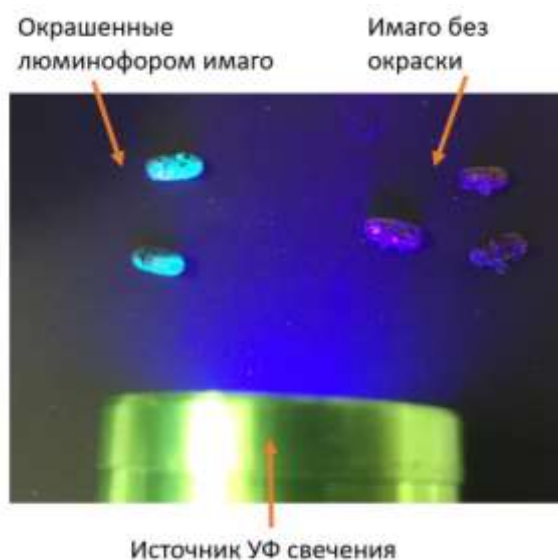


Рисунок 23 — Окрашенные имаго короедов и имаго без окраски под УФ-свечением перед выпуском (ориг.)

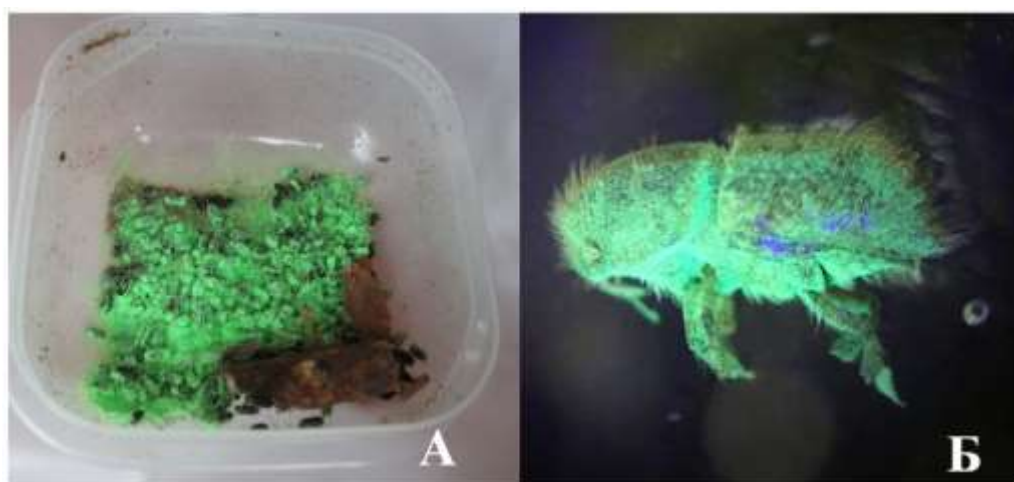


Рисунок 24 — Процесс окрашивания имаго короеда - типографа люминофором: А – массовая окраска короеда – типографа;
Б – свежее окрашенный имаго короеда – типографа (ориг.)

Отловленных в феромонные ловушки окрашенных жуков просматривали под биноклем «Carl Zeiss Stemi 305» с дополнительным источником УФ - свечения для корректного обнаружения на поверхности имаго следов красящего вещества люминофора (рисунок 25). Учет материала из ловушек производили с интервалом в двое суток.



Рисунок 25 — Повторно отловленные окрашенные имаго короеда - типографа:
А – без УФ - свечения, Б – под УФ свечением (ориг.)

2.6 Методика проведения опыта по обеззараживанию древесины от *Bursaphelenchus xylophilus*

В качестве фумиганта был использован динитрил щавелевой кислоты, «STERIGAS™» (Linde, Германия), (C_2N_2), бесцветный едкий газ. Эксперименты по фумигации проводились в двух фумигационных камерах объемом 0,85 м³. Необходимое количество газа закачивалось в камеры для достижения требуемой дозировки. В каждую камеру помещали по десять древесных образцов (фрагменты стволовой части сосны *P. sylvestris* длиной 30 см и диаметром 8-10 см зараженные нематодами *B. xylophilus*). Фумигация проводилась при температуре 20 °С в камерах, расположенных в помещении. Подробное описание эксперимента приведено в публикации Е.Н. Арбузовой в соавторстве с А.А. Чалкиным (Arbuzova et., al. 2020) «Применялись следующие дозы: 25 г/м³, 50 г/м³, 75 г/м³ с экспозицией 24 ч и 50 г/м³ с экспозицией 12 ч. Десять древесных образцов не фумигировались и служили в качестве контроля. Коэффициент загрузки камеры составлял около 2%».

Анализ древесных образцов на наличие живых нематод проводили за три дня до фумигации и через 24 часа, 48 часов, 10 дней и 28 дней после фумигации. Для извлечения нематод из древесины использован метод Бермана.

2.7 Методика опыта по изучению устойчивости хвойных растений к *Bursaphelenchus xylophilus*

В опыте по установлению степени устойчивости/восприимчивости хвойных к нематоду *B. xylophilus* – возбудителю вилта хвойных пород, использовали саженцы 6 видов, приведенных в таблице 7.

Таблица 7 – Видовой состав хвойных пород, использованных в исследованиях по изучения их устойчивости к сосновой стволовой нематоду *Bursaphelenchus xylophilus*

Вид хвойного растения	Инокулюм нематод, особей	Возраст саженца, лет	Высота саженца, м	Кол-во, шт.
<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe (1914)	5000	7	1,3	8
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour, 1803	5000	5	1,3	8
<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753	5000	5	1,3	8
<i>Larix sibirica</i> Ledeb., 1833	300/1000/5000	6	1,2	8
<i>Abies sibirica</i> Ledeb., 1833	5000	7	0,9	8
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	5000	7	0,9	8

В 2025 г. использовали саженцы сосны крымской *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, пихты сибирской *Abies sibirica*, ели обыкновенной *Picea abies* аналогично, как и в 2024 году, по 8 саженцев каждой породы заражали нематодами и по 8 саженцев инокулировали дистиллированной водой.

Дополнительно были проведены аналогичные исследования с шестилетними саженцами лиственницы сибирской *Larix sibirica*.

Общий вид постановки опыта в лаборатории приведен на рисунке 26, а схема проведения исследования представлена на рисунке 27.



Рисунок 26 — Саженцы сосны крымской, ели обыкновенной, пихты сибирской до заражения их нематодами *Bursaphelenchus xylophilus*

Приготовление нематодного инокулюма. Для подготовки нематодного инокулюма *B. xylophilus* размножали в свежеспиленных фрагментах ствола сосны обыкновенной в течение 14 дней при температуре 27 °С. (рисунок 27) Далее нематод из древесины выделяли методом Бермана. Инокулюм объемом 200 мкл, внесенный в каждое растение, содержал около 5000 нематод *B. xylophilus* различных возрастных стадий.

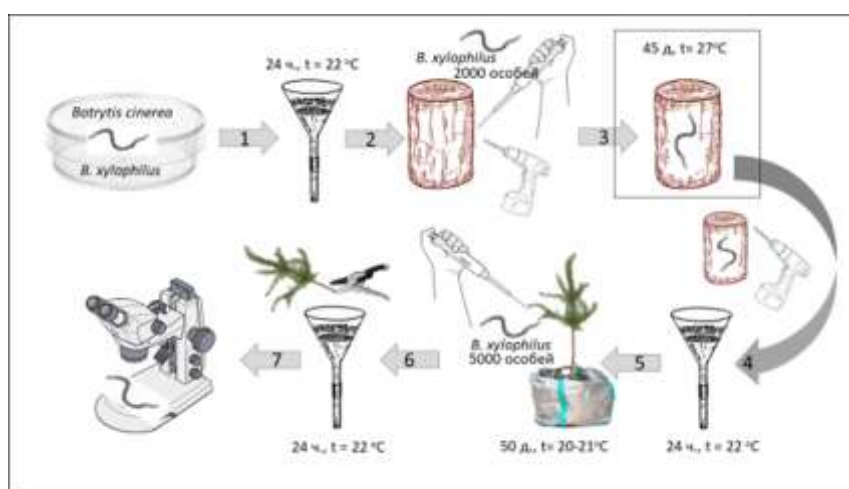


Рисунок 27 — Схема приготовления нематодного инокулюма и заражение саженцев хвойных нематодами *Bursaphelenchus xylophilus* (ориг.)

Заражение саженцев нематодами Bursaphelenchus xylophilus

На ветвях саженцев делали срез коры (1–1,5 см), формировали воронку из Parafilm с ватным тампоном, в который вносили 200 мкл инокулюма (≈ 5000 *B. xylophilus*) (рисунок 28).



Рисунок 28 — Место инокуляции саженцев сосны сибирской *Pinus sibirica* нематодами *Bursaphelenchus xylophilus*, закрытое парафильмом (ориг.)

Аналогично в контрольные растения вносили 200 мкл дистиллированной воды. Участок внесения инокулюма закрывали пленкой «Parafilm». Опыты проводили в климатической комнате при 23 °C, влажности 69% и искусственном освещении с 7:00 до 22:00. Продолжительность опыта для каждой породы хвойных зависела от степени проявления вилта.

По окончании наблюдений за растениями определяли численность в них живых нематод методом Бермана при $t = 20-23$ °C в течение 24 ч. При этом выделяли нематод только из стволовой части и веток саженцев, предварительно их взвешивая.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Фауна нематод короедов (Curculionidae: Ipinae) и хвойных растений (Pinophyta)

Обследования хвойных древостоев и лесоматериалов с целью выявления видового состава паразитических нематод и их переносчиков (короедов) проведены в Московской, Иркутской, Брянской областях, Республике Коми и Приморском крае. Основная цель исследований – выявление фитопаразитических нематод рода *Bursaphelenchus*, включающих высоко патогенные виды. Параллельно также идентифицировали выявленные нематоды других таксонов.

Фауна нематод исследованных образцов представлена отрядом Rhabditida Chitwood, 1933, 7 семействами и 16 родами. Всего выявлено 20 видов нематод, из них 17 видов обнаружено в древесине хвойных пород и 12 видов – в имаго короедов родов *Ips*, *Orthotomicus* Ferrari, 1867; *Tomicus* Latreille, 1802 (табл. 8, 9).

Таблица 8 – Видовой состав нематод, выделенных из различных короедов-ксилофагов, заселяющих хвойные породы

Семейство	Вид	Имаго	Место сбора
ОТРЯД RHABDITIDA: ПОДОТРЯД RHABDITINA			
Diplogastridae	<i>Micoletzky buetschlii</i> (Fuchs, 1915)	<i>Ips typographus</i>	МО
		<i>Ips typographus</i>	РК
		<i>Ips acuminatus</i>	БО
	<i>Micoletzky palliati</i> (Rühm, 1956)	<i>Tomicus pilifer</i>	ПК
	<i>Micoletzky</i> sp.	<i>Ips typographus</i>	РК
		<i>Ips acuminatus</i>	БО
		<i>Tomicus pilifer</i>	ПК
Rhabditidae	<i>Rhabditis</i> sp.	<i>Ips typographus</i>	МО
	<i>Teratorhabditis synpapillata</i> Sudhaus, 1985	<i>Ips typographus</i>	МО
		<i>Ips typographus</i>	РК
		<i>Ips acuminatus</i>	БО

Семейство	Вид	Имаго	Место сбора
		<i>Orthotomicus proximus</i>	ИО
ОТРЯД RHABDITIDA: ПОДОТРЯД TYLENCHINA			
Aphelenchoididae	<i>Allodiplogaster</i> sp.	<i>Ips typographus</i>	МО
	<i>Bursaphelenchus sexdentati</i> Rühm 1960	<i>Ips typographus</i>	РК
	<i>Bursaphelenchus mucronatus</i> Mamiya & Enda, 1979	<i>Ips typographus</i>	РК
		<i>Tomicus pilifer</i>	ПК
	<i>Bursaphelenchus leoni</i> Baujard 1980	<i>Ips typographus</i>	РК
	<i>Bursaphelenchus</i> sp.	<i>Ips typographus</i>	МО
		<i>Ips acuminatus</i>	БО
Neotylenchidae	<i>Deladenus</i> sp.	<i>Ips typographus</i>	МО
	<i>Fergusobia</i> sp.	<i>Ips typographus</i>	МО

Примечание: МО – Московская область; БО – Брянская область; ПК – Приморский край (Южное приморье); ИО – Иркутская область; РК – Республика Коми

Таблица 9 – Видовой состав нематод, выделенных из древесины хвойных пород

Семейство	Вид	Порода дерева	Место сбора
ОТРЯД RHABDITIDA: ПОДОТРЯД RHABDITINA			
Diplogastridae	<i>Micoletzkyia palliati</i> (Rühm, 1956)	<i>Pinus sylvestris</i>	МО
	<i>Micoletzkyia hylurginophila</i> (Rühm, 1956)	<i>Pinus sylvestris</i>	БО
	<i>Micoletzkyia</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i>	БО
		<i>Picea jezoensis</i>	ХК
Rhabditidae	<i>Mesorhabditis</i> Osche, 1952	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
	<i>Parasitorhabditis</i> sp.	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
		<i>Abies nephrolepis</i>	ПК
		<i>Larix gmelinii</i>	ПК
	<i>Teratorhabditis synpapillata</i> Sudhaus, 1985	<i>Pinus sylvestris</i>	БО

Семейство	Вид	Порода дерева	Место сбора
ОТРЯД RHABDITIDA: ПОДОТРЯД TYLENCHINA			
Aphelenchoididae	<i>Aphelenchoides paradalianensis</i> Cui, Zhuo, Wang & Liao, 2011	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
	<i>Aphelenchoides</i> sp.	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
		<i>Abies nephrolepis</i>	ПК
		<i>Larix gmelinii</i>	ПК
	<i>Bursaphelenchus mucronatus</i> Mamiya & Enda, 1979	<i>Abies</i> sp.	ПК
	<i>Bursaphelenchus mucronatus</i> Mamiya & Enda, 1979	<i>Picea jezoensis</i>	ХК
	<i>Bursaphelenchus</i> sp. 1	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
	<i>Bursaphelenchus</i> sp. 2	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
		<i>Abies nephrolepis</i>	ПК
	<i>Cryptaphelenchus</i> sp.	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
		<i>Pinus koraiensis</i>	ХК
		<i>Abies nephrolepis</i>	ПК
		<i>Picea jezoensis</i>	ХК
	<i>Ektaphelenchus</i> sp. (Fuchs, 1937)	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
	<i>Laimaphelenchus</i> sp.	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
Anguinidae	<i>Sychnotylenchus kulinichi</i> (Ryss, Chalkin, Subbotin, 2024)	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
	<i>Sychnotylenchus</i> sp.	<i>Abies nephrolepis</i>	ПК
Neotylenchidae	<i>Deladenus</i> sp.	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
Panagrolaimidae	<i>Panagrolaimus</i> sp.	<i>Pinus koraiensis</i>	ХК
		<i>Pinus koraiensis</i>	ПК
		<i>Picea jezoensis</i>	ХК
Sphaerulariidae	<i>Prothallonema</i>	<i>Pinus koraiensis</i>	ПК

Примечание: МО – Московская область; БО – Брянская область; ПК – Приморский край (Южное приморье); ХК – Хабаровский край.

Видовой состав нематод рода *Bursaphelenchus* был представлен 3 видами (*B. mucronatus* Mamiya & Enda, 1979 (GenBank №: PZ014457.1); *B. sexdentati* Rühm

1960 (GenBank №: PX980793.1); *B. leoni* Baujard 1980 (GenBank №: PZ019405.1).) (Приложение 4). Вид *B. mucronatus* встречался и в короедах, и в древесине хвойных. *B. mucronatus* ранее выявлялся различными исследователями в древесине хвойных пород. Вид имеет идентичный с *B. xylophilus* цикл развития и включают стадию трансмиссивной личинки («dauer juvenile») для переноса насекомыми (Рысс, 2008). Многочисленные опыты и наблюдения показали, что *B. mucronatus* можно отнести к числу патогенных или слабопатогенных видов гельминтов (Cheng et al., 1986; Kulinich et al. 1994; Kanzaki, Futai, 2006; Akbulut et al. 2007).

Другой вид из рода *Bursaphelenchus*, выявленный нами в древесине и в короеде – это *B. sexdentati*, который можно также отнести к паразитам хвойных растений. Опыты, проведенные с сеянцами трех видов сосны в Турции в условиях теплицы и открытого грунта, продемонстрировали, что *B. sexdentati* также, как и *B. mucronatus*, может вызывать гибель растений (Akbulut et al., 2025).

Bursaphelenchus leoni широко распространен в хвойных лесах Европы и Азии (Греция, Италия, Кипр, Турция, Китай), ассоциированный с соснами (*Pinus brutia*, *P. sylvestris*, *P. massoniana* и др.). Вид обладает средней патогенностью для сеянцев сосен (Li et al., 2020; Dayi et al., 2022).

Новый вид нематод рода *Sychnotylenchus* Rühm, 1956: *S. kulinichi* (Ryss, Chalkin, Subbotin, 2024), обитающий в ходах короеда *Pityogenes chalcographus* L., 1761, был обнаружен в древесине сосны *Pinus koraiensis* в Приморском крае (Ryss et al., 2024). Сосна корейская, заселенная этим видом, была в состоянии усыхания и имела признаки увядания, образующиеся при вилте хвойных пород. Представители данного рода нематод ассоциируются с короедами (выявляются в их ходах) и считается, что связь их с переносчиком флоретической. Фотоматериалы и основные параметры голотипов и паратипов *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. представлены в приложении 5. Типовой материал (голотип и паратипы) хранится в коллекции Зоологического института РАН (УФК ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Россия, № Р-4523.

Фактически все виды выявленных нами нематод связаны симбиотически с короедами, грибами, присутствующими в древесине, и растением-хозяином.

Согласно экологической классификации (Polynina et al., 2019) эти нематоды относятся к следующим группам: факультативные форонты, свободноживущие гельминты (*Micoletzkyia*, *Rhabditis*, *Mesorhabditis*); облигатные эктофоронты (*Aphelenchoides*, *Cryptaphelenchus*, *Laimaphelenchus*, *Ektaphelenchus*, *Bursaphelenchus*); эндопаразиты гемоцеля или кишечника насекомых (*Deladenus*, *Fergusobia*).

Наибольшее число видов нематод (11 видов) выделено из жуков короеда-типографа *I. typographus*. Особое внимание заслуживает регистрация нематод из группы *xylophilus* – древесной хвойной нематоды *B. mucronatus* в короеде-типографе, извлеченном из ели в Республике Коми и короеде *Tomicus pilifer* в Приморском крае (Чалкин и др. 2024). Данный вид нематоды относится к фитопаразитическим гельминтам хвойных древостоев и является видом-двойником *B. xylophilus*. Оба близкородственных вида нематод, *B. xylophilus* и *B. mucronatus*, имеют идентичный цикл развития и, можно предположить, что указанные выше виды короедов могут быть также потенциальными переносчиками сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*.

3.2 Изучение возможности трансмиссии короедом *Ips acuminatus* нематод *Bursaphelenchus xylophilus*

Известно, что перенос высокопатогенного вида нематод *B. xylophilus* в насаждениях осуществляется усачами рода *Monochamus*. В тоже время короеды рода *Ips* неоднократно регистрировались как переносчики различных видов нематод (Rühm, 1960; Tenkacova, Mituch, 1986; Ryss et al., 2005; Robertson et al., 2008). Для изучения возможности ассоциации короедов *Ips* spp. (на примере вершинного короеда *I. acuminatus*) и сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* проведен опыт в контролируемых условиях.

Видовой состав нематод, выявленных в короедах *I. acuminatus* и древесине сосны обыкновенной, искусственно зараженной *B. xylophilus*, по окончании опыта (II тип). Анализ древесных образцов типа II, экспонированных в одном садке с образцами типа I (содержащими жуков из Брянской области), выявил присутствие

трех видов нематод: *Micoletzkyia* sp., *Teratorhabditis synpapillata* и *Bursaphelenchus xylophilus*. Вид *B. xylophilus* был зарегистрирован во всех проанализированных образцах древесины (табл. 10).

Таблица 10 — Видовой состав и частота встречаемости нематод, выделенных из древесины *Pinus sylvestris* и из населявших её короедов *Ips acuminatus* до опыта и после его завершения

Виды выделенных нематод	Частота встречаемости нематод экз. (%)			
	до постановки опыта		по окончанию опыта	
	Древесина тип I ¹	Жуки <i>Ips acuminatus</i>	Древесина тип II ²	Жуки <i>Ips acuminatus</i>
<i>Micoletzkyia</i> sp.	75	0	50	27
<i>M. hylurginophila</i> (Rühm, 1956)	25	0	0	0
<i>Teratorhabditis synpapillata</i> Sudhaus, 1985	13	5	25	20
<i>B. xylophilus</i> (Steiner & Buhner, 1934; Nickle, 1970)	0	0	100	47

Примечание: ¹тип I – древесина сосны обыкновенной, заселенная жуками вершинного короеда из очага в Брянской области;

²тип II – древесина сосны обыкновенной, искусственно зараженная *B. xylophilus* для опыта (до опыта не была заселенная какими-либо нематодами)

Видовой состав нематод, выявленных в короедах *I. acuminatus* и древесине сосны обыкновенной из Брянской обл., до опыта (I тип). В древесных образцах *P. sylvestris* (тип I) из Брянской области, собранных в месте естественного обитания *I. acuminatus*, до начала эксперимента идентифицированы нематоды *Teratorhabditis synpapillata*, *Micoletzkyia hylurginophila* и *Micoletzkyia* sp. (табл.). Наиболее распространенными являлись виды рода *Micoletzkyia*, которые регистрировались в 75% проб. Доля проб с *T. synpapillata* составляла лишь 13%. Род *Micoletzkyia* (Chromadoreae: Diplogastridae) объединяет более 20 видов нематод, подавляющее большинство которых ассоциировано с короедами подсемейства Scolytinae (Curculionidae) и обнаруживается как в их ходах, так и непосредственно в насекомых. Представители этого рода являются хищниками либо мико-

бактериотрофами, питаются грибами, бактериями, микроорганизмами, а также другими нематодами (Grucmanova, Holusa, 2013; Susoy, Herrmann, 2014).

В литературе вершинный короед *I. acuminatus* неоднократно указывается в качестве переносчика нематод рода *Micoletzkyia* (Rühm, 1956; Grucmanova, Holusa, 2013). В частности, А.Ю. Рыссом и С.А. Субботиным (2023) имаго и личиночные стадии (dauer juveniles) *Micoletzkyia* spp. были выделены с поверхности различных видов жуков, собранных на территории Бурятии.

Через 25 суток после начала совместной инкубации (15.08.2022) было отмечено заселение короедами древесины типа II, содержащей *B. xylophilus*. Извлеченные из-под коры 15 имаго *I. acuminatus* в 12 случаях были носителями личиночных стадий нематод, причем у 7 особей личинки принадлежали виду *B. xylophilus*. При анализе 8 имаго *I. acuminatus* родительского поколения, извлеченных из древесины типа II, нематоды *B. xylophilus* не обнаружены. Поверхностные смывы со всех исследованных жуков также дали отрицательный результат на наличие нематод.

В ходе анализа 15 особей вершинного короеда установлено неравномерное распределение нематод по сегментам тела: в области головы обнаружено 3% особей, в среднегруди — 91%, в брюшке — 6%. Основная масса нематод концентрировалась под элитрами. Эти данные согласуются с исследованиями Cardoza и соавторов (Cardoza et. al., 2006), а также К.С. Поляниной (Полянина и др., 2019), подтверждающими локализацию нематод в специализированных структурах под надкрыльями жуков-короедов — нематангиях.

3.3 Изучение дальности разлёта короедов рода *Ips* для оценки потенциального распространения ассоциированных с ними паразитических нематод

При проведении фитосанитарных мероприятий в лесонасаждениях, необходимо учитывать дальность и направление разлета вредителей и переносимых ими возбудителей болезней. Особенно это важно для организации карантинных мероприятий по локализации и ликвидации очагов карантинных

вредителей. С целью выяснения степени разлета короедов, как потенциальных переносчиков патогенных организмов, проведены исследования на примере короеда-типографа *I. typographus*. Для окрашивания жуков использовался порошок люминофор.

Пробное окрашивание люминофором в лабораторных условиях показало, что только 8% особей не подавали признаков жизни, что свидетельствует о высокой выживаемости короедов, окрашенных люминофором. Из 782 меченых особей *I. typographus* (табл. 10) более 80% взлетели в течение 1–1,5 ч. Повторно отловлено 126 жуков (16%), что согласуется с литературными данными – 6–15% (Meurisse, Pawson, 2017; Hinze, John, 2020). Метод мечения люминофором пригоден для изучения разлета, но требует больших выборок из-за непредсказуемости поведения насекомых (Franklin, Grégoire, 1997; Barclay et al., 1998).

У повторно отловленных особей следы люминесцентного порошка сохранялись на теле жука в объеме не менее 10% от исходного, при этом основная масса частиц накапливалась в складках тергитов брюшных сегментов. На лапках и усиках порошок, как правило, отсутствовал.

Отмечена зависимость интенсивности окраски от времени отлова: у жуков, пойманных в начале эксперимента, поверхность тела была равномерно покрыта порошком, тогда как у особей, отловленных позднее, краситель обнаруживался преимущественно под элитами. Несмотря на снижение интенсивности окраски к концу исследования, люминесцентный пигмент отчетливо идентифицировался у всех повторно отловленных насекомых.

В результате исследований 2022 г. установили, что дальность разлёта *I. typographus* в юго-западном направлении составила 1,2 км (рисунок 29). Однако, не исключено, что часть особей, пойманных в ловушку, все еще могут быть способны к дальнейшему расселению.

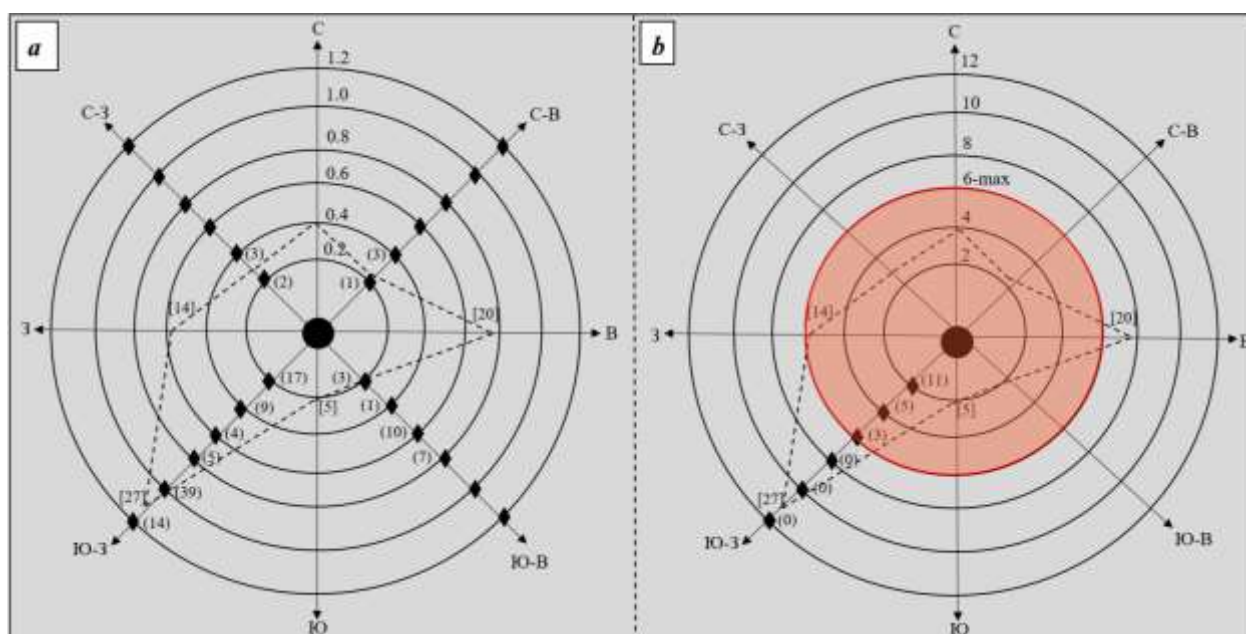


Рисунок 29 — Количество повторно отловленных в феромонные ловушки имаго *Ips typographus* на различном расстоянии от места выпуска: а – изучение направления разлета (2022 г.); б – изучение дальности разлета (2023 г.) (ромб – феромонная ловушка; круг – место выпуска имаго; пунктирная линия – роза ветра; (..) – кол-во повторно отловленных имаго, шт; 1..12, 0.2..1.2 – расстояние от места выпуска имаго, км; [..] – повторяемость направлений ветра %)

В северо-западном направлении лишь единичные особи преодолели расстояние 0,4 км. Вектор разлета короедов в феромонные ловушки характеризовался выраженной асимметрией: на протяжении всего эксперимента количество отловленных жуков в юго-западном направлении стабильно превышало показатели других направлений.

Наблюдаемый характер лёта, вероятно, обусловлен преобладанием умеренного юго-западного ветра (рисунок 32), который переносил аттрактивные вещества от ловушек этого направления к месту выпуска насекомых.

Воспринимая семиохимический сигнал, короеды начинали движение против ветра по направлению к источнику запаха. Данное поведение согласуется с результатами экспериментов Salom и McLean (Salom, McLean 1991), показавших, что древесинник хвойный полосатый (*Trypodendron lineatum*) также движется к аттрактанту против ветра.

Все полученные значения по отлову короедов-типографов имеют значимые отличия (табл. 11). Значения показателей критерия Пирсона (χ^2) и уровня значимости (p) при числе степеней свободы $df = 1$ доказывают, что в юго-западном направлении короеды в феромонные ловушки отлавливаются чаще, чем в северо-западном.

Таблица 11 — Число вторично отловленных особей короеда-типографа в исследуемых направлениях. Значения показателей критерия Пирсона (χ^2) и уровня значимости (p) при числе степеней свободы $df = 1$

Расстояние, км	Направление разлёта		Значение показателей	
	северо-запад	юго-запад	χ^2	p
0,2	2	14	16,0	0,00148
0,4	3	9	12,0	0,05139
0,6	0	11	11,0	0,00049
0,8	0	5	5,0	0,01464
1,0	0	39	39,0	< 0.05
1,2	0	14	14,0	< 0.05

Для короедов, как и многих мелких насекомых, характерен пассивный полёт, где ветер может определять направление и переносить их на большие расстояния. Сила ветра позволяет минимизировать расходование энергии короедами и расселять жуков на большие расстояния (Jackson et al., 2008). Такое расселение характерно, например, для горного соснового лубоеда *Dendroctonus ponderosae*, который, как и короед-типограф, расселяется с подветренного направления для сохранения энергии (Safranyik et al., 1992, Safranyik et al., 1989, Byers et al., 2004).

При изучении дальности разлета жуков *I. typographus* в 2023 году, маркированные насечкой короеды были зафиксированы в трех из шести выставленных ловушках, расположенных только в юго-западном направлении (рисунок 19). Наибольшее количество особей (11 жуков) было поймано в ловушке, установленной на расстоянии 2 км. Это связано с беспрепятственным перемещением жуков по открытому пространству, такому как луга, агроценозы, где были установлены ловушки.

Максимальное расстояние, на котором были отмечены жуки составило 6 км. В ловушку, установленную на этом расстоянии было отловлено в течение двух месяцев 3 особи (Чалкин, Лябзина 2025).

3.4 Изучение эффективности применения динитрила щавелевой кислоты при фумигации древесины против *Bursaphelenchus xylophilus*

Фумигация является одной из наиболее часто используемых фитосанитарных мер по обеззараживанию круглого леса и пиломатериалов от вредителей и возбудителей болезней. В связи с ограничением/запретом в мире применения бромистого метила, как основного фумиганта при обеззараживании продукции, проведены исследования по применению альтернативного озонобезопасного препарата – динитрила щавелевой кислоты. Данный фумигант использовался для обеззараживания круглых лесоматериалов против карантинного организма – сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* (табл. 12).

Таблица 12 — Влияние фумигации динитрил щавелевой кислоты на нематод *Bursaphelenchus xylophilus* в древесных бревнах *P. sylvestris* при 20°C

Доза (г м ⁻³)	Ct (г ч м ⁻³)	Среднее кол-во нематод <i>B. xylophilus</i> через 72 ч в зараженной древесине	Смертность нематоды <i>B. xylophilus</i> после обработки (%)			
			24 ч	48 ч	10 д.	28 д.
Фумигация, 12 ч						
50	300	3950±1389	100	100	100	100
Фумигация, 24 ч						
75	900	1991±461	100	100	100	100
50	600	245±52	100	100	100	100
25	300	354± 1	100	100	100	100
Контроль*		849±328	795±265	806±310	789±340	831±352

Примечание: * Все нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* в нефумигированных бревнах, (контрольные образцы) были живыми.

Количество нематод в образцах после обработки древесины проверяли через 24 ч, 48 ч, 10 дней и 28 дней. Во всех тестах, проведенных при 20 °С, этандинитрил вызывал 100% гибель *B. xylophilus* при всех применяемых дозах ($P < 0,001$) (Таблица 12). Наиболее экономически эффективными вариантами обработки были дозировки: 25 г / м³ для 24 ч фумигации и 50 г / м³ для 12 ч. Содержание влаги в древесине, измеренное до обработки фумигантом, составляло 69 ...78%, и этот параметр не коррелировал с другими параметрами фумигации.

Зараженные бревна проверяли на наличие нематод за 72 часа до обработки динитрилом щавелевой кислоты. Количество нематод по сравнению с исходным инокулюмом в бревнах увеличилось в несколько раз и составило в среднем 1723 нематод / 100 г древесины.

Нематоды из фумигированных бревен были извлечены с помощью вороночного метода Бермана. На основании этих результатов был сделан вывод, что все нематоды в бревнах погибли в результате фумигации соответствующими дозами вещества.

Обсуждение к разделу 3.4

Согласно опубликованным данным, самая минимальная доза EDN, при которой в результате фумигации сосновых бревен погибли все особи *B. xylophilus*, это 34 г м⁻³ при экспозиции 24 ч (Ct 231.7 г ч м⁻³) (Park et al., 2012). Результаты нашего эксперимента более близки к данным, полученным Malkova с соавторами, где при 12-часовой экспозиции и дозе 50 г м⁻³ (311.57) отмечена 100% гибель нематод, однако температура при данном эксперименте не указана (Malkova et al., 2016). В наших опытах, при фумигации сосны EDN при тех же параметрах и температуре 20 °С также отметили полную гибель нематод. Интересны результаты экспериментов, проведенных в одинаковых условиях при обработке бревен против нематод *B. xylophilus* и их переносчиков жуков *Monochamus alternatus*. Летальная минимальная доза EDN для нематод при 20 °С составляла 100 г м⁻³, а для уничтожения усачей в бревнах необходима доза в два раза ниже 50 г м⁻³ (Lee et al., 2017a, 2017b).

В практике фитосанитарного обеззараживания лесоматериалов от вредных организмов широко применяется фумигация. Наиболее распространенный фумигант — бромистый метил (CH_3Br) — подлежит поэтапному выводу из обращения согласно международным соглашениям по охране озонового слоя. В связи с этим ведутся поиски эффективных и экологически безопасных альтернатив, среди которых перспективным соединением признан динитрил щавелевой кислоты. Многими авторами отмечается, что EDN обладает высоким проникающим действием (Hall et al., 2015, Pranamornkith et al., 2014b, Lee et al., 2017b). Бромистый метил гораздо медленнее проникает в структуру древесины (Hall et al., 2017).

Исследователи отмечают, что чем выше температура окружающей среды, в которой происходит обработка, тем ниже доза, необходимая для гибели нематод, при этом так же сокращается время фумигации (Chung et al., 2007, Chung et al., 2014: Hall et al., 2015). Большой интерес представляют данные коллектива ученых, которые получили 100% гибель нематод при отрицательных температурах, где доза составляла 150 г/м^3 (Lee et al., 2017a). Эти данные являются особенно ценными при применении фумигации круглого леса в регионах с низкими температурными условиям (Сибирь, Дальний Восток Российской Федерации, северные районы Китая), однако в данном случае следует учитывать нормы расхода препарата и его стоимость. Основываясь на проанализированных опубликованных сведениях, указанных в приложении 6 и собственных данных, препарат EDN может являться альтернативным бромистому метилу фумигантом против стволовых вредителей, однако нужны дополнительные исследования по изучению применения этого препарата с учетом применения различных доз, времени и температуры для различных видов лесной продукции.

3.5 Изучение устойчивости основных лесообразующих хвойных пород Российской Федерации к нематодам *Bursaphelenchus xylophilus*

Для проведения опытов по устойчивости саженцев хвойных пород были отобраны растения, визуально не содержащие признаков поражения насекомыми и

грибными болезнями. Ниже приведены обобщенные данные результатов опытов по заражению саженцев хвойных нематодами *B. xylophilus*, проведенные в несколько этапов в течение 2 лет (2024-2025 гг.). Объем нематодного инокулюма составил 5000 нематод/растение, а также 1000 и 300 нематод/растение в опытах с лиственницей. В таблице 13 представлены данные по численности нематод в растении и степени увядания растений в период наблюдений (Кулинич и др., 2025).

Таблица 13 — Численность нематод в наземной части саженцев хвойных растений, зараженных *Bursaphelenchus xylophilus*

Вид хвойного растения	Количество <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> / растение	Период проведения опыта (дней) ¹	СУ в конце опыта ²	Средняя численность нематод на 100 г сырого веса древесины
<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe (1914)	5000	34	3-4	65916 (32420-171040)
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour, 1803	5000	50	4	44195 (6560-182400)
<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753	5000	50	4	21696 (5280-48075)
<i>Larix sibirica</i> Ledeb., 1833	300	69	4	7835 (1180-8200)
	1000	41	4	9190 (477-14834)
	5000	18	5	626 (0-4007)
<i>Abies sibirica</i> Ledeb., 1833	5000	128	1-2	45 (0-5085)
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	5000	более 62, усыхания нет	0	0

¹ – период наблюдения за растениями с даты заражения нематодами до максимальной степени их увядания; ² – степень увядания (СУ)

Pinus sibirica, кедр сибирский. Признаки увядания кедра появились на пятый день после заражения *B. xylophilus* – было отмечено присутствие светло-желтого оттенка хвои на стволе двух растений (1 СУ). На седьмые сутки аналогичные признаки проявились еще у двух саженцев. На десятые сутки хвоя (около 30% кроны) у всех зараженных *B. xylophilus* саженцев пожелтела (3 СУ). На 35-й день наблюдений степень увядания большинства саженцев составила 3–4 баллов, а на 50-е сутки — 4–5 баллов (Приложение 7). В контрольной группе (при инокуляции водой) растения оставались здоровыми на протяжении всего эксперимента, только некоторые растения имели локальное пожелтение в месте внесения водного инокулюма.

Численность нематод в наземной части растений к 50-му дню опыта увеличилась в 6 – 117 раз по сравнению с исходным инокулюмом (рисунок 30).

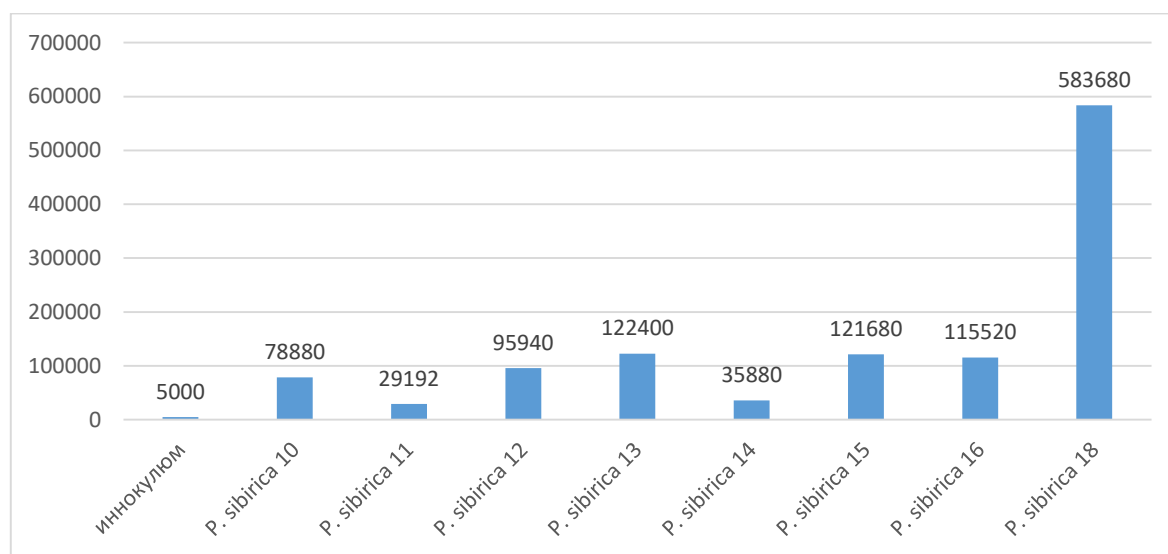


Рисунок 30 — Количество нематод (особей / растение) в наземной части зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* саженцев *Pinus sibirica* при завершении опыта

Средняя численность *B. xylophilus* в стволе и ветвях зараженных растений составила 147 896 особей на одно растение (табл. 13). Максимальная зафиксированная плотность нематод в надземных органах достигла 182 400 особей на 100 г сырой массы, что превышало исходный инокулюм в 37 раз. В корневой

системе также отмечено присутствие нематод, однако их численность была значительно ниже – в среднем 80 особей на 100 г сырого веса

Pinus sylvestris, сосна обыкновенная. Первые признаки пожелтения хвои у саженцев сосны обыкновенной зарегистрированы на 10-е сутки после инокуляции *B. xylophilus* в местах внесения нематод, аналогично саженцам лиственницы. Через 12 дней наблюдений у 5 зараженных растений с отмечены симптомы увядания (1 СУ). Гибель всех зараженных растений при 4–5 СУ отмечена на 50-е сутки. Хвоя имела темно-бурый или желтый цвет (Приложение 8). Контрольные растения в течение всего опыта оставались без симптомов, характерных для вилта хвойных пород.

Нематоды в сосне обыкновенной размножались менее интенсивно по сравнению с кедром (*P. sibirica*). Их численность в стволе и ветках колебалась от 6 864 до 52 635 особей на растение, что превысило инокулюм в 1,4 и 11 раз соответственно (рисунок 31). Средняя численность нематод в наземной части растений составила 21969 особей на 100 г сырого веса (таблица 6, рисунок 31). Нематоды также выявлены в корнях саженцев: 32 особи/100 г сырого веса.

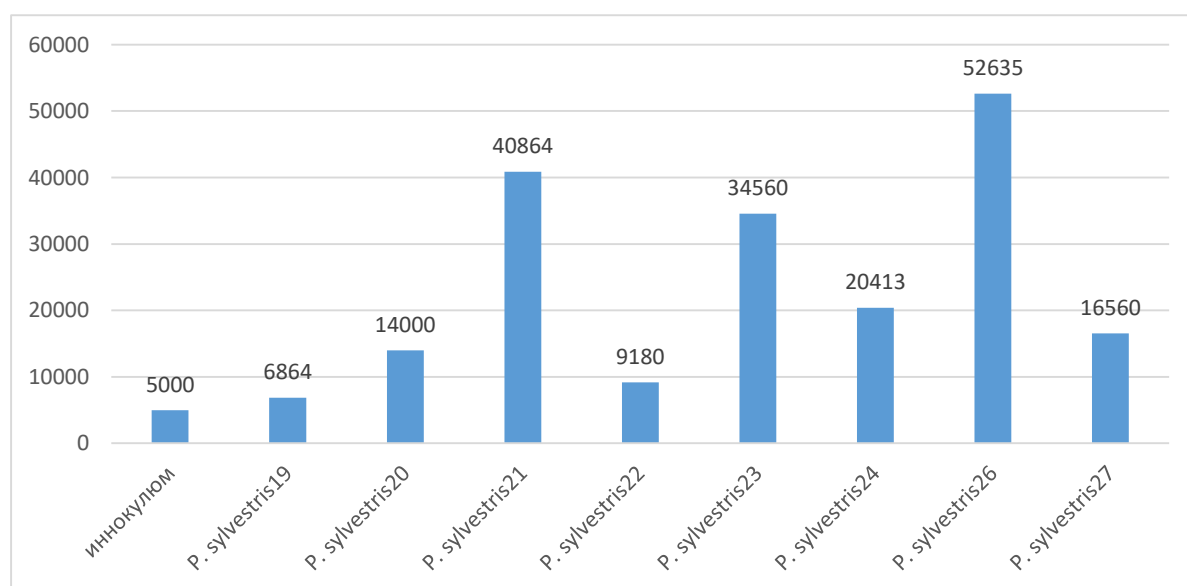


Рисунок 31 – Количество нематод в наземной части зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* саженцев *Pinus sylvestris* при завершении опыта

Pinus nigra subsp. *pallasiana*, сосна крымская. Симптомы увядания (2 СУ) появились у сосны крымской на 18-й день наблюдений после заражения *B. xylophilus*. У двух растений отмечено усыхание ветки, в которую был внесен нематодный инокулюм, и усыхание хвои на стволе. К концу опыта на 32-й день наблюдений у всех растений сосны, зараженных *B. xylophilus*, установлена 3-4 СУ, при этом у большинства саженцев наблюдали увядание кончиков веток и макушки растения (Приложение 10). Аналогичное увядание отмечено у двух растений в контроле, однако в целом у контрольных растений не отмечены признаки вилта. В основном развитие вилта хвойных пород проходило идентично у всех саженцев, болезнь развивалась по классической схеме, наблюдаемой в природе при заражении *B. xylophilus*. (Kim et. al., 2020, Mamiya, 1984).

Установлено, что численность нематод в растениях в конце опыта существенно увеличилась, а в одном из саженцев достигла уровня, превышающего инокулюм в 175 раз (таблица 15).

Таблица 15 – Численность нематод *Bursaphelenchus xylophilus* в саженцах сосны крымской в конце опыта

Номер саженца	Вес, г	Кол-во нематод (на 100 г)	Кол-во нематод (во всем саженце) ¹
C1	510	171040	872304
C2	525	55030	288908
C3	455	103412	470525
C4	510	59660	304266
C5	405	66440	269082
C6	500	32420	162100
C7	375	36480	136800
C8	330	107970	356301

¹ Наземная часть растений (ствол и ветви, без корней).

При первичном инокулюме в 5000 нематод/растение численность нематод в растениях варьировала от 136800 до 872304 нематод/растение. Среднее число нематод в 100 г древесины составило 79057 особей (рисунок 34).

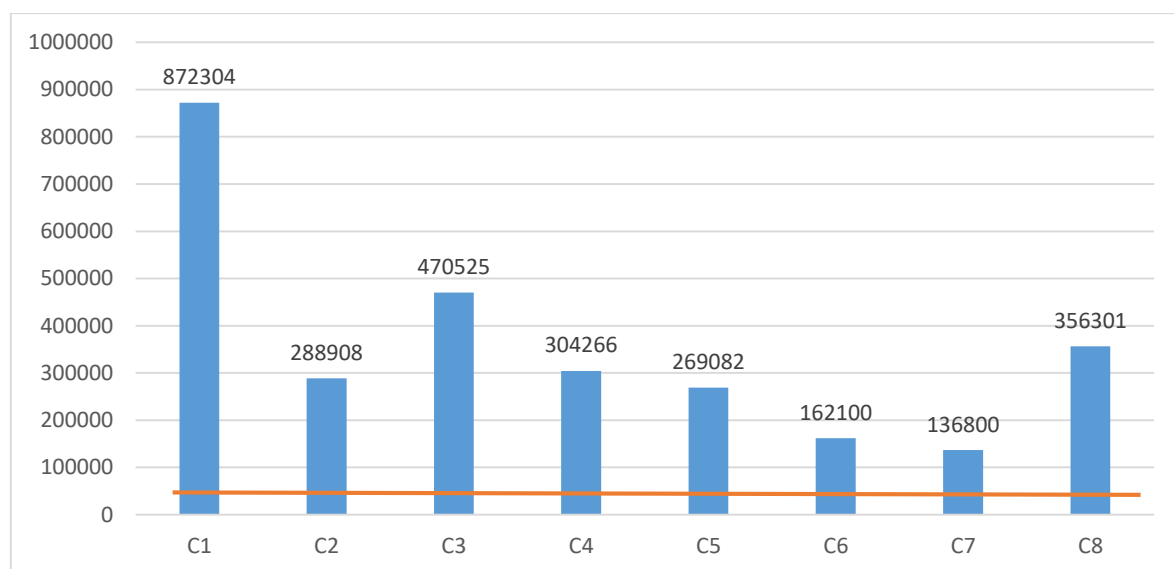


Рисунок 34 — Количество нематод в саженцах *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* (нематод/растение). Красная линия — инокулюм (5000 нематод/растение)

Picea abies, ель обыкновенная. У саженцев ели обыкновенной при наблюдении в течение 62 дней признаков увядания не отмечено ни у одного растения (Приложение 11). Зараженные нематодами растения и контрольные саженцы остались с зеленой хвоей, признаки увядания или поражения отсутствовали.

При анализе древесных проб, взятых из саженцев ели, нематод *B. xylophilus* не обнаружено.

Abies sibirica, пихта сибирская. У саженцев пихты сибирской пожелтение веточек (1 СУ) наблюдали на 45-й день после инъекции. У всех зараженных саженцев было отмечено побурение хвоинок на стволе в нижней части растений. На 57-й день у четырех растений наблюдали обесцвечивание хвои на стволе в нижней части кроны. Нижние ветки от ствола до середины пожелтели. На 70-й день опыта отмечено усыхание веток, в которые был внесен инокулюм с нематодами, а мутовки ниже и выше по стволу пожелтели (приложение 12). Контрольные растения не проявили признаков усыхания, за исключением одного, у которого отмечено увядание одной нижней ветки. Средняя численность нематод в конце опыта (через 128 дней после инъекции) в саженцах пихты составила 45 нематод/100

г древесины. Следует отметить, что в 6 из 8 растений пихты численность нематод *B. xylophilus* была ниже первичного инокулюма и варьировала от 47 до 258 нематод/растение (таблица 17), а в одном саженце нематод совсем не обнаружено.

Таблица 16 – Численность нематод *Bursaphelenchus xylophilus* в саженцах пихты сибирской в конце опыта

Номер саженца	Вес, г	Кол-во нематод (на 100 г)	Кол-во нематод (во всем саженце) ¹
П1	280	68	189
П2	460	33	149
П3	365	0	0
П4	295	87	258
П5	260	56	143
П6	100	53	53
П7	235	20	47
П8	210	5085	10678

¹ Наземная часть растений (без корней).

В тоже время высокая численность нематод, превышающая объем нематодного инокулюма в 2 раза, отмечена в восьмом саженце пихты (рисунок 35).

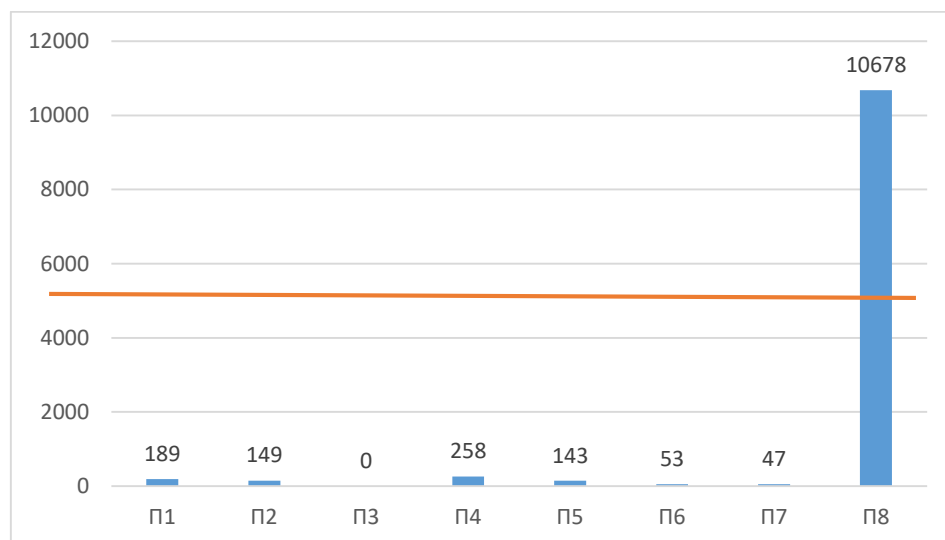


Рисунок 35 — Количество нематод в саженцах *Abies sibirica*, зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* (нематод/растение). Красная линия - инокулюм (5000 нематод/растение)

Larix sibirica, лиственница сибирская (5000 нематод/растение)

У всех инокулированных нематодами саженцев лиственницы (5000 особей/растение) наблюдалось синхронное пожелтение хвои (2 СУ) на 10-й день. С 18-х суток отмечалось интенсивное опадение пожелтевшей хвои, и к концу опыта все зараженные растения погибли (5 СУ) (Приложение 9). Исключение составило единственное растение со степенью увядания 3 балла, которое несмотря на внешние признаки поражения, сформировало новые побеги (рисунок 36).

Численность *B. xylophilus* в тканях лиственницы на 50-й день опыта была существенно ниже исходного инокулюма. Максимальное количество нематод составило 4007 особей/растение), минимальное – 17 особей/растение (рисунок 33).

Примечательно, что в одном из зараженных растений нематод не обнаружено ни в наземной части, ни в корневой системе к концу эксперимента. При этом у данного саженца, после первоначального пожелтения, на 25 день опыта появились молодые побеги, нематод *B. xylophilus* в конце опыта в растении не обнаружено.



Рисунок 36 — Прирост молодых побегов у *Larix sibirica*, зараженного *Bursaphelenchus xylophilus*, на 25-е сутки опыта

Средняя численность нематод в лиственнице составила 349 особей / 100 г - в наземной части растений и 16 особей/100 г – в корнях. Это в 144 раз меньше, чем в кедре и в 72 раза меньше по сравнению с сосной обыкновенной (рисунок 37).

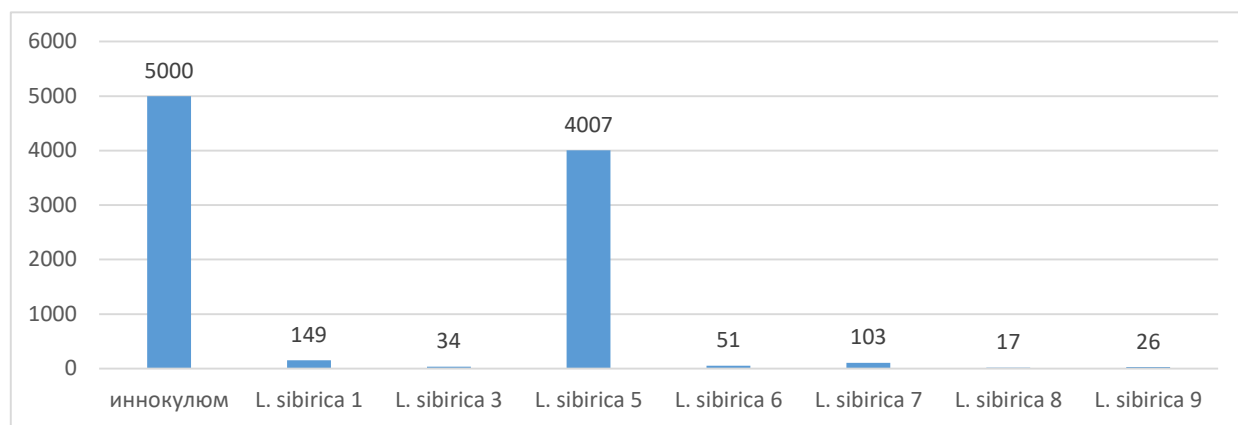


Рисунок 37 — Количество нематод в наземной части зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* саженцев *Larix sibirica* при завершении опыта

В связи с неоднозначностью полученных результатов в опыте 2024 г. по этой породе были проведены дополнительные тесты в 2025 г.

Заражение лиственницы *B. xylophilus* (300 нематод/растение)

В ходе эксперимента у растений, зараженных 300 нематод/саженец, отмечено последовательное развитие симптомов вилта (рисунок 38). Первые признаки заболевания (1 СУ) были зафиксированы у шести из семи саженцев на 15-й день (рисунок 24). В дальнейшем, к 30-му дню наблюдений, у одного саженца была отмечена 2 СУ. Более интенсивно усыхание проявилось на 33-й день у двух саженцев. У шести саженцев патологический процесс прогрессировал до массового опадания хвои и завершился интенсивным увяданием (4 СУ) к 69-м суткам. Следует отметить, что у четырех зараженных растений прирост побегов происходил вплоть до окончания опыта (69-й день).

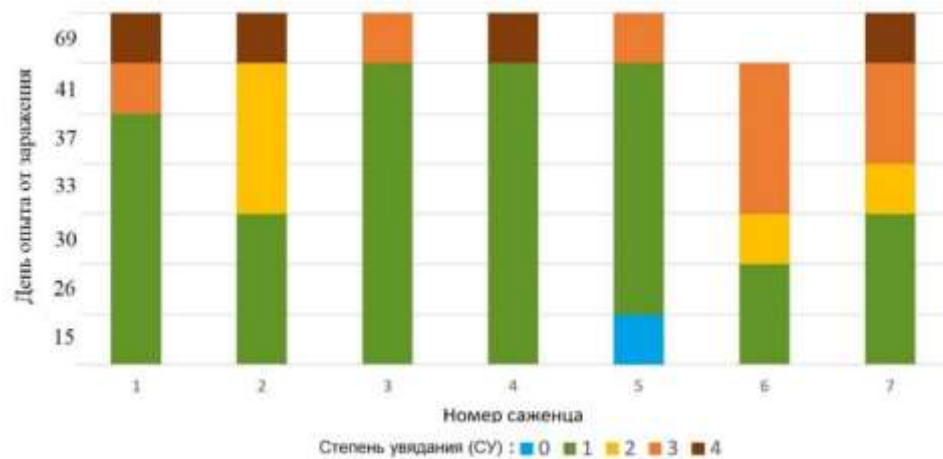


Рисунок 38 — Динамика проявления увядания саженцев *Larix sibirica* при заражении их *Bursaphelenchus xylophilus* (300 нематод/растение)

Численность нематод *B. xylophilus* в зараженных саженцах лиственницы сильно варьировала к концу опыта и увеличилась в некоторых растениях в 75 раз по сравнению с первичным инокулюмом (300 нематод/растение) (рисунок 39).

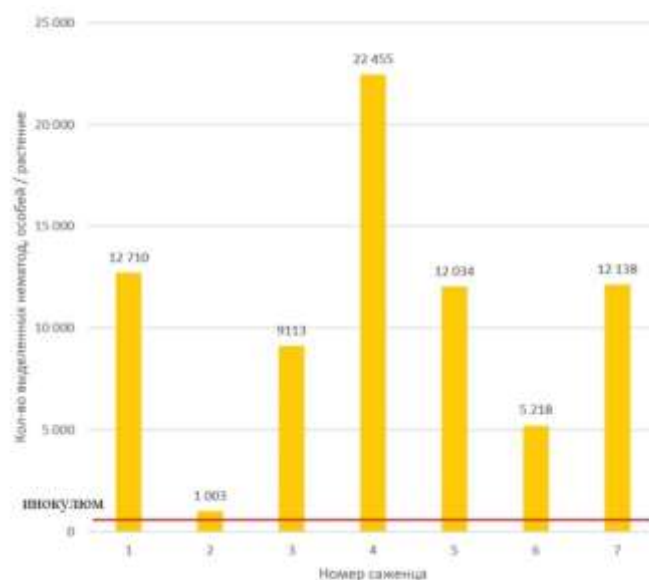


Рисунок 39 — Численность нематод в наземной части саженцев *Larix sibirica*, зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* (300 нематод/растение)

Заражение лиственницы *B. xylophilus* (1000 нематод/растение)

В результате проведенного опыта в варианте с инокулюмом 1000 нематод/саженец наблюдалось идентичное развитие симптомов у всех

исследуемых растений (рисунок 40). Пожелтение хвои (1 СУ) было зафиксировано на 15-й день после заражения. К 37-му дню наблюдений у трех саженцев отмечена 3 СУ, у одного – 4 СУ. У двух растений сохранилась 1 СУ, у одного – 2 СУ. На 41 день 5 саженцев с 3-4 СУ были изъяты из опыта для оценки заселенности их нематодами, а на 69-й день эксперимента были изъяты еще два оставшихся саженца с 4 СУ.

В ходе исследований у четырех растений, несмотря на сильное проявление увядания (3-4 СУ), наблюдали прирост молодых побегов до 69-го дня наблюдений.

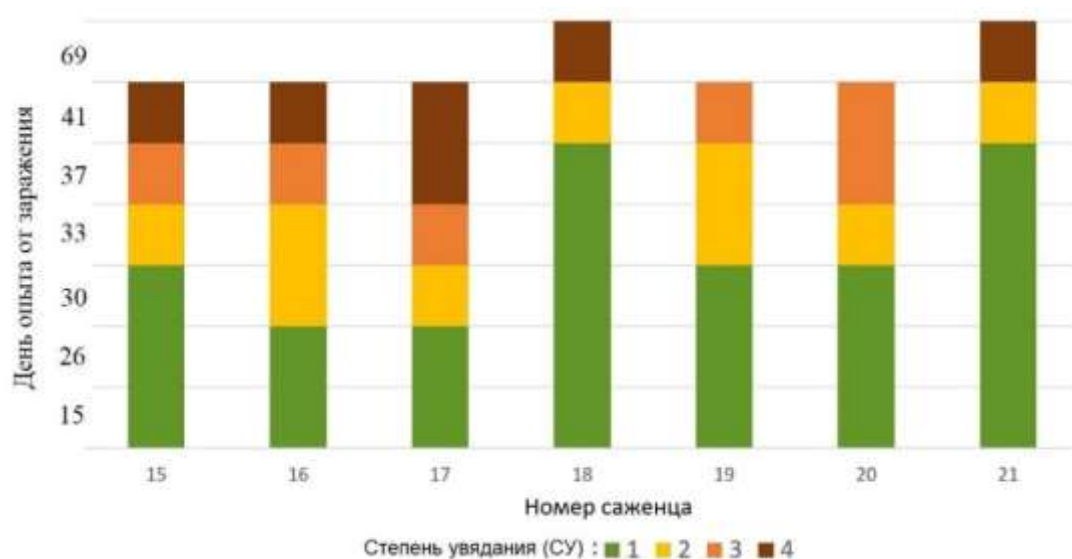


Рисунок 40 — Динамика проявления увядания саженцев *Larix sibirica* при заражении их *Bursaphelenchus xylophilus* (1000 особей/растение)

Анализ плотности популяции нематод *B. xylophilus* в конце наблюдений выявил значительное увеличение численности нематод в 5 растениях по сравнению с исходным инокулюмом. Общая численность *B. xylophilus* в этих растениях варьировала от 1792 до 31734 особей/растение. Численность нематод в других двух саженцах лиственницы составляла 347 и 572 нематод /растение, что было ниже исходного объема инокулюма (рисунок 41).

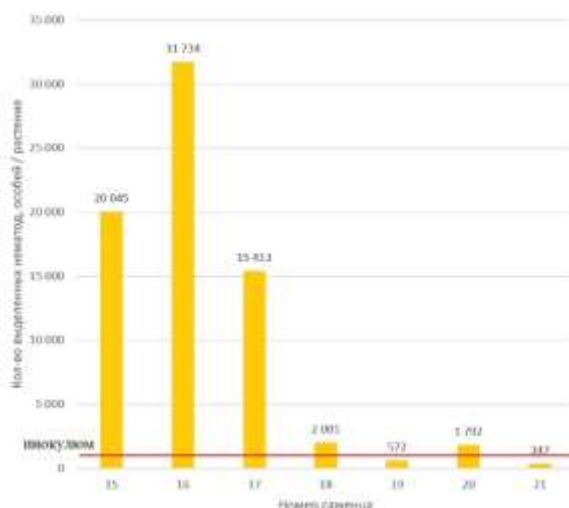


Рисунок 41 — Численность нематод в наземной части саженцев *Larix sibirica*, зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* (1000 нематод/растение)

Другие виды нематод, кроме *B. xylophilus*, в исследуемых растениях не зарегистрированы. Значимые различия в численности нематод между вариантами с инокулятом 300 и 1000 нематод/растение отсутствовали (7835 и 9190 особей на 100 г древесины соответственно) (рисунок 42). Также не отмечено четкой корреляции между конечной численностью нематод в растениях в конце опыта от степени их увядания.

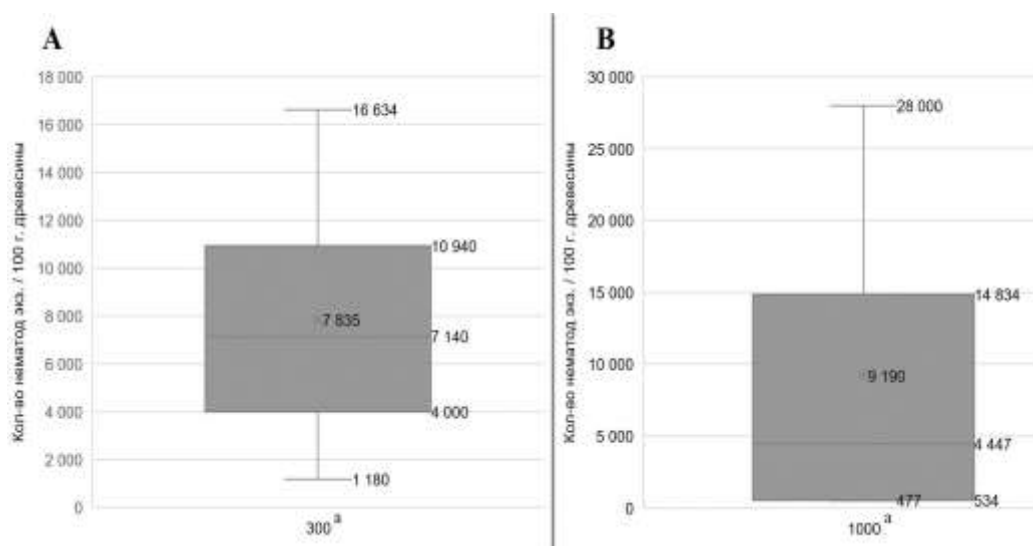


Рисунок 42 — Плотность популяции нематод *Bursaphelenchus xylophilus* в саженцах *Larix sibirica* в вариантах с различным инокулятом: А – 300 нематод/растение; В – 1000 нематод/растение

Во всех трех опытах с лиственницей развитие заболевания саженцев, вызванного *B. xylophilus*, происходило по схеме, отличной от проявления вилта на соснах (Kuroda, 2008; Fonseca et. al., 2015; Hopf-Biziks et. al., 2017).

Ниже приведены фотографии (рисунок 43) и описание динамики развития вилта у лиственницы сибирской *L. sibirica* согласно нашим наблюдениям:

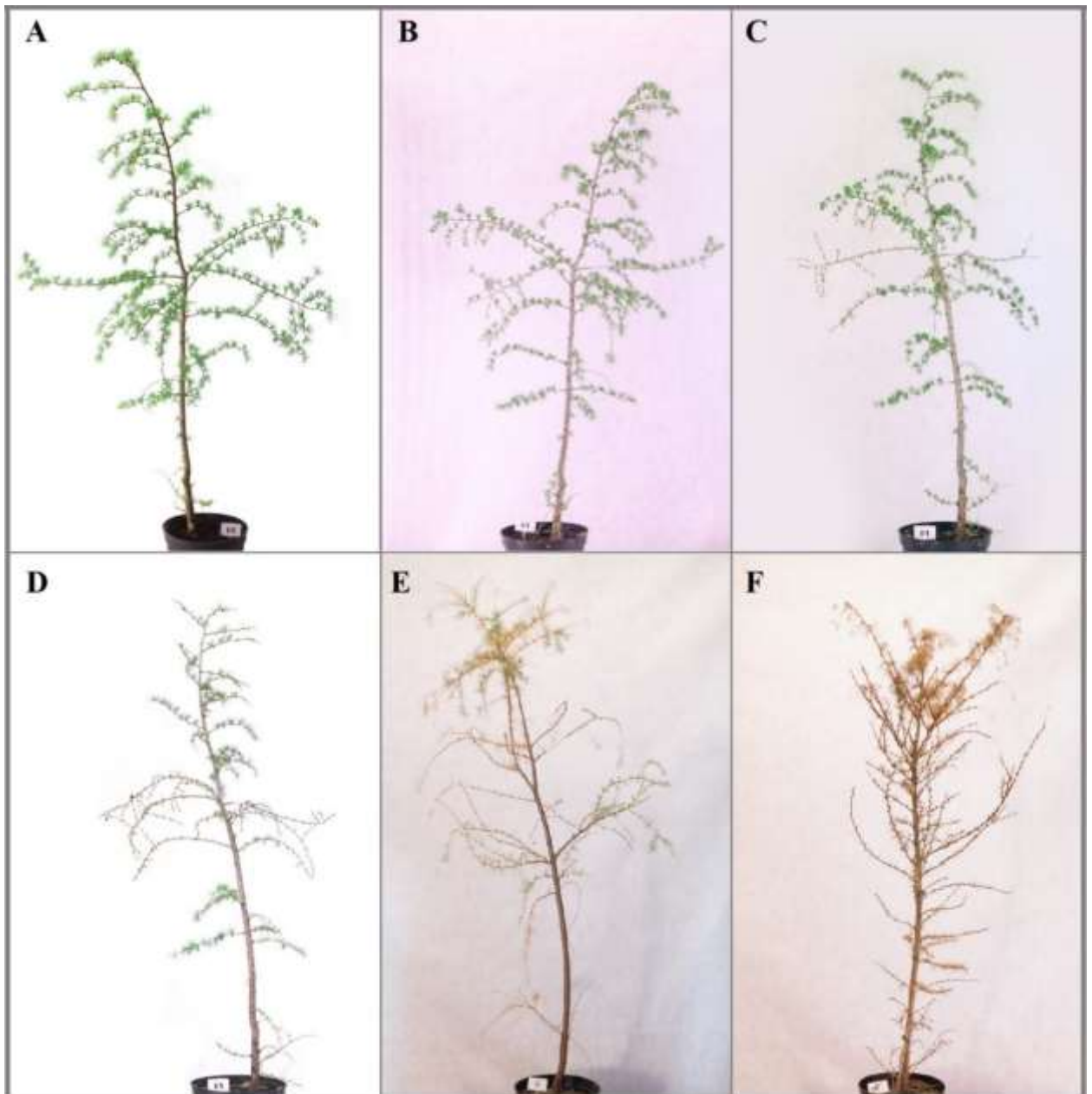


Рисунок 43 — Динамика развития вилта при заражении нематодами *Bursaphelenchus xylophilus* саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* (указаны различные степени увядания (СУ) растений: А – 0 СУ, В – 1 СУ, С – 2 СУ, D – 3 СУ, Е – 4 СУ, F – 5 СУ) (ориг.)

Динамика развития вилта у лиственницы сибирской *L. sibirica*

- 0 – здоровое растение с зеленой хвоей;
- 1 – изменение окраски отдельных хвоинок до бледно-зеленой (до 20% хвои саженца), усыхание и опадение изменивших окраску хвоинок;
- 2 – изменение окраски хвои на отдельных ветках до бледно-зеленой или желтоватой (до 50% хвои саженца), усыхание и опадение изменивших окраску хвоинок, у некоторых растений продолжается развитие побегов;
- 3 – изменение окраски хвои на отдельных ветках до бледно-зеленой или желтоватой (до 80% хвои саженца), усыхание и опадение изменивших окраску хвоинок, у некоторых растений продолжается развитие побегов;
- 4 – на всем саженце усыхание хвои до 95% и частичное ее осыпание; у некоторых растений продолжается развитие побегов;
- 5 – усохшее растение с обильно осыпающейся желтой хвоей или без хвои.

Обсуждение к разделу 3.5

Анализ отечественных и зарубежных данных выявил отсутствие унифицированного подхода к определению степени устойчивости у сосен, зараженных *B. xylophilus*. Исследователи проводили эксперименты в различных условиях, используя такие параметры, как температура, влажность, тип грунта (открытый или закрытый), объем инокулюма и возраст растений. Несмотря на разнообразие методик, ключевыми критериями оценки устойчивости во всех работах выступали два показателя: степень поражения растений вилтом хвойных растений и численность нематод в тканях растений к концу опыта (в сравнении с исходным инокулюмом). Однако, по нашему мнению, последний показатель часто бывает субъективным.

Проведенные нами исследования в (Кулинич и др., 2024, Кулинич и др., 2025) показали, что североамериканский изолят *B. xylophilus*, используемый нами в опыте, оказался патогенным для всех испытанных видов сосен: сосны крымской, сосны обыкновенной и кедра сибирского. Сосна обыкновенная использовалась в опытах по устойчивости многими зарубежными исследователями и считается

хорошо восприимчивым растением-хозяином *B. xylophilus*. В наших исследованиях эта порода была выбрана в качестве породы, у которой проявляются классические признаки вилта.

Сосна крымская относится к числу наиболее устойчивых пород деревьев среди сосен рода *Pinus*. Растения устойчивы как к абиотическим факторам, так и к патогенам. Однако, в наших исследованиях данный вид сосны оказался хорошим растением-хозяином *B. xylophilus*. Нематоды размножались в саженцах быстро и в большом количестве, растения фактически погибли в течение одного месяца (таблица 7). При этом наблюдались симптомы увядания (3-4 СУ), присущие вилту хвойных пород. Сосну крымскую, как и сосну кедровую сибирскую, можно отнести к числу пород, наиболее восприимчивых к *B. xylophilus*. При этом степень увядания кедра к концу опыта была менее выражена, чем у сосны.

Пихта сибирская в наших исследованиях в целом была породой слабо восприимчивой к *B. xylophilus*, так как гибель растений не наблюдалось. Наличие даже высокой численности нематод в одном саженце до 70-го дня наблюдения не вызывало классических симптомов вилта хвойных пород. В одном саженце нематод вообще не обнаружено.

Ель обыкновенную можно отнести к числу пород, устойчивых к нематодам *B. xylophilus*. При заражении саженцев 5000 нематод/растение поражения их не происходило. Нематоды полностью отсутствовали в растениях в конце опыта, и симптомы вилта хвойных пород не проявились ни у одного из них.

Наибольшую восприимчивость к *B. xylophilus* продемонстрировала лиственница сибирская: большинство ее саженцев погибло уже к 18-му дню наблюдений, однако конечная численность нематод в них была значительно ниже исходного инокулюма.

Несмотря на то, что в естественном ареале *B. xylophilus* гибель деревьев от вилта хвойных пород отмечена только для сосен (*Pinus* spp.), этот вид нематоды также выявлен в других породах хвойных, в частности, в лиственнице. Разные виды лиственницы *Larix decidua*, *Larix gmelinii* var. *principis-ruprechtii*, *Larix kaempferi*, *Larix laricina* отмечались при обследовании лесонасаждений как растения-

хозяева, восприимчивые к *B. xylophilus* (Takeuchi, 2008). Исследования по установлению устойчивости/восприимчивости лиственницы сибирской к нематодам *B. xylophilus* проведены впервые.

Симптомы проявления вилта у сосен в естественных условиях в результате поражения их *B. xylophilus* описаны многими исследователями (Sato et al., 1987; Schroeder, Magnusson, 1992; Sousa et al., 2001) и приведены по пятибалльной шкале. Один из выводов, который мы сделали при проведении тестов, состоит в том, что симптомы развития вилта хвойных пород на сосне и на лиственнице отличаются. Это связано, по-видимому, с физиологическими особенностями лиственницы. В предыдущем разделе приведена динамика проявления симптомов у *L. sibirica* при поражении ее нематодами *B. xylophilus*. На основе этой динамики выделили пять стадий развития заболевания. Особенностью, отличающей проявление вилта у лиственницы *L. sibirica*, является то, что хвоя на первичной стадии увядания (2-4 СУ) не желтеет, а остается бледно-зеленой (хлоротичной) или частично желтой и в таком состоянии опадает.

Другой особенностью также стало продолжение роста побегов у части зараженных растений, несмотря на высокую степень увядания (3–4 СУ). Это может свидетельствовать об определенной степени устойчивости. Примечательно, что численность нематод в таких растениях не отличалась от таковой в остальных инокулированных саженцах, а в одном растении (в опытах 2024 г.) нематоды вообще отсутствовали.

Наблюдалось увеличение численности *B. xylophilus* в зараженных нематодами растениях к концу опыта. Общая численность нематод в каждом саженце была выше, чем исходный инокулюм. Исключение составили два растения, где численность была ниже инокулюма, но мы полагаем, что здесь, как и в опыте, проведенном нами ранее (Кулинич и др., 2025), выделение нематод из тканей растений происходило уже тогда, когда растение погибло и популяция нематод резко снизилась ввиду отсутствия субстрата для питания.

При сравнении степеней увядания саженцев лиственницы сибирской, инъецированных различными объемами нематодного инокулюма в 300, 1000 и

5000 особей/растение, четко прослеживалась закономерность – чем больше нематод попадало в растение, тем быстрее происходило его увядание (рисунки 37, 39). Особенно это четко проявилось при сравнении заражения 5000 особями нематод/растение (Кулинич и др., 2025) и 300/1000 нематод/растение (рисунок 44).

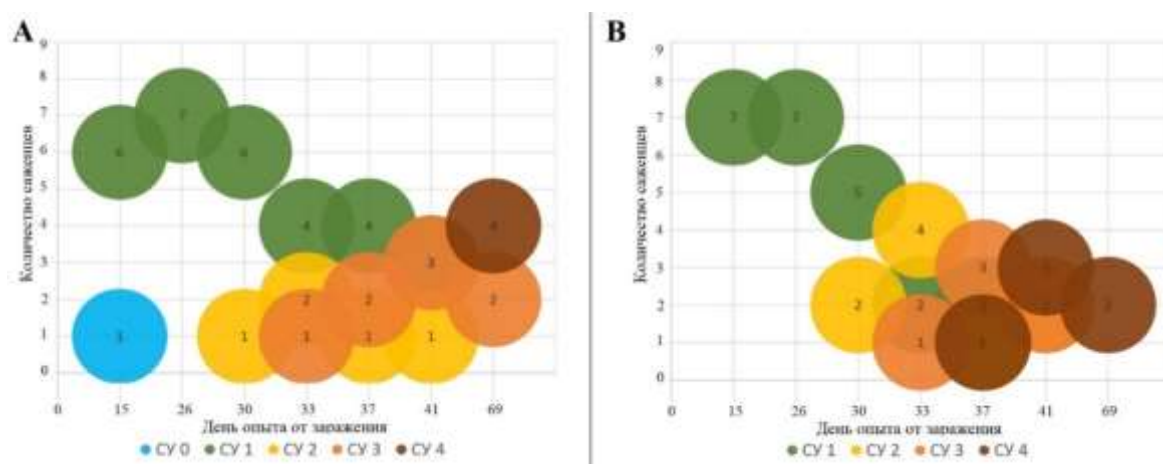


Рисунок 44 — Сравнение динамики проявления увядания саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* при заражении их *Bursaphelenchus xylophilus*: А – 300 нематод/растение; В – 1000 нематод/растение (в кругах указано число растений с данной степенью увядания)

При сравнении степени проявления вилта у растений, зараженных 300 и 1000 нематод/растение, также интенсивнее массовое увядание проявлялось во втором варианте.

Это связано с тем, что при цикле развития нематод в 3-6 дней и их высокой плодовитости гельминты быстро накапливаются в тканях растений, что вызывает в итоге гибель дерева. Полагаем, что наличие даже нескольких особей нематод в дереве при благоприятных условиях для их размножения в итоге будет способствовать резкому увеличению численности последних. Эти выводы совпадают с данными зарубежных исследователей (Linit, Tamura, 1987, Myers, 1988, Akiba et. al., 2012, Xu et. al., 2023), где показано, что на скорость проявления симптомов вилта хвойных пород влияет объем исходного инокулюма.

Таблица 18 — Динамика проявления вилта хвойных пород на саженцах лиственницы при заражении ее разным нематодным инокулюмом *Bursaphelenchus xylophilus*

Количество нематод в инокулюме, нематод/растение	Сроки начала проявления увядания (в днях) от даты заражения растений нематодами				
	1 СУ ³	2 СУ	3 СУ	4 СУ	5 СУ
300 ¹	15	30	33	69	-
1000 ¹	15	30	30	41	-
5000 ²	7	10	12	15	18

¹ – численность нематод в вариантах определяли при 4 СУ; ² – данные опыта 2024 г. (Кулинич и др. 2025); ³ – степень увядания (СУ) растений.

Текущий и предыдущий опыты (Кулинич и др., 2025) по заражению лиственницы сибирской нематодами *B. xylophilus* дают нам основание предположить, что среди этой породы растений могут встречаться деревья с определенной степенью устойчивости к данному патогену, однако окончательное заключение об устойчивости или толерантности в целом лиственницы сибирской как породы можно сделать только при проведении аналогичных исследований в естественной среде.

Скорость развития вилта, по литературным данным, зависит от объема исходного инокулюма. В наших экспериментах использовали 5000 нематод на растение, что существенно меньше средней (25000) и максимальной (до 315000) численности нематод, регистрируемых в жуках-переносчиках *Monochamus alternatus* в Японии. Учитывая короткий цикл размножения нематод (3–6 дней), даже заражение несколькими десятками особей способно привести к их массовому размножению и гибели дерева, хотя и за более длительный срок.

На основании полученных данных составлена таблица об устойчивости/восприимчивости основных лесобразующих пород Российской Федерации к *B. xylophilus* (таблица 17).

Таблица 17 — Классификация хвойных пород по степени восприимчивости их к нематодам *Bursaphelenchus xylophilus*

Порода хвойного растения	Классификация (по степени восприимчивости к нематодам <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>)		
	Устойчивые	Умеренно восприимчивые	Восприимчивые
<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe (1914)			X
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour, 1803			X
<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753			X
<i>Larix sibirica</i> Ledeb., 1833			X
<i>Abies sibirica</i> Ledeb., 1833		X	
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	X		

Исследования зарубежных ученых (Mamiya, 1983; Myers, 1988; Sutherland et al., 1991) показывают, что отдельные деревья в пределах одного вида не все одинаково восприимчивы к патогену *B. xylophilus*, что используется при поиске резистентных растений и создании устойчивых культур сосен в практике специалистов из Японии, Китая, Португалии. Создание лесонасаждений с устойчивыми к *B. xylophilus* деревьями – это наиболее эффективный и перспективный метод в борьбе с вилтом хвойных пород в районах, где сосновая стволовая нематода широко распространена и наносит большой ущерб лесному хозяйству.

Большое значение в проявлении вилта хвойных пород имеет температура окружающей среды. Принято считать, что быстрое развитие болезни с гибелью дерева в течение одного вегетационного сезона происходит при среднемесячной температуре самого теплого месяца года 25 °C и выше. В высокогорных районах Китая, Японии и Республики Корея, где температура существенно ниже (около

20 °C) по сравнению с долинными территориями, гибель деревьев, зараженных *B. xylophilus*, растягивается на два года (Myers, 1988; Sutherland et. al., 1991; Evans et. al., 1996, Kuroda, 2008, Zhao, 2008, Futai, et. al., 2023). В нашем опыте температура составила $22,6 \pm 0,9$ °C. Мы экстраполировали эти данные на территорию России, где произрастает лиственница сибирская (территории, включающие города Архангельск, Ярославль, Екатеринбург, Иркутск, Читу). При этом за основу взяли температуру самого жаркого года, наблюдаемую в регионах расположения этих городов в течение последних 10 лет (рисунок 45).

Согласно предварительному анализу можно предположить, что при инвазии сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* в вышеуказанные регионы в некоторые теплые годы может наблюдаться гибель древостоев. При этом сама нематода способна выживать в деревьях (древесине) при крайне низких температурах.



Рисунок 45 — Средняя температура воздуха самого теплого месяца года (июль) за последние 10 лет наблюдений в городах: Архангельск, Иркутск, Ярославль, Владивосток, Чита, Екатеринбург, °C (по данным <https://rp5.ru>)

Выводы к разделу 3.5

1. Проведенные исследования по изучению устойчивости/восприимчивости сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, кедра сибирского *P. sibirica* и сосны крымской *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* показали восприимчивость всех пород к сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*. Вилт хвойных пород проявился на всех

саженцах через 1-2 недели после заражения и вызвал гибель деревьев в течение 32-50 дней при средней температуре воздуха 22 °С (рисунок 46). Нематоды интенсивно размножались в данных видах сосен, которые можно отнести к восприимчивым для *B. xylophilus* породам хвойных.

2. Пихта сибирская *Abies sibirica* оказалась умеренно восприимчивой к нематодам *B. xylophilus*, однако может рассматриваться как растение-хозяин, т.к. в исследуемых саженцах нематоды сохранялись, но симптомы вилта проявились слабо (рисунок 46).

3. Ель обыкновенную *Picea abies* можно отнести к числу пород, устойчивых к патогену *B. xylophilus*. Нематоды в саженцах не размножались и симптомы вилта хвойных пород отсутствовали (рисунок 46).

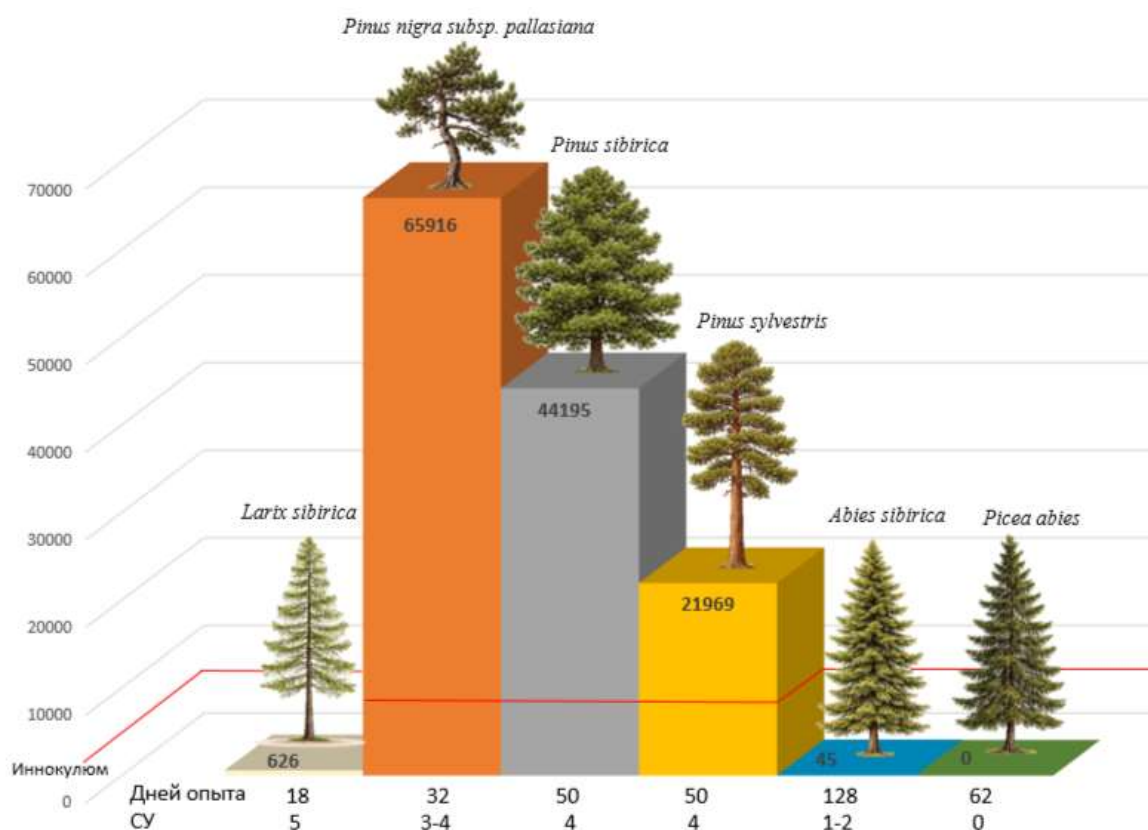


Рисунок 46 — Средняя численность нематод в наземной части саженцев различных хвойных растений, зараженных *Bursaphelenchus xylophilus* (5000 нематод / растение). СУ- степень увядания в конце опыта (ориг.)

4. В результате опытов с шестилетними саженцами лиственницы сибирской

Larix sibirica установлено, что данная порода хвойных восприимчива к нематодам *B. xylophilus*. Вилт хвойных пород развивался у лиственницы сибирской в течение двух месяцев при средней температуре воздуха 22 °С. Отмечено, что у некоторых саженцев лиственницы при 3-4 степени увядания наблюдалось развитие побегов. Описанные симптомы проявления вилта хвойных пород у лиственницы отличаются от классических симптомов увядания, наблюдаемых у сосен.

5. Скорость проявления вилта хвойных пород у саженцев лиственницы сибирской, зараженных *B. xylophilus*, зависела от объема нематодного инокулюма. Чем больше нематод было в первичном инокулюме, тем быстрее проявлялись симптомы вилта (через 1 – 2 недели после заражения).

6. Данные по изучению устойчивости/восприимчивости основных лесообразующих хвойных пород в РФ: кедра сибирского *P. sibirica*, сосны крымской *P. nigra* subsp. *pallasiana*, лиственницы сибирской, ели обыкновенной *P. abies* и пихты сибирской *A. sibirica* являются оригинальными и вошли в международную базу данных (<https://gd.eppo.int/taxon/BURSXY>).

7. Предварительный анализ показал, что теоретически возможна гибель древостоев сосны обыкновенной, кедра сибирского и лиственницы сибирской от вилта хвойных пород на территориях центральной части Российской Федерации и Дальнего Востока в случае интродукции патогенного вида нематоды *B. xylophilus*.

3.6 Определение оптимальных параметров для выделения нематод – ксилобионтов из древесного субстрата методом Бермана

Экстракция нематод из зараженного субстрата является важным этапом в процессе исследования нематод. Наиболее распространенным методом выделения нематод из почвы и различных растительных субстратов является вороночный метод Бермана (Baermann, 1917). Этот метод подходит для большинства различных таксономических групп нематод, имеющих червеобразную стадию в своем жизненном цикле, и обитающих в почве и растениях (стеблях, корнях, листьях и семенах) (Кириянов, Кралль, 1969; Шестеперов, Савотиков, 1995; Hallman, Viaene

2013; Таболин и др., 2017). Начиная с первой публикации этого метода в 1917 г., появилось множество его модификаций, направленных на получение большего видового разнообразия и большей численности нематод при его применении (Robinson, Heald, 1989; Cesarz, 2019; Кудрин, Сущук, 2022). При исследовании нематод, связанных с древесными породами, для выделения их из древесины также применяется метод Бермана в различных модификациях (Кулинич, 1990).

При этом для выделения нематод рекомендуется экспозиция при 24 или 48 ч (Schröder et al., 2009; EPPO, 2013). Целью наших исследований стало определение оптимальных временных и температурных параметров при экстракции нематод *B. xylophilus* вороночным методом Бермана из древесины *Pinus sylvestris*.

Выделение нематод при 6-часовой экспозиции. По окончании 6-часового этапа выделения нематод средняя численность экстрагированных нематод составила при 18°C и 25°C соответственно, 16±2 и 14±4 особей/образец, однако из некоторых образцов выделились лишь единичные особи (табл. 19). Отличия в численности между температурными режимами были незначительны.

Таблица 19 — Численность нематод *Bursaphelenchus xylophilus*, выделенных из древесных образцов *Pinus sylvestris* (особей/образец) при различных параметрах

Время, (сутки)	Время, (часы)	$t^{\circ}\text{C}$	Кол-во выделенных нематод (min-max)	p
(1-е)	6	18	16±2 (1–29)	0.758
		25	14±4 (3–63)	
	18	18	23±3 (13–70)	0.037
		25	44±6 (14–130)	
(2-е)	24	18	10±1 (23–85)	0.041
		25	13±2 (18–143)	

Примечание. p -значимость отличий

Выделение нематод при 24-часовой экспозиции. Нематоды продолжали выделяться в последующие 18 часов. Средняя численность их в целом за 24 ч

составила 23 ± 3 и 44 ± 6 особей/образец при 18°C и 25°C , соответственно. Однако здесь также наблюдался большой разброс в числе выделенных нематод из разных проб, от 13 до 130 особей/образец. При 25°C численность нематод была почти в два раза выше, чем при 18°C ($p < 0,05$). Таким образом, относительная численность нематод при экспозиции 6 ч составила 41% и 35%, при 18°C и 25°C , соответственно, по отношению к общему количеству выделенных нематод за 24 ч (полные сутки). Увеличение числа нематод к концу первых суток указывает уровень значимости отличий p , близкий к критическому значению $\alpha = 0.05$. Графическое изображение экстрагированных за определенное время нематод при разных температурных режимах приведены на рисунке 47.

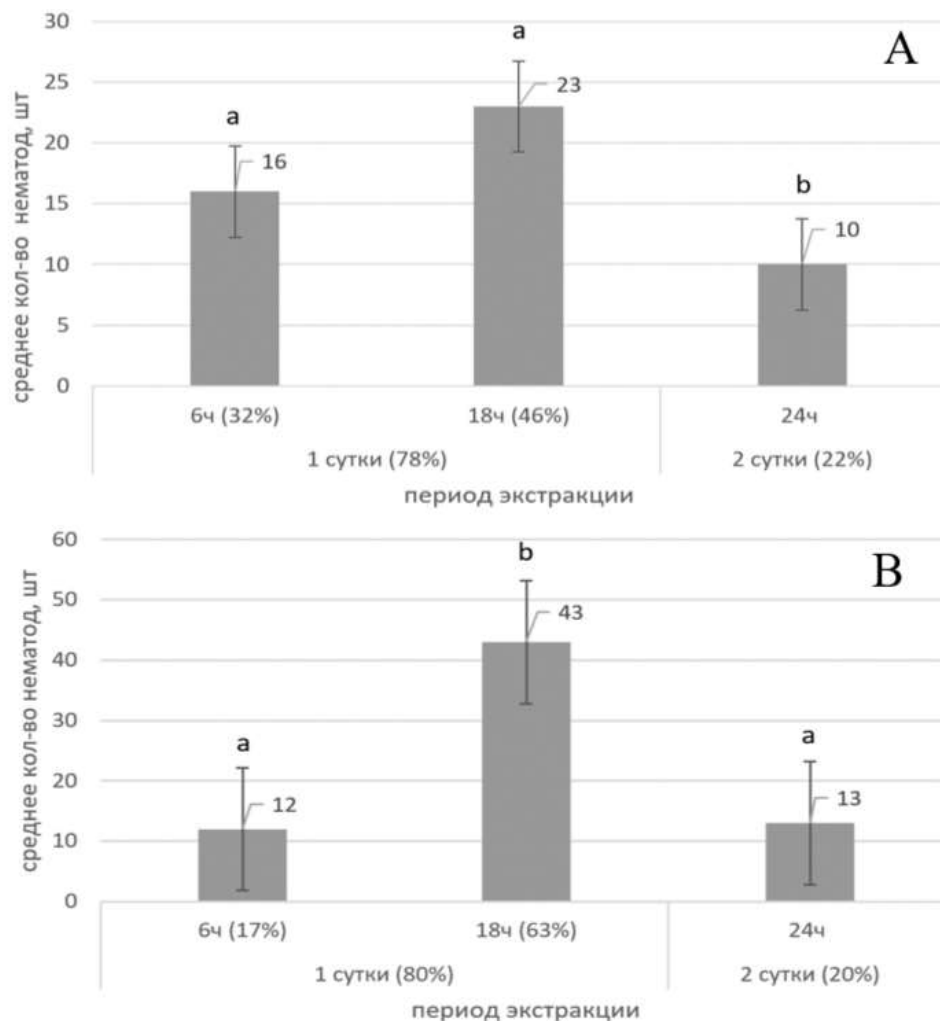


Рисунок 47 — Среднее значение выделенных нематод *Bursaphelenchus xylophilus* из образцов *Pinus sylvestris* за 6 ч, 18 ч и 24 ч экстракции при различных температурах: А- 18°C ; В- 25°C

Выделение нематод при 48-часовой экспозиции. Различия в средней численности нематод за последующие 24 ч (вторые сутки) были незначительны при двух температурных режимах и составили 10 ± 1 и 13 ± 2 особей/образец при 18°C и 25°C , соответственно (рисунок 48).

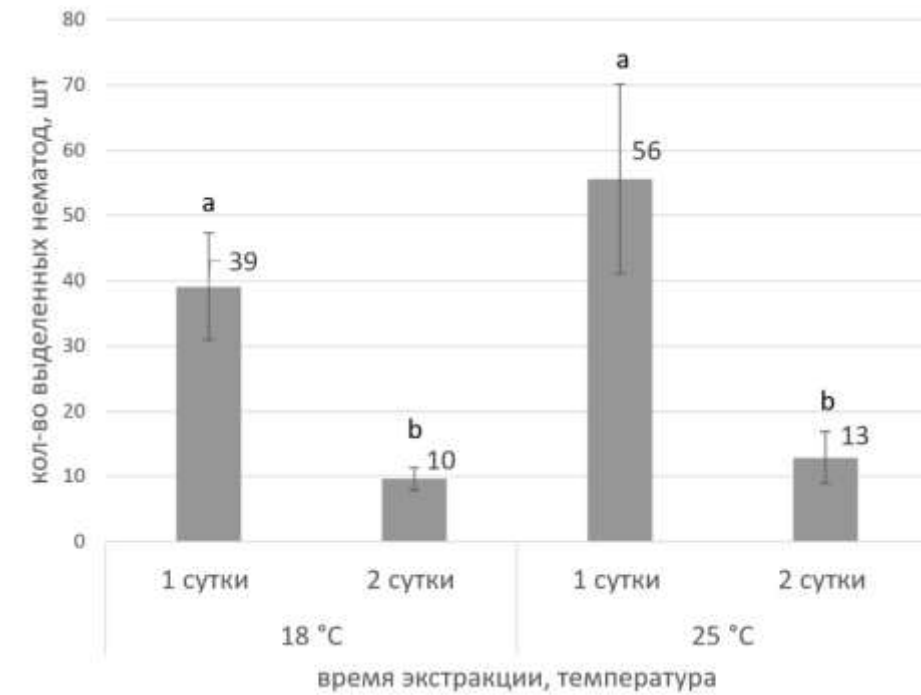


Рисунок 48 — Среднее значение выделенных нематод *Bursaphelenchus xylophilus* из образцов *Pinus sylvestris* за 1-е и 2-е сутки при 18 и 25 °C

Отличие по средней численности нематод, экстрагированных за всё время эксперимента (48 часов), при разных температурах было неравномерно, но также, как и для 24-часового интервала, при 25°C наблюдали более высокую изменчивость в количестве выделенных нематод из разных образцов.

В целом, за вторые сутки выделения относительная численность экстрагированных нематод составила около 20 % от общего числа всех выделенных нематод за двое суток при двух температурных режимах (рисунок 49).

Таким образом, по результатам проведённых исследований установлено, что при использовании вороночного метода Бермана из древесного субстрата выделяются около 80% нематод в течение первых 24 часов и 20% в течение следующих суток. Температура влияла на степень выделения нематод из

древесного субстрата, но не во всех вариантах это различие было значимо, только при экспозиции в 24 ч. Здесь мы только можем сделать вывод о тенденции к увеличению степени выделения нематод из субстрата при повышении температуры.

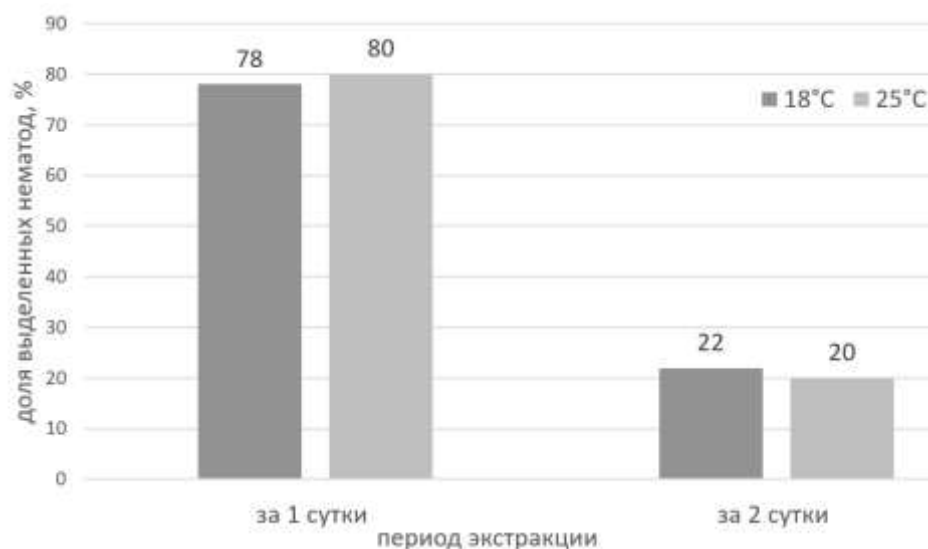


Рисунок 49 — Доля выделенных нематод *Bursaphelenchus xylophilus* из образцов *Pinus sylvestris* за 1-е и 2-е сутки при 18 и 25 °C

По результатам наших исследований показано, что нематоды в растительном субстрате имели агрегированное распределение. На это показывают результаты наших исследований. Например, при 6-часовой экспозиции численность нематод в некоторых образцах составила лишь 1-3 особи, в то время как в других пробах она составляла более 60 особей. При этом надо отметить, что пробы формировались из единого перемешанного образца древесных опилок. Аналогичное агрегированное распределение также проявилось в вариантах с другими временными экспозициями.

Средняя численность нематод, выделенных в течение первых 6 часов при двух температурных режимах, составила около 37% от общей численности нематод, выделившихся за первые сутки (24 ч). Однако, данную экспозицию можно с осторожностью рекомендовать для применения, т.к. это может дать ложноотрицательный результат в виду того, что из образцов могут выделиться

лишь единичные нематоды. Наличие малого числа особей затруднит дальнейшую идентификацию нематод при использовании морфологических критериев. Для диагностики нематод многих таксонов, и в частности видов, рода *Buraphelenchus*, необходимо наличие достаточного числа и самцов, и самок.

В методических рекомендациях и стандартах по выделению нематод (Schröder et al., 2009; EPPO, 2017), как правило, указывается временной период для выделения: 24 или 48 часов. Это связано прежде всего с технологическим процессом и удобством в проведении анализа специалистом. Закладка растительных проб для выделения нематод по Берману в начале рабочего дня и проведения анализа в это же время на следующий день делает рабочий процесс диагностики выделенных нематод оптимальным.

Наши исследования показали, что при использовании вороночного метода Бермана при 25° С, по сравнению с 18° С, количество выделенных нематод из древесного субстрата увеличивается, но не всегда существенно. Однако при этом следует учитывать то, что при длительном нахождении нематод в пробирке, наблюдается их гибель ввиду дефицита воздуха.

Считаем, что полученные нами выводы по температуре и времени экспозиции при применении вороночного метода Бермана можно рекомендовать для выделения нематод различных таксонов (напр. *Ditylenchus*, *Aphelenchoides*, *Laimaphelenchus*, *Pratylenchus* и др.), имеющих червеобразную стадию в своем жизненном цикле, из других растительных субстратов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При обследовании хвойных насаждений на территории Российской Федерации фауна выявленных нематод, ассоциированных с хвойными породами и короедами, включала 20 видов, относящихся к 16 родам, 7 семействам отряда Rhabditida. Фауна нематод рода *Bursaphelenchus* включала три вида: *B. mucronatus* (PZ014457.1), *B. sexdentati* (PX980793.1), *B. leoni* (PZ019405.1). Следует отметить регистрацию личинок *B. mucronatus*, обнаруженных в короедах *Ips typographus* и *Tomicus pilifer*. В результате обследования хвойных древостоев и лесоматериалов на территории РФ описан новый для науки вид *Sychnotylenchus kulinichi* (Ryss, Chalkin, Subbotin, 2024) (Nematoda: Anguinoidea), обнаруженный в увядающей сосне корейской *P. koraiensis* в Приморском крае.

В результате лабораторных исследований определен новый вектор возможного распространения высокопатогенного вида нематоды *B. xylophilus*. Установлено, что нематоды *B. xylophilus*, находящиеся в древесине сосны обыкновенной *P. sylvestris*, способны заселять имаго вершинного короеда *Ips acuminatus*. Нематоды в личиночной стадии концентрируются под элитрами жуков. Полученные данные являются основанием для пересмотра анализа фитосанитарного риска в отношении путей инвазии карантинного вида – сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* для территории России.

Для прогнозирования расселения вредителей и переносимых ими возбудителей болезней из очагов проведены оригинальные исследования по изучению разлёта короедов рода *Ips* (на примере *I. typographus*). Установлено, что самостоятельное движение жуков было направлено преимущественно против преобладающего потока воздуха по направлению к аттрактанту (=растению-хозяину) на расстояние до 6 км.

Исследования показали возможность применения порошка люминофора в качестве красящего пигмента для маркировки имаго короедов. Порошок люминофор не влиял на жизнедеятельность короедов, которые продолжали привлекаться видоспецифичным аттрактантом в феромонные ловушки.

Остаточное количество порошка присутствовало на поверхности жуков (в складках и сочленениях тела) в период наблюдения (до 14 дней) в естественных условиях.

Ввиду неоднозначности рекомендаций по выделению нематод-ксилобионтов методом Бермана при фитогельминтологических исследованиях проведена оценка влияния температуры и времени экспозиции (6, 24 и 48 ч) на степень экстракции нематод (на примере нематод *B. xylophilus*) из древесного субстрата (*Pinus sylvestris*). Оптимальными параметрами для проведения фитогельминтологического исследования являются: 24 часа и температура 18-25 °С, при которых экстрагируется 80% всех нематод.

Проведенные исследования по изучению устойчивости/восприимчивости основных лесообразующих хвойных пород Российской Федерации показали, что ель обыкновенная *Picea abies* является устойчивой, а пихта сибирская *Abies sibirica* умеренно восприимчивой к *B. xylophilus* породами. Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, кедр сибирский *Pinus sibirica* и сосна крымская *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* показали восприимчивость к сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*. Вилт хвойных пород проявился на всех саженцах сосен (*Pinus* spp.) через 1-2 недели после заражения нематодами *B. xylophilus* и вызвал гибель деревьев в течение 32-50 дней при средней температуре воздуха 22 °С. Экспериментально выявлена восприимчивость саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* к сосновой стволовой нематоды. Инкубационный период развития вилта при 22 °С составил от двух недель до двух месяцев в зависимости от объема введенного нематодного инокулюма. Симптоматика заболевания у лиственницы имеет отличительную черту у отдельных растений лиственницы при сильном увядании (3-4 степень) продолжалось развитие побегов, что не характерно для течения болезни у наблюдаемых в опыте сосен (*Pinus* spp.).

Установлены нормы применения фумиганта динитрила щавелевой кислоты для обеззараживания лесоматериалов хвойных пород от нематод *B. xylophilus*. Динитрил щавелевой кислоты в дозе 50 г/м³ при экспозиции 12 ч и 25 г/м³ при 24 ч вызвала 100%-ю гибель нематод в древесине. Данный озонобезопасный фумигант рекомендуется применять в качестве альтернативы бромистому метилу.

ВЫВОДЫ

1. В результате изучения фауны нематод, ассоциированных с хвойными породами и короедами на территории Российской Федерации, было выявлено 20 видов, относящихся к 7 семействам отряда Rhabditida. Нематоды –ксилобионты рода *Bursaphelenchus* представлены тремя видами: *B. mucronatus*, *B. sexdentati* и *B. leoni*. Описан новый вид нематоды – *Sychnotylenchus kulinichi* Ryss, Chalkin, Subbotin, 2024.

2. Карантинный организм – сосновая стволовая нематода *B. xylophilus* при обследовании территории Российской Федерации не выявлена, однако заслуживает внимания обнаружение близкородственного вида *B. mucronatus* в короедах *Ips typographus* и *Tomicus pilifer*.

3. По результатам опыта показана возможность заселения вершинного короеда *I. acuminatus* сосновой стволовой нематодой *B. xylophilus*, что предполагает возможность переноса этого патогена данным видом короеда.

4. Установлено, что потенциальное распространение патогенных нематод при разлёте *I. typographus* возможно на расстояние до 6 км. Исследования показали возможность применения порошка люминофора для маркировки короедов, как наиболее эффективного метода, при изучении расселения жуков.

5. При обработке древесины (*Pinus sylvestris* L.) против нематод-ксилобионтов *B. xylophilus* установлены эффективные дозировки динитрила щавелевой кислоты при которых отмечена полная гибель нематод в древесине: 25 г / м³ при 24 ч фумигации и 50 г / м³ при 12 ч.

6. Проведенные исследования по изучению устойчивости/восприимчивости сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, кедра сибирского *P. sibirica* и сосны крымской *P. nigra* subsp. *pallasiana* показали восприимчивость всех этих пород к сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*. Экспериментально подтверждена восприимчивость саженцев лиственницы сибирской к сосновой стволовой нематоды. Симптоматика заболевания у лиственницы сибирской *Larix sibirica* имеет отличительную черту: в отличие от наблюдаемых в опыте сосен, у отдельных растений лиственницы при сильном увядании продолжается развитие

побегов. Пихта сибирская *Abies sibirica* оказалась слабо восприимчивой к *B. xylophilus*, однако может рассматриваться как растение-хозяин, т.к. в исследуемых саженцах популяция нематод сохранялась, но симптомы вилта не проявлялись. Ель обыкновенную *Picea abies* можно отнести к числу пород, устойчивых к патогену *B. xylophilus*.

7. Проведённые опыты по использованию вороночного метода Бермана при фитогельминтологических исследованиях показали, что около 80% нематод рода *Bursaphelenchus* выделяются из древесного субстрата *Pinus sylvestris* в течение первых 24 часов при температуре 18 – 25 °С.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. При анализе фитосанитарного риска высокопатогенного организма - сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus*, НОКЗР (NPPO), следует учесть результаты исследований по возможной трансмиссии этого карантинного вида нематоды короедами рода *Ips*.

2. Организациям, работающих в сфере защиты леса, при разработке мероприятий по ликвидации очагов короеда рода *Ips* и оценки потенциального распространения ассоциированных с этими вредителями патогенов необходимо учитывать способность короедов к полёту на расстояние до 6 км от очага.

3. При изучении миграционной активности стволовых вредителей в естественных условиях рекомендуется в качестве эффективного способа учета насекомых проводить окрашивание имаго порошком люминофором.

4. При проведении фитосанитарных мероприятий по обеззараживанию древесины хвойных пород от сосновой стволовой нематоды *B. xylophilus* рекомендуется вместо бромистого метила применять озонобезопасный фумигант динитрил щавелевой кислоты с дозировками 25 г м^{-3} при 24 ч экспозиции или 50 г м^{-3} при 12 ч, вызывающими 100%-ю гибель фитогельминтов.

5. При лесовосстановительных работах в зонах возможной инвазии сосновой стволовой нематоды не рекомендуется производить высадку растений: *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* и *Larix sibirica*.

6. При проведении гельминтологических исследований на зараженность фитопаразитическими нематодами следует учесть, что при выделении нематод-ксилобионтов методом Бермана из древесного субстрата целесообразно применять 24-часовую экспозицию при температуре 18-25°C.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ДЩК, EDN – динитрил щавелевой кислоты (ethanedinitrile)

ЕОКЗР (EPPO) – Европейская и Средиземноморская организация по карантину и защите растений (European and Mediterranean plant protection organization)

НОКЗР – Национальная организация по карантину и защите растений

РОКЗР – Региональная организация по карантину и защите растений

РФ – Российская Федерация

ARPPC – Азиатско-Тихоокеанская комиссия по защите растений

COSAVE – Comité de Sanidad Vegetal (Региональный фитосанитарный комитет (для Южной Америки))

СУ – степень увядания растений в результате поражения вредными организмами

ЕПКО – единый перечень карантинных организмов

A1 – перечень карантинных организмов, отсутствующих на территории страны

A2 – перечень карантинных организмов, ограниченно распространенных на территории страны

h – высота

ЕАЭС – Евразийский экономический союз

ПЦР – полимеразная цепная реакция

Россельхознадзор – Федеральная служба по ветеринарному и фитосанитарному надзору

РФ – Российская Федерация

ССН (PWN) – сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner, 1934) Nickle, 1970

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арбузова Е.Н. Нематоды рода *Bursaphelenchus* и их взаимосвязь с бактериями-симбионтами на хвойных породах / Е.Н. Арбузова // Диссертация. – Всероссийский научно-исследовательский институт гельминтологии им. К.И. Скрыбина. – 2014.
2. Ахматович Н.А. Лесоводственное значение стволовых древесных нематод и биологические особенности фитонематоды *Bursaphelenchus mucronatus* / Н.А. Ахматович // Диссертация. – Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М. Кирова. – 2007.
3. Ахматович, Н.А. Пути распространения стволовых нематод рода *Bursaphelenchus* группы видов *xylophilus* с пиломатериалами на территории Российской Федерации / Н.А. Ахматович, А.Ю. Рысс // Паразитология. – 2009. – Т. 43 (6). – С. 437–444.
4. Бюллетень ЕОКЗР. *Ips cembrae* и *Ips subelongatus*. – 2005. – Т. 35 (3).
5. Васильев, В.П. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: в 3-х т. – Т. 2. Вредные членистоногие, позвоночные / В.П. Васильев. – К.: Урожай. – 1988. – 576 с.
6. Гниненко, Ю.И. Динамика усыхания еловых лесов в Московском регионе / Ю.И. Гниненко, И.В. Хегай // Лесохозяйственная информация. – 2018. – № 2. – С. 65-74.
7. Гниненко, Ю.И. Короед-типограф – неосмотрительно забытая угроза / Ю.И. Гниненко, Н.И. Лямцев, В.Н. Колобов, Е.А. Чилахсаева // Защита и карантин растений. – 2021. – № 11. – С. 13-14.
8. Гниненко, Ю.И. Проблема усыхания сосняков и роль вершинного короеда в этом процессе / Ю.И. Гниненко, Н.И. Лямцев // Лесохозяйственная информация. – 2022. – № 3. – С. 84-94.
9. Ижевский С.С., Никитский Н.Б., Волков О.Г., Долгин М.М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации– Тула: Гриф и К. – 2005. – С. 117–125.

10. Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы / А.С. Исаев, Е.Н. Пальникова, В.Г. Суховольский, О.В. Тарасова. – М.: Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК. – 2015. – 262 с.
11. Карпун Н.Н. Особенности формирования фауны дендрофильных инвазионных вредителей во влажных субтропиках России в начале XXI века / Н.Н. Карпун // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – Т. 228. – С. 104-119.
12. Карпун, Н.Н. Формирование инвазионных ареалов чужеродными фитофагами, выявленными на юге России в 2020–2023 гг. / Н.Н. Карпун, Е.Н. Журавлева, Е.И. Шошина, Н.И. Кириченко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2025. – Т. 1. – № 254. – С. 159-184.
13. Керчев, И.А. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – новый чужеродный вид в Западной Сибири / И.А. Керчев, М.Ю. Мандельштам, С.А. Кривец, Ю.Ю. Илинский // Энтомологическое обозрение. – 2019. – Т. 98 (3). – С. 592-599.
14. Кирьянов Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними / Е.С. Кирьянов, Э.Л. Кралль. – Л.: Наука. – 1969. – Т. 1. – 447 с.
15. Комарова И.А. Феромоны – важный инструмент в системе защиты леса / И.А. Комарова // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. – М.: Изд-во ИЛ СО РАН. – 2019. – С. 95-96.
16. Круглик, И.А. Обнаружение стволовой нематоды *Bursaphelenchus mucronatus* на юге Дальнего Востока России / И.А. Круглик, А.С. Ерошенко // Вестник ДВО РАН. – 1994. – № 5-6. – С. 141-142.
17. Кудрин, А.А. Методы исследования сообществ почвенных нематод / А.А. Кудрин, А.А. Сущук // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2022. – Т. 7 (2). – С. 44-71. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-2-5>

18. Кулинич О.А. Методические указания по выявлению, определению паразитических нематод лесных древесных пород и методы защиты от них / О.А. Кулинич. – М. – 1990. – 70 с.
19. Кулинич, О.А. Альтернативный путь заноса и распространения сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhrer) Nickle через древесные опилки / О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова, А.А. Чалкин // Фитосанитария. Карантин растений. – 2024а. – № S2-1 (18). – С. 50.
20. Кулинич, О.А. Древесные нематоды рода *Bursaphelenchus* на территории России / О.А. Кулинич, А.Ю. Рысс // Прикладная нематология / С.В. Зиновьева, В.Н. Чижов (ред.). – М.: Наука. – 2006. – С. 162-183.
21. Кулинич, О.А. Защита лесов ООПТ от опасных инвазивных вредителей и патогенов / О.А. Кулинич, А.А. Чалкин, Н.И. Козырева, Е.Н. Арбузова // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Том 8: Сборник статей VIII Всероссийской (национальной) научно-практической конференции (7–9 октября 2021, Сочи). – Сочи: ГКУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности», Донской издательский центр. – 2021. – С. 181.
22. Кулинич, О.А. Изучение восприимчивости саженцев кедра сибирского (*Pinus sibirica*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) к возбудителю вилта хвойных пород – сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* / О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова, Н.И. Козырева, А.А. Чалкин, А.Г. Щуковская, Д.И. Ряскин // Российский паразитологический журнал. – 2025. – Т. 19 (1). – С. 125-138. DOI: 10.31016/1998-8435-2025-19-1-125-138.
23. Кулинич, О.А. К вопросу об устойчивости хвойных древостоев к заболеванию «вилт хвойных пород» / О.А. Кулинич, Д.И. Ряскин, Е.Н. Арбузова, Н.И. Козырева, А.Г. Щуковская, А.А. Чалкин // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XIII Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием. – Санкт-Петербург: СПбГЛТУ. – 2024. – С. 64-65.
24. Кулинич, О.А. Карантинные лесные организмы: пути заноса и локализация очагов / О.А. Кулинич, А.Г. Щуковская, Е.Н. Арбузова, Н.И.

Козырева, А.А. Чалкин // Фитосанитария. Карантин растений. – 2024b. – № S1 (18). – С. 44-45.

25. Кулинич, О.А. Короеды (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) и их карантинное фитосанитарное значение при экспорте и импорте лесной продукции / О.А. Кулинич, Д.И. Ряскин, А.А. Чалкин, А.В. Шамаев, Н.Н. Штапова, Е.Н. Арбузова // Фитосанитария. Карантин растений. – 2021. – № 1. – С. 11-23.

26. Кулинич, О.А. Распространение и карантинный статус короедов рода *Ips* для России и других стран мира / О.А. Кулинич, А.А. Чалкин, Д.И. Ряскин, Е.Н. Арбузова, Н.И. Козырева, А.В. Петров // Защита и карантин растений. – 2022. – № 4. – С. 27-31. DOI: 10.47528/1026-8634_2022_4_27.

27. Кулинич, О.А. Распространение сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* в мире и результаты обследования хвойных насаждений в Российской Федерации / О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова, А.А. Чалкин, Н.И. Козырева, А.Ю. Рысс // II Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы лесозащиты и пути их решения», посвященная 95-летию со дня рождения профессора Н.И. Фёдорова и 90-летию кафедры лесозащиты и древесиноведения. – Минск. – 2020. – С. 263-267.

28. Кулинич, О.А. Сосновая стволовая нематода как угроза хвойным насаждениям России / О.А. Кулинич, Н.И. Козырева, Е.Н. Арбузова // Лесохозяйственная информация: электронный сетевой журнал. – 2017. – № 3. – С. 50-66.

29. Кулинич, О.А. Тара – объект возможного заноса карантинных организмов / О.А. Кулинич, У.Ш. Магомедов, Й. Раутапяя, О. Хукка, Е.Н. Арбузова, Н.И. Козырева // Защита и карантин растений. – 2013. – № 3. – С. 37-40.

30. Лебедева, К.В. Феромоны в защите лесов от вредителей / К.В. Лебедева, Н.В. Вендило, В.А. Плетнев // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короеда-типографа. – Пушкино: Изд-во ВНИИЛМ. – 2001. – С. 30-35.

31. Леднев, Г.Р. Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips typographus*) в Ленинградской области / Г.Р. Леднев, М.В. Левченко, И.А. Казарцев // Микология и фитопатология. – 2019. – Т. 53. – № 2. – С. 80-89.
32. Лябзина, С.Н. Феромониторинг короеда-типографа в Карелии / С.Н. Лябзина, А.А. Чалкин // Защита и карантин растений. – 2023. – № 6. – С. 27-29. DOI: 10.47528/1026-8634_2023_6_27.
33. Мандельштам, М.Ю. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны / М.Ю. Мандельштам, А.В. Селиховкин // Энтомологическое обозрение. – 2020. – Т. 99. – № 3. – С. 631-665.
34. Маслов А.Д. Кризис вспышки массового размножения короеда-типографа *Ips typographus* L. в 2014 г. / А.Д. Маслов // Лесной вестник / Forestry bulletin. – 2014. – Т. 18. – № 6 (106). – С. 128-131.
35. Методические рекомендации по выявлению и идентификации сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle. – ВНИИКР № 50. – 2021.
36. Мозолевская, Е.Г. Короед типограф продолжает губить ели / Е.Г. Мозолевская, В.А. Липаткин // Защита и карантин растений. – 2014. – № 1. – С. 15-17.
37. Мозолевская, Е.Г. Лесная энтомология: учебник для студентов высших учебных заведений / Е.Г. Мозолевская, А.В. Селиховкин, С.С. Ижевский. – М.: Издательский центр «Академия». – 2010. – 416 с.
38. Мозолевская, Е.Г. Результаты лесопатологического обследования усыхающих ельников в Приокско-Террасном биосферном государственном заповеднике в 2011 г. / Е.Г. Мозолевская, В.А. Липаткин // Лесной вестник / Forestry bulletin. – 2012. – № 3 (86). – С. 16-20.
39. МСФМ № 15 «Регулирование древесного упаковочного материала в международной торговле». – Рим: МККЗР, ФАО, № 164. – 2002. – 21 с.
40. О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2023 году. Государственный доклад. – М.: Минприроды России; ООО

«Интеллектуальная аналитика»; ФГБУ «Дирекция НТП»; Фонд экологического мониторинга и международного технологического сотрудничества. – 2024. – 707 с.

41. Парамонов, А.А. Основы фитогельминтологии. Эколого-морфологическая характеристика фитонематод. Общие принципы таксономии: монография. Т. 1. Происхождение нематод / А.А. Парамонов. – Москва: Изд-во Акад. наук СССР. – 1962.

42. Пашенова, Н.В. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России / Н.В. Пашенова, А.В. Кононов, К.В. Устьянцев, А.Г. Блинов, А.А. Перцова, Ю.Н. Баранчиков // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – Т. 10. – № 4. – С. 80-95.

43. Полянина, К.С. Ксилобионтные нематоды лиственных древесных растений: фауна, жизненные циклы и паразито-хозяйные отношения / К.С. Полянина // Диссертация. – СПб. – 2023.

44. Рысс, А.Ю. Козволюция стволовых нематод рода *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 с насекомыми переносчиками и растениями-хозяевами / А.Ю. Рысс, С.А. Субботин // Журнал общей биологии. – 2017. – Т. 78 (3). – С. 13-42.

45. Спесивцев, П.Н. Определитель короедов Европейской части СССР (за исключением Крыма и Кавказа). 3-е изд. / П.Н. Спесивцев. – М.; Л.: Гос. с.-х. изд-во. – 1931. – 103 с.

46. Старк, В.Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. Том XXXI. Короеды / В.Н. Старк. – АН СССР М.-Л. – 1952. – 461 с.

47. СТО ВНИИКР 6.008—2019. Сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle. Правила проведения карантинных фитосанитарных обследований подкарантинных объектов и установления карантинной фитосанитарной зоны и карантинного фитосанитарного режима. – р.п. Быково, Московская обл. – 2020.

48. Таболин, С.Б. Агронематология: Учебное пособие / С.Б. Таболин, Н.Д. Романенко, И.М. Митюшев; под общ. ред. С.Б. Таболина. – Изд.: ЗГАУ-МСХА. – 2017. – 200 с.

49. Усеня, В.В. Аттрактивность феромонных препаратов для мониторинга численности стволовых вредителей в сосновых насаждениях Беларуси / В.В. Усеня, В.Г. Шатравко, Н.С. Блинова, Г.М. Помаз // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. – 2023. – Т. 68. – № 1. – С. 7-14. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-7-14>.

50. Чалкин, А.А. Вредители и болезни лесных биоценозов особо охраняемых природных территорий Республики Карелии / А.А. Чалкин, Д.Ф. Зинников, С.Н. Лябзина, О.В. Синкевич // Фитосанитария. Карантин растений. – 2021. – № 2. – С. 9-19. <https://doi.org/10.69536/FKR.2021.30.26.001>.

51. Чалкин, А.А. Выявление карантинных видов насекомых на ООПТ Республики Карелия / А.А. Чалкин, О.В. Синкевич, Д.Ф. Зинников, С.Н. Лябзина // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. – 2019. – С. 276-278.

52. Чалкин, А.А. Изучение направления разлета *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) с помощью люминесцентного порошка / А.А. Чалкин, С.Н. Лябзина, О.А. Кулинич // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2024b. – Т. 28. – № 5. – С. 118-128. DOI: 10.18698/2542-1468-2024-5-118-128.

53. Чалкин, А.А. К изучению роли вершинного короеда *Ips acuminatus* в трансмиссии фитопатогенных нематод рода *Bursaphelenchus* / А.А. Чалкин, О.А. Кулинич, Н.И. Козырева, Е.Н. Арбузова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2024а. – Вып. 251. – С. 123-140. DOI: 10.21266/2079-4304.2024.251.123-140.

54. Чалкин, А.А. Мониторинг жуков короедов (Scolytinae) в лесных ценозах заповедника «Кивач» с помощью феромонных ловушек отечественного производства / А.А. Чалкин, С.Н. Лябзина, Е.В. Сеницына, А.Ю. Лобур, О.А. Донской // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2021. – Т. 25. – № 6. – С. 98-105. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-6-98-105.

55. Чалкин, А.А. Нематоды-ксилобионты, ассоциированные с короедами рода *Ips* De Geer, 1775 / А.А. Чалкин, Н.И. Козырева, О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова // Фитосанитария. Карантин растений. – 2024. – № S4-1 (20). – С. 85.

56. Чалкин, А.А. Нематоды-ксилобионты, ассоциированные с короедами рода *Ips* De Geer, 1775 / А.А. Чалкин, О.А. Кулинич, Н.И. Козырева, Е.Н. Арбузова // «Защита и карантин растений. Здоровые растения – здоровая нация». Материалы научно-практической конференции, 10-13 декабря 2024с. – С. 85-86.

57. Чалкин, А.А. О возможности переноса короедами *Ips acuminatus* Gyll. сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle / А.А. Чалкин, О.А. Кулинич, Н.И. Козырева, Е.Н. Арбузова // Фитосанитария. Карантин растений. – 2024d. – № S1 (18). – С. 86-87.

58. Чалкин, А.А. Оптимальные параметры выделения нематод из древесного субстрата / А.А. Чалкин, Е.Н. Арбузова, Н.И. Козырева, О.А. Кулинич // Российский паразитологический журнал. – 2025. – Т. 19 (4). – С. 490-499. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2025-19-4-490-499>.

59. Чалкин, А.А. Опыт выделения нематод-ксилофагов методом Бермана при различных температурных режимах / А.А. Чалкин, О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова, В.В. Горбач // VII съезд Паразитологического общества: итоги и актуальные задачи, 16–20 октября 2023 г., Петрозаводск, Россия: тезисы докладов научное электронное издание / ред. коллегия: С.В. Бугмырин, Е.П. Иешко, А.А. Сущук, Г.А. Яковлева; Паразитологическое общество, Зоологический институт РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН». – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2023b. – С. 388-389.

60. Чалкин, А.А. Оценка дальности и направления разлета короеда типографа *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) / А.А. Чалкин, С.Н. Лябзина // Материалы Международной научно-практической конференции: «Фитосанитарная безопасность: угрозы, вызовы и пути решения», посвященной 65-летию основания института (14-15 декабря 2023, г. Алматы, Республика Казахстан). – Алматы. – 2023. – С. 212-215.

61. Чалкин, А.А. Результаты мониторинга ксилофильных жесткокрылых феромонными ловушками в Ботаническом саду ПетрГУ / А.А. Чалкин, С.Н. Лябзина // Hortus bot. – 2022. – № 17. DOI: 10.15393/j4.art.2022.8445.

62. Чалкин, А.А. Сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner) Nickle и возможности ее акклиматизации в Республике Карелия / А.А. Чалкин, О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова, А.Ю. Рысс // Труды КарНЦ РАН, Сер. Биogeография. – 2022. – № 1. – С. 63-75. DOI: 10.17076/bg1512.
63. Чалкин, А.А. Фумигация лесоматериалов для обеззараживания от нематод-ксилофагов / А.А. Чалкин, О.А. Кулинич, Е.Н. Арбузова, Н.И. Козырева // XV Международный нематологический симпозиум «Нематоды и другие Ecdysozoa: важнейшие открытия и перспективы исследований», 23-25 августа 2023а, Институт проблем экологии и эволюции А.Н. Северцева РАН, Москва, Россия.
64. Шестеперов, А.А. К эпифитотическому процессу при бурсафеленхозе (*Bursaphelenchus mucronatus*) сосны обыкновенной / А.А. Шестеперов, С.В. Лычагина, Г.С. Щитков // Российский паразитологический журнал. – 2024. – Т. 18 (4). – С. 463-474. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2024-18-4-463-474>.
65. Шестеперов, А.А. Карантинные фитогельминтозы / А.А. Шестеперов, Ю.Ф. Савотиков. – Кн. 1. – Изд. Колос. – 1995. – 463 с.
66. Abelleira, A. Detection of *Bursaphelenchus xylophilus*, causal agent of pine wilt disease on *Pinus pinaster* in Northwestern Spain / A. Abelleira, A. Picoaga, J.P. Mansilla, O. Aguin // Plant Disease. – 2011. – № 95. – P. 776.
67. Akbulut, S. Comparison of pathogenic potential of *Bursaphelenchus* species on conifer seedlings between greenhouse and outdoor conditions / S. Akbulut, B. Yüksel, M. Serin, M. Erdem // Phytoparasitica. – 2015. – Vol. 43. – P. 209-214.
68. Akbulut, S. Insect vectors of the pinewood nematode: a review of the biology and ecology of *Monochamus* species / S. Akbulut, W.T. Stamps // For. Pathol. – 2011. – Vol. 42. – P. 89-99.
69. Akbulut, S. Pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* in pine seedlings under greenhouse conditions / S. Akbulut, B. Yüksel, M. Serin, I. Baysal, M. Erdem // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. – 2007. – Vol. 31. – P. 169-173.

70. Akiba, M. Susceptibility of adult trees of the endangered species *Pinus armandii* var. *amamiana* to pine wilt disease in the field / M. Akiba, K. Nakamura // Journal of Forest Research. – 2005. – Vol. 10. – P. 3-7.
71. Akiba, M. Virulence of *Bursaphelenchus xylophilus* isolated from naturally infested pine forests to five resistant families of *Pinus thunbergii*/ M. Akiba, M. Ishihara, N. Sahashi, K. Nakamura, M. Ohira, T. Toda // Plant Disease. – 2012. – Vol. 96 (2). – P. 249-252.
72. Akiba, M. Virulence of *Bursaphelenchus xylophilus* isolated from naturally infested pine forests to five resistant families of *Pinus thunbergii* / M. Akiba, M. Ishihara, N. Sahashi, K. Nakamura, M. Ohira, T. Toda // Plant Disease. – 2012. – Vol. 96 (2). – P. 249-252.
73. Andrásy, I. A taxonomic review of the suborder Rhabditina (Nematoda: Secernentia). – 1983. – P. 241.
74. Arbuzova, E. First finding of *Bursaphelenchus xylophilus* in pine plantations of the Republic of Armenia / E. Arbuzova, G. Karagyan, N. Kozyreva, A. Shchukovskaya, T. Ghrejyan, M. Kalashian, K. Akopyan // Journal of Nematology. – 2025. – T. 57. – № 1.
75. Arbuzova, E.N. Efficacy of Ethanedinitrile fumigant application against the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchidae), in pine logs / E.N. Arbuzova, O.A. Kulinich, A.A. Chalkin, V. Weis, R.K. Magomedov, Y.B. Mordkovich, N.I. Kozyreva, A.Yu. Ryss // Russian Journal of Nematology. – 2020. – T. 28. – № 1.
76. Arbuzova, E.N. First finding of *Bursaphelenchus xylophilus* in pine plantations of the Republic of Armenia / E.N. Arbuzova, G.H. Karagyan, N.I. Kozyreva, A.G. Shchukovskaya, T.L. Ghrejyan, M.Y. Kalashian, K.V. Akopyan // Journal of Nematology. – 2025. – Vol. 57(1). – P. 20250004.
77. Arbuzova, E.N. Infestation of pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings with the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* Steiner and Buhrer (Nickle) through wood sawdust / E.N. Arbuzova, O.A. Kulinich, A.A. Chalkin, N.I. Kozyreva, V.V. Gorbach, A.Y. Ryss // Annals of Forest Science. – 2023. – Vol. 80. – № 1. – P. 1-11.

78. Arbuzova, E.N. Pine Wilt Disease and Possible Causes of Its Incidence in Russia / E.N. Arbuzova, O.A. Kulinich, E.S. Mazurin, A.Yu. Ryss, N.I. Kozyreva, S.V. Zinovieva // *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya, Microbiology*. – 2016. – No. 4. – P. 358–365.
79. Armstrong, J. Comprehensive literature review of fumigants and disinfestation strategies, methods and techniques pertinent to potential use as quarantine treatments for New Zealand export logs / J. Armstrong, D.W. Brash, B.C. Waddell // *Plant and Food Research SPTS No. 10678*. – 2014.
80. Back, M.A. Pine wilt disease: A global threat to forestry / M.A. Back, L. Bonifácio, M.L. Inácio, M. Mota, E. Boa // *Plant Pathology*. – 2024. – Vol. 73. – № 5. – P. 1026-1041.
81. Baermann, G. A simple method of discovering ankylostomo (nematode) larvae in faeces. – *Med. Geneeslc. Lab. Weltevreden*. – 1917. – P. 41–47 (на немецком языке).
82. Baermann, G. Eine einfache Methode zur Auffindung von Anklostomum (Nematoden) Larven in Erdproben / G. Baermann // *Tijdschr Diergeneeskd*. – 1917. – № 57. – P. 131-137.
83. Baermann, G. Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum (nematoden) Larven in Erdproben / G. Baermann // *Geneesk. Tijdschr. Ned-Indië*. – 1917. – Vol. 57. – P. 131-137.
84. Balazy, S. Analysis of bark beetle mortality in spruce forests in Poland. – 1968. – Vol. 16. – № 33. – P. 657-687 (на польском).
85. Bałazy, S. Living organisms regulating population density of bark beetles in spruce forests, with special reference to entomopathogenic fungi / S. Bałazy // *Poznańskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk, Wydział Nauk Rolniczych i Leśnych*. – 1966. – Vol. 21. – P. 3-50 (на польском).
86. Balder H. Neuartiges Eichensterben in Berlin / H. Balder // *Allgemeine Forst-Zeitschrift*. – 1987. – Vol. 42. – P. 684-685.

87. Balder H. Studies on a New Type of Dieback Symptoms on Oaks in the Berlin Forest / H. Balder // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. – 1989. – Vol. 41. – P. 1-6 (на немецком).
88. Baojun, Y. Distribution of the pinewood nematode in China and susceptibility of some Chinese and exotic pines to the nematode / Y. Baojun, W. Qouli // Canadian Journal of Forest Research. – 1989. – T. 19. – № 12. – P. 1527-1530.
89. Barak, A.V. Methyl bromide as a quarantine treatment for *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in regulated wood packing material / A.V. Barak, Y. Wang, L. Xu, Z. Rong, X. Hang, G. Zhan // Journal of economic entomology. – 2005. – Vol. 98 (6). – P. 1911-1916.
90. Barclay, H.J. Trapping mountain pine beetles *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) using pheromone-baited traps: effects of trapping distance / H.J. Barclay, L. Safranyik, D. Linton // Journal of the Entomological Society of British Columbia. – 1998. – Vol. 95. – P. 25-31.
91. Bergdahl, D.R. Frequency of infestation of *Monochamus notatus* and *M. scutellatus* by *Bursaphelenchus xylophilus* in Vermont / D.R. Bergdahl, S. Halik, J. Tomminen, H. Akar // Phytopathology. – 1991. – Vol. 81. – P. 120.
92. Bolla, R.I. Pathotypes of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* / R.I. Bolla, R.E.K. Winter, K. Fitzsimmons, M.J. Linit // Journal of Nematology. – 1986. – Vol. 18. – № 2. – P. 230.
93. Bonifácio L., Naves P., Sousa E. Vector-Plant / L. Bonifácio, P. Naves, E. Sousa // Pine wilt disease in Europe – biological interactions and integrated management / L. Bonifácio, P. Naves, E. Sousa, F. Vale, I. Abrantes (Eds.). – Lisbon: FNAPF-Federação Nacional das Associações de Proprietários Florestais, 2015. – P. 125-158.
94. Bonifacio, L. Complementary studies to validate the proposed fumigation schedules of sulfuryl fluoride for inclusion in ISPM No. 15 for the eradication of *Bursaphelenchus xylophilus* from wood packing material / L. Bonifacio, M.L. Inacio, E. de Sousa, S. Buckley, E.M. Thoms // Berichte aus dem Julius Kühn-Institut. – 2013. – Vol. 169. – P. 48.

95. Bonifacio, L. Early detection methods for the detection of pine wood nematode infections in standing maritime pines in Portugal / L. Bonifacio, E. Sousa // *Silva Lusitana*. – 2011. – Vol. 19. – P. 49–60.
96. Bonifacio, L. Efficacy of sulfuryl fluoride against the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchidae) in *Pinus pinaster* boards / L. Bonifacio, E. Sousa, P. Naves, M. Inacio, J. Henriques, M. Mota, P. Barbosa, M. Drinkall, S. Buckley // *Pest Manag Sci*. – 2014. – Vol. 70. – P. 6–13.
97. Bonifácio, L. Trapping *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae), Vector of the Pine Wood Nematode, with Pine Allelochemicals, in Portugal / L. Bonifácio, F. Praias, E. Sousa // *Silva Lusitana*. – 2013. – Vol. 20.
98. Bowers, W.W., Hudak J., Raske A.G., Magasi L.P., Myren D.T., Lachance D., Cerezke H.F., Sickel G.A. Host and vector surveys for the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner) Nickle (Nematoda: Aphelenchoididae) in Canada. – 1992. – № NX-285. – P. viii+55.
99. Braasch, H. *Bursaphelenchus doui* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in packaging wood from Taiwan and South Korea – a new species of the xylophilus group / H. Braasch, W. Burgermeister, J. Gu, W.J. Zhang // *Russian Journal of Nematology*. – 2005. – Vol. 13 (1). – P. 19.
100. Braasch, H. *Bursaphelenchus doui* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in packaging wood from Taiwan and South Korea – a new species of the xylophilus group / H. Braasch, J. Gu, W. Burgermeister, J. Zhang // *Russian Journal of Nematology*. – 2005. – Vol. 13 (1). – P. 19.
101. Braasch, H. *Bursaphelenchus mucronatus kolymensis* comb.n. – new definition of the "European type" of *B. mucronatus* / H. Braasch, J. Gu, W. Burgermeister // *Journal of Nematode Morphology and Systematics*. – 2011. – Vol. 14. – № 2. – P. 77–90.
102. Braasch, H. *Bursaphelenchus* species (Nematoda: Parasitaphelenchidae) found in coniferous trees in Germany and their ITS-RFLP patterns / H. Braasch, W. Burgermeister, K. Metge // *Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst*. – 1999. – Bd. 51. – P. 312-320.

103. Braasch, H. Bursaphelenchus species in conifers in Europe: distribution and morphological relationships / H. Braasch // Bulletin OEPP/EPPO bulletin. – 2001. – Vol. 31. – P. 12-142.
104. Braasch, H. Differentiation of Three Bursaphelenchus Species by Means of RAPD-PCR / H. Braasch, W. Burgermeister, K.H. Pastrik / H. Braasch, W. Burgermeister, K.H. Pastrik // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. – 1995. – Vol. 47 (12). – P. 310–314.
105. Braasch, H. Improved morphological key to the species of the xylophilus group of the genus Bursaphelenchus Fuchs, 1937 / H. Braasch, U. Schönfeld // EPPO Bulletin. – 2015. – Vol. 45 (1). – P. 73-80.
106. Braasch, H. Improved morphological key to the species of the xylophilus group of the genus Bursaphelenchus Fuchs, 1937 / H. Braasch, U. Schönfeld // EPPO bulletin. – 2015. – Vol. 45. – № 1. – P. 73-80.
107. Braasch, H. Morphology of *Bursaphelenchus xylophilus* compared with other Bursaphelenchus species / H. Braasch // Brill: Lisbon, Portugal. – 2004. – P. 127-143.
108. Braasch, H. Records of Bursaphelenchus sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia / H. Braasch, C. Tomiczek, K. Metge, U. Hoyer, W. Burgermeister, I. Wulfert, U. Shönefeld // Forest Pathology. – 2001. – Vol. 31. – P. 12-140.
109. Braasch, H. Revised intra-generic grouping of Bursaphelenchus Fuchs, 1937 (Nematoda: Aphelenchoididae) / H. Braasch, W. Burgermeister, J. Gu // Journal of Nematode Morphology and Systematics. – 2009. – Vol. 12 (1). – P. 65-88.
110. Bright D.E., Skidmore R.E. A Catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera): Supplement 2 (1995-1999). – NRC Research Press. – 2002. – Vol. 2.
111. Burjanadze, M. Nematodes associated with bark beetle *Ips typographus* in Borjomi Gorge / M. Burjanadze, M. Lortkipanidze, A. Supatashvili, G. Kajaia // Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences. – 2015. – Vol. 9. – № 1. – P. 163-167.
112. Byers, J.A. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape / J.A. Byers // Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a

synthesis / F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H.F. Evans (Eds.). – Springer, Dordrecht. – 2004. – P. 89-134.

113. Cardoza, Y. Travelling through time and space on wings of beetles: a tripartite insect–fungi–nematode association / Y. Cardoza, S. Paskewitz, K. Raffa // *Symbiosis*. – 2006. – Vol. 41. – P. 71-79.

114. Cermak, P. Penetration of EDN into wooden blocks and its biological efficiency on old-house borer larvae and pine wood nematode / P. Cermak, V. Stejskal, R. Pavela // *Crop Research Institute report*. – 2016. – P. 1-38.

115. Cesarz, S. Testing soil nematode extraction efficiency using different variations of the Baermann-funnel method / S. Cesarz, A.E. Schulz, R. Beugnon, N. Eisenhauer // *Soil organisms*. – 2019. – Vol. 91. – P. 61-72.

116. Cheng, H. A study on the morphological diagnosis and pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* / H. Cheng, L. Maosung, Q. Ruju // *Journal of Nanjing Agricultural University*. – 1986. – Vol. 2. – P. 55-61.

117. Cheng, H.R. Some investigations on the generation and distribution of *Bursaphelenchus xylophilus* in China / H.R. Cheng // *Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology*. – 1988. – No. 2 (2). – P. 28-30.

118. Chung B.J., Kim T.J., Lee B.H., Wan H., Cho C.S., Kim J.K., Park J.K., Choi C.T., Ryan R., Ren Y.L. Practical application of ethanedinitrile to control infested pine wilt disease and its vectors / B.J. Chung et al. // *Proceedings annual international research conference on methyl bromide alternatives and emissions*, Oct 28–31, San Diego, CA, USA. – 2007. – P. 116/1–116/5.

119. Coeln, M. Entwicklung von Fichtenborkenkäfern in Abhängigkeit von thermischen Bedingungen verschiedener montaner Waldstufen (Coleoptera: Scolytidae) / M. Coeln, Y. Niu, E. Führer // *Entomologia Generalis*. – 1996. – P. 37-54.

120. Cognato, A.I. Biology, systematics, and evolution of *Ips* / A.I. Cognato // *Bark beetles*. – Academic Press. – 2015. – P. 351-370.

121. Cognato, A.I. Genetic structure among pinyon pine beetle populations (Scolytinae: *Ips confusus*) / A.I. Cognato, A.D. Harlin, M.L. Fisher // *Environmental Entomology*. – 2003. – Vol. 32. – № 5. – P. 1262-1270.

122. Dayi, M. First report of *Bursaphelenchus leoni* Baujard, 1980 (Nematoda: Parasitaphelenchidae) from Pine Forests of Turkey / M. Dayi, E.B.K. Uludamar, S. Akbulut, İ. H. Elekcioğlu // Tarım ve Doga Dergisi. – 2022. – T. 25. – №. 4. – P. 706.
123. De la Fuente, B. Long-term projections of the natural expansion of the pine wood nematode in the Iberian Peninsula / B. De la Fuente, S. Saura // Forests. – 2021. – Vol. 12 (7). – P. 849.
124. d'Errico, G. First record of *Ektaphelenchoides pini* associated with *Ips sexdentatus* on *Pinus nigra* laricio in Italy / G. d'Errico, E. Fanelli, A. Troccoli, F. Binazzi, S. Landi, P. Roversi, F. De Luca // Forest Pathology. – 2020. – Vol. 50. – № 4. – P. e12620.
125. Diagnostic protocols for regulated pests. ISPM 27. DP 27: *Ips* sp. – 2018. – 31 p.
126. Doležal, P. Fine fluorescent powder marking study of dispersal in the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) / P. Doležal, J. Okrouhlík, M. Davidková // European Journal of Entomology. – 2016. – Vol. 113. – P. 1-8. doi: 10.14411/eje.2016.00
127. Douda, O. Inexpensive screening method to validate the efficacy of ethanedinitrile fumigant on the forest invasive nematode pest *Bursaphelenchus xylophilus* / O. Douda, V. Stejskal, M. Manasova, M. Zouhar, J. Hnatek // Sustainability. – 2020. – Vol. 12. – P. 4765.
128. Douglas, H.B. Dichotomous and matrix-based keys to the *Ips* bark beetles of the World (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) / H.B. Douglas, A.I. Cognato, V. Grebennikov, K. Savard // Canadian Journal of Arthropod Identification. – 2019. – Vol. 38. – P. 234.
129. Ducom, P. Methyl bromide alternatives / P. Ducom // Proceedings of the 9th International Conference on Controlled Atmosphere and Fumigation in Stored Product, Antalya, Turkey. – 2012. – Vol. 15. – P. 19.
130. Dwinell L.D. The pinewood nematode: regulation and mitigation / L.D. Dwinell // Annual review of Phytopathology. – 1997. – T. 35. – № 1. – P. 153-166.

131. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). EPPO standards PM 7/4 (2) Diagnostics. *Bursaphelenchus xylophilus* // EPPO Bulletin. – 2009. – Vol. 39. – P. 344-353.
132. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). EPPO Global Database. – online. – Available online: <https://gd.eppo.int> [Accessed: 25 June 2025]
133. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). Nematode extraction. Diagnostics PM 7/119 (1) // EPPO Bulletin. – 2013. – Vol. 43 (3). – P. 471-496. <https://doi.org/10.1111/eP.12077>.
134. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). PM 9/1 (6) «*Bursaphelenchus xylophilus* и его переносчики: официальные меры борьбы» (PM 9/1 (6) "*Bursaphelenchus xylophilus* and its vectors: procedures for official control"). – 2018.
135. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). PM 8/2 (3) Coniferae // EPPO Bulletin. – 2018b. – Vol. 48. – P. 463-494. <https://doi.org/10.1111/eP.12503>.
136. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). Reporting Service. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in France. – 2025. – No. 11. – Article: 2025/263 <https://gd.eppo.int/reporting/article-8278>.
137. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). Standard on diagnostics PM 7/4 (4) *Bursaphelenchus xylophilus* // EPPO Bulletin. – 2023. – Vol. 53. – P. 156-183.
138. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). *Bursaphelenchus xylophilus* // EPPO Global Database. – <https://gd.eppo.int/taxon/BURSXY/categorization>. Accessed 28 May 2025.
139. EPPO/CABI. *Ips typographus* / EPPO/CABI // Quarantine pests for Europe. 2nd edition / I.M. Smith, D.G. McNamara, P.R. Scott, M. Holderness (Eds.). – CAB INTERNATIONAL, Wallingford, UK. – 1996.
140. Evans H.F. Pest risk analysis (PRA) for the territories of the European Union (as PRA area) on *Bursaphelenchus xylophilus* and its vectors in the genus *Monochamus*

/ H.F. Evans, D.G. McNamara, H. Braasch, J. Chadoeuf, C. Magnusson // EPPO Bulletin. – 1996. – Vol. 26. – P. 199-249.

141. Evans, H. Report of a Pest Risk Analysis for *Bursaphelenchus xylophilus* / H. Evans, O. Kulinich, C. Magnusson, C. Robinet, T. Schroeder. – 2009. – P. 1-17. <https://studylib.net/doc/7541927/09-15450>. Accessed 05 October 2024.

142. Ferris, V.R. Variation in spacer ribosomal DNA in some cyst-forming species of plant parasitic nematodes / V.R. Ferris, J.M. Ferris, J. Faghihi // Fundamental and Applied Nematology. – 1993. – Vol. 16. – № 2. – P. 177–184.

143. Fonseca, L. / L. Fonseca, J. Cardoso, I. Abrantes // Pine wilt disease in Europe – biological interactions and integrated management / E. Sousa, F. Vale, I. Abrantes (Eds.). – Lisbon: FNAPF – Federação Nacional das Associações de Proprietários Florestais. – 2015. – P. 33-78.

144. Fonseca, L. *Bursaphelenchus xylophilus* in *Pinus sylvestris* – The First Report in Europe / L. Fonseca, H. Silva, J.M. Cardoso, I. Esteves, C. Maleita, S. Lopes, I. Abrantes // Forests. – 2024. – Vol. 15. – № 9. – P. 1556.

145. Fonseca, L. The pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Madeira Island / L. Fonseca, J.M.S. Cardoso, A. Lopes, M. Pestana, F. Abreu, N. Nunes, M. Mota, I. Abrantes // Helminthologia. – 2012. – Vol. 49. – P. 96-103.

146. Forge, T.A. Distribution and reproduction of *Bursaphelenchus xylophilus* populations in wood and bark of western North American conifers / T.A. Forge, J.R. Sutherland // Fundamental and Applied Nematology. – 1996. – Vol. 19. – № 4. – P. 341-348.

147. Francke, W. The pheromone bouquet of *Ips amitinus* / W. Francke, P. Sauerwein, J.P. Vité, D. Klimetzek // Naturwissenschaften. – 1980. – Vol. 67. – P. 147-148.

148. Franklin, A.J. Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones / A.J. Franklin, J.C. Grégoire // Annals of Forest Science. – 1999. – Vol. 56. – P. 591-598.

149. Futai K. Pine wilt disease and the decline of pine forests: a global issue. – Cambridge Scholars Publishing. – 2021. – 201 p.

150. Futai, K. Pine Wilt in Japan: From First Incidence to Present / K. Futai // Pine Wilt Disease / B.G. Zhao, K. Futai, J.R. Sutehrland, Y. Takeuchi (Eds.). – Springer, Tokyo. – 2008. – P. 5-13.
151. Futai, K. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / K. Futai // Annual Review of Phytopathology. – 2013. – Vol. 51. – P. 61-83.
152. Glassey K. Official use of methyl bromide / K. Glassey // Ministry for Primary Industries. – 2013. – P. 3. www.biosecurity.govt.nz/files/regs/treat/officialuse-of-methyl-bromide.pdf
153. Grucmanova, S. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in central Europe / S. Grucmanova, J. Holusa // Acta Zoologica Bulgarica. – 2013. – Vol. 65. – P. 547-556.
154. Grucmanová, Š. Nematodes associated with *Ips cembrae* (Coleoptera: Curculionidae): Comparison of generations, sexes and sampling methods / Š. Grucmanová, J. Holuša, V. Čermák, J. Nermut' // Journal of Applied Entomology. – 2016. – Vol. 140. – № 5. – P. 395-403.
155. Grucmanová, Š. Nematodes associated with the double-spined bark beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera: Curculionidae) in central Europe / Š. Grucmanová, J. Holuša, V. Čermák, J. Nermut' // Journal of Applied Entomology. – 2014. – Vol. 138. – № 10. – P. 723-732.
156. Gu, J. Morphological and molecular characterization of mucronate isolates ('M' form) of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) / J. Gu, J. Wang, H. Braasch, W. Burgermeister, T. Schroeder // Russian Journal of Nematology. – 2011. – Vol. 19. – P. 103-120.
157. Hall, M.K.D. Influence of dose bark cover and endgrain sealing on ethanedinitrile (C₂N₂) sorption by pine (*Pinus radiata* D Don) logs / M.K.D. Hall, A. Najar-Rodriguez, T. Pranamornkith, A. Adlam, A. Hall, D. Brash // New Zealand Plant Protection. – 2015. – Vol. 68. – P. 13-18.
158. Hall, M.K.D. Sorption and desorption characteristics of methyl bromide during and after fumigation of pine (*Pinus radiata* D. Don) logs / M.K.D. Hall, A. Najar-

Rodriguez, A. Adlam, A. Hall, D. Brash // Pest management science. – 2017. – Vol. 73 (5). – P. 874-879.

159. Hallman, J. PM 7/119(1) Nematode extraction / J. Hallman, N. Viaene // EPPO Bulletin. – 2013. – Vol. 43. – P. 471-495.

160. Han, H. First report of *Bursaphelenchus doui* on tulip tree (*Liriodendron tulipifera*) in Korea / H. Han, Y.J. Chung, S.C. Shin // Plant Disease. – 2009. – Vol. 93 (11). – P. 1221-1221. DOI: 10.1094/PDIS-93-11-1221C.

161. Hinze, J. Effects of heat on the dispersal performance of *Ips typographus* / J. Hinze, R. John // Journal of Applied Entomology. – 2020. – Vol. 144. – P. 144-151.

162. Hlávková D. Cambioxylophagous pests of Scots pine: ecological physiology of European populations—a review / D. Hlávková, P. Doležal // Frontiers in Forests and Global Change. – 2022.

163. Hnatek, J. Two new fumigation preparations (EDN® and BLUEFUME™) to control soil, wood, timber, structural and stored product pest arthropods—an overview / J. Hnatek, V. Stejskal, A. Jonas, J. Malkova, R. Aulicky, V. Weiss // Proceedings of the Kharkov Entomological Society. – 2018. – Vol. 26 (1). – P. 115–118.

164. Hoffard, W.H. Endoparasitic nematodes of *Ips* bark beetles in Eastern Texas / W.H. Hoffard, J.E. Coster // Environmental Entomology. – 1976. – Vol. 5. – № 1. – P. 128-132.

165. Hooper, J.L. Toxicity of cyanogens to insects of stored grain / J.L. Hooper, J.M. Desmarchelier, Y. Ren, S.E. Allen // Pest Management Science. – 2003. – Vol. 59. – P. 353-357.

166. Hopf-Biziks, A. Long-term survival and non-vector spread of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, via wood chips / A. Hopf-Biziks, T. Schröder, S. Schütz // Forest pathology. – 2017. – Vol. 47. – № 4. – P. e12340.

167. Hunt, D.J. A checklist of the Aphelenchoidea (Nematoda: Tylenchina) / D.J. Hunt // Journal of Nematode Morphology and Systematics. – 2008. – Vol. 10 (2). – P. 99-135.

168. Inácio, M.L. First detection of *Bursaphelenchus xylophilus* associated with *Pinus nigra* in Portugal and in Europe / M.L. Inácio, F. Nobrega, P. Vieira, L. Bonifacio, P. Naves, E. Sousa, M. Mota // Forest pathology. – 2015. – Vol. 45. – № 3. – P. 235-238.
169. International Standards for Phytosanitary Measures (ISPM). Fumigation with sulfuryl fluoride against nematodes and insects in barked wood. – FAO, Rome. – 2018. – Publication No. 28.
170. International Standards for Phytosanitary Measures (ISPM). International relocation of timber. – FAO, Rome. – 2017. – Publication No. 39.
171. International Standards for Phytosanitary Measures (ISPM). Regulation of wood packaging material in international trade. – International Plant Protection Convention, FAO, Rome. – 2018. – Publication No. 15.
172. International Standards for Phytosanitary Measures (ISPM). Requirements for the use of fumigation as a phytosanitary measure. – FAO, Rome. – 2019. – Publication No. 43.
173. Jackson, P.L. Radar observation and aerial capture of mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopk. (Coleoptera: Scolytidae), in flight above the forest canopy / P.L. Jackson, D. Straussfogel, B.S. Lindgren, S. Mitchell, B. Murphy // Canadian Journal of Forest Research. – 2008. – Vol. 38 (8). – P. 2313-2327.
174. Jikumaru, S. Boarding abilities of *Bursaphelenchus mucronatus* and *B. xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) on *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) / S. Jikumaru, K. Togashi // Nematology. – 2003. – Vol. 5 (6). – P. 843-849.
175. Kairui, Z. Fumigation effects of methyl bromide against the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* in pine wood chips / Z. Kairui // Plant Protection. – 2009. – Vol. 1. – P. 13.
176. Kakulia, G.A. Nematodes associated with longhorn beetles (Cerambycidae) on the woody plants in Eastern Georgia / G.A. Kakulia, Ts.G. Devdariani, L.K. Maglakelidze // Abstracts of Papers of the 9th Conference of the Ukrainian Parasitological Society. – 1980. – Vol. 2. – P. 109-110.

177. Kakuliya, G.A. Nematode fauna of *Scolytus scolytus* in eastern Georgian SSR / G.A. Kakuliya, T.G. Devdariani. – 1967. – Vol. 46. – P. 469-474.
178. Kanzaki, N. A PCR primer set for determination of phylogenetic relationships of *Bursaphelenchus* species within the xylophilus group / N. Kanzaki, K. Futai // *Nematology*. – 2002. – Vol. 4 (1). – P. 35-41.
179. Kanzaki, N. Is *Bursaphelenchus mucronatus* a weak pathogen in the Japanese red pine? / N. Kanzaki, K. Futai // *Nematology*. – 2006. – Vol. 8. – P. 485-489.
180. Kautz, M. Dispersal variability and associated population-level consequences in tree-killing bark beetles / M. Kautz, M.A. Imron, K. Dworschak, R. Schopf // *Movement Ecology*. – 2016. – Vol. 4. – P. 9.
181. Kikuchi, T. Genomic Insights into the Origin of Parasitism in the Emerging Plant Pathogen *Bursaphelenchus xylophilus* / T. Kikuchi, J.A. Cotton, J.J. Dalzell, K. Hasegawa, N. Kanzaki et al. // *PLOS Pathogens*. – 2011. – Vol. 7 (9). – P. e1002219.
182. Kim, B.N. A short review of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / B.N. Kim, J.H. Kim, J.Y. Ahn, S. Kim, B.K. Cho, Y.H. Kim, J. Min // *Toxicology and Environmental Health Sciences*. – 2020. – T. 12. – № 4. – P. 297-304.
183. Kirisits, T. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the Ophiostomatoid fungi / T. Kirisits // *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis* / F. Lieutier et al. (Eds.). – 2004. – P. 181-235.
184. Kirkendall, L.R. Sperm is a limiting resource in the pseudogamous bark beetle *Ips acuminatus* (Scolytidae) / L.R. Kirkendall // *Oikos*. – 1990. – Vol. 57. – P. 80-87.
185. Kiyohara, T. Inoculation experiments of a nematode, *Bursaphelenchus* sp., onto pine trees / T. Kiyohara, Y. Tokushige // *Journal of The Japanese Society*. – 1971. – Vol. 53. – P. 210-218.
186. Knížek, M. Curculionidae: Scolytinae / M. Knížek, I. Löbl, A. Smetana // *Catalogue of palaearctic Coleoptera* (Eds.). – Apollo Books, Stenstrup. – 2011. – P. 204-251.

187. Kobayashi, F. The Japanese Pine Sawyer Beetle as the Vector of Pine Wilt Disease / F. Kobayashi, A. Yamane, T. Ikeda // Annual Review of Entomology. – 1984. – Vol. 29. – P. 115-135.
188. Korenchenko, E.A. New species of nematodes from the family Aphelenchoididae, parasites of trunk pests of *Larix dahurica* / E.A. Korenchenko. – 1980.
189. Kulinich, O.A. About the optimal time and temperature parameters for the extraction of *Bursaphelenchus xylophilus* nematodes by the Baermann method / O.A. Kulinich, A.A. Chalkin, E.N. Arbuzova, V.V. Gorbach // Book of abstracts IUFRO Forest Health. – 2022. – P. 119.
190. Kulinich, O.A. Bark beetles as potential vectors of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Bühner) Nickle in Russia / O.A. Kulinich, A.A. Chalkin, D.I. Ryaskin, A.V. Petrov, E.N. Arbuzova, N.I. Kozyreva, A.Yu Ryss // Proceedings of the 14th International Nematological Symposium of the Russian Society of Nematologists. – DOI: 10.13140/RG.2.2.27505.81765.
191. Kulinich, O.A. Occurrence and distribution of the nematode *Bursaphelenchus mucronatus* in the Russian Far East / O.A. Kulinich, I. Kruglic, A.S. Eroshenko, N.V. Kolossova // Russian Journal of Nematology. – 1994. – Vol. 2. – № 2. – P. 113-120.
192. Kulinich, O.A. On the possibility of establishment of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* in the countries of the former USSR and the potential threat for conifers of the area / O.A. Kulinich, N.V. Kolossova // Russian Journal of Nematology. – 1995. – Vol. 1. – № 1. – P. 35-48.
193. Kumar, J. Verification of EDN fumigant efficacy on the European spruce bark beetle and other pests found in naturally infested logs of the Norway spruce / J. Kumar, V. Stejskal, R. Pavela // Crop Research Institute report. – 2019. – P. 1-58.
194. Kurashvili, B.E. Parasitic nematodes of the bark-beetles in Georgia / B.E. Kurashvili, G.A. Kakulia, T.G. Devdariani. – Tbilisi: Metsniereba, GA. – 1980. – 172 p. (In Georgian).
195. Kuroda K. Physiological incidences related to symptom development and wilting mechanism / K. Kuroda, B.G. Zhao, K. Futai, J.R. Sutherland, Y. Takeuchi (Eds.).

// Pine wilt disease. Springer Japan, Tokyo. – 2008. – P. 204-222.
https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_21.

196. Latty, T.M. Who goes first? Condition and danger dependent pioneering in a group-living bark beetle (*Dendroctonus ponderosae*) / T.M. Latty, M.L. Reid // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2010. – Vol. 64 (4). – P. 639-646.

197. Lee, B.H. Effect of dose and different fumigation procedure of ethanedinitrile (EDN) on Ct (concentration x time products) to control Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* / B.H. Lee, B.S. Kim, M.G. Park, C.G. Park, S.M. Lee, Y. Ren // 11th International Working Conference on Stored Product Protection. – 2014. – P. 959-963.

198. Lee, B.H. Evaluation of different applications of Ethanedinitrile (C₂N₂) in various fumigation chambers for control of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in naturally infested logs / B.H. Lee, C.G. Park, Y. Ren // Journal of economic entomology. – 2017b. – Vol. 110 (2). – P. 502-506.

199. Lee, B.H. Preliminary trials of the ethanedinitrile fumigation of logs for eradication of *Bursaphelenchus xylophilus* and its vector insect *Monochamus alternatus* / B.H. Lee, J. Yang, S. Beckett, Y. Ren // Pest Management Science. – 2017a. – Vol. 73. – P. 1446-1452.

200. Li, H. *Bursaphelenchus chengi* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) isolated at Nanjing, China, in packaging wood from Taiwan / H. Li, P.Q. Trinh, L. Waeyenberge, M. Moens // Nematology. – 2008. – Vol. 10. – P. 335-346.

201. Li, H. Supplementary characterisation of *Bursaphelenchus leoni* Baujard, 1980 (Tylenchina: Aphelenchoididae) found in *Pinus massoniana* from Zhejiang Province, China, with proposal of *B. borealis* Korentchenko, 1980 as a junior synonym / H. Li, J. Gu, Y. Fang, K. Guo, U. Schönfeld, H. Braasch, // Nematology. – 2020. – T. 22. – №. 9. – P. 1061-1078.

202. Li, M. The detection of pine wilt disease: A literature review / M. Li, H. Li, X Ding., L. Wang, X. Wang, F. Chen // International Journal of Molecular Sciences. – 2022. – T. 23. – № 18. – P. 10797.

203. Li, M. The first record of *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) as vector of *Bursaphelenchus xylophilus* and its new potential hosts in China / M. Li, H. Li, R.C. Sheng, H. Sun, S.H. Sun, F.M. Chen // Insects. – 2020. – T. 11. – № 9. – P. 636. <https://doi.org/10.3390/insects11090636>.
204. Lieutier, F. Le parasitisme d' *Ips sexdentatus* (Boern.) (Coleoptera: Scolytidae) par les nematodes du genre *Parasitaphelenchus* Fuchs. Relations avec le parasitisme par *Contortylenchus diplogaster* (v. Lins.) / F. Lieutier // Revue de Nématologie. – 1980. – Vol. 3. – P. 271-281.
205. Linit, M.J. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system / M.J. Linit // Journal of Nematology. – 1988. – Vol. 20. – № 2. – P. 227-235.
206. Linit, M.J. Relative susceptibility of four pine species to infection by pinewood nematode / M.J. Linit, H. Tamura // Journal of Nematology. – 1987. – Vol. 19 (1). – P. 44.
207. Linit, M.J. Transmission of pinewood nematode through feeding wounds of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) / M.J. Linit // Journal of Nematology. – 1990. – Vol. 22. – № 2. – P. 231-236.
208. Linsley, E.G. The Cerambycidae of North America, Part VII, No. 1: Taxonomy and Classification of the Subfamily Lamiinae, Tribes Parmenini through Acanthoderini / E.G. Linsley, J.A. Chemsak // University of California Publications in Entomology. – 1984. – Vol. 102. – University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California.
209. Linton, D.A. Field techniques for rearing and marking mountain pine beetles for use in dispersal studies / D.A. Linton, L. Safranyik, L.H. McMullen, R.A. Bets // Journal of the Entomological Society of British Columbia. – 1987. – No. 84. – P. 53-56.
210. Lobinger, G. Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae) / G. Lobinger // Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz. – 1994. – T. 67. – № 1. – P. 14-17.
211. Luzzi, M.A. Transmission of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*, to slash pine trees and log bolts by a cerambycid beetle, *Monochamus*

titillator, in Florida / M.A. Luzzi, R.C. Wilkinson, A.C. Tarjan // Journal of Nematology. – 1984. – Vol. 16 (1). – P. 37-40.

212. Malkova, J. Efficacy of ethanedinitrile and hydrogen cyanide on wood infesting insects / J. Malkova, R. Aulicky, M. Dlouhy, V. Stejskal, J. Hnatek, J. Hampl, A. Trocha // Proceedings of the 10th International Conference on Controlled Atmosphere and Fumigation in Stored Products (CAF2016) / S. Navarro, D.S. Jayas, K. Alagusundaram (Eds.). – CAF Permanent Committee Secretariat, Winnipeg, Canada. – 2016. – P. 477-478.

213. Mallez, S. Inference of the worldwide invasion routes of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* using approximate Bayesian computation analysis / S. Mallez, C. Castagnone, E. Lombaert, P. Castagnone-Sereno, T. Guillemaud // Peer Community Journal. – 2021. – T. 1.

214. Mamiya, Y. Behavior of pine wood nematodes in pine wood in early stages of the disease development / Y. Mamiya // Transactions Meeting Japanese Forest Society. – 1975. – Vol. 86. – P. 285-286.

215. Mamiya, Y. Description of *Bursaphelenchus lignicolus* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from pine wood and histopathology of nematode-infested trees / Y. Mamiya, T. Kiyohara // Nematologica. – 1972. – Vol. 18. – P. 120-124.

216. Mamiya, Y. Fecundity and reproductive rate of *Bursaphelenchus lignicolus* / Y. Mamiya, M. Furukawa // Japanese Journal of Nematology. – 1977. – P. 6-9.

217. Mamiya, Y. Pathology of the pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus* / Y. Mamiya // Annual Review of Phytopathology. – 1983. – Vol. 21. – P. 201-220. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.21.090183.001221>

218. Mamiya, Y. The life history of the pinewood nematode *Bursaphelenchus lignicolus* / Y. Mamiya // Japanese Journal of Nematology. – 1975. – Vol. 5. – P. 16-25.

219. Mamiya, Y. The pine wood nematode / Y. Mamiya // Plant and insect nematodes. – 1984. – P. 589-627.

220. Mathiesen, A. Über einige mit Borkenkäfern assoziierte Bläuepilze in Schweden / A. Mathiesen // Oikos. – 1950. – P. 275-308.

221. Melakeberhan, H. Relationship of *Bursaphelenchus xylophilus* population density to mortality of *Pinus sylvestris* / H. Melakeberhan, J.M. Webster // Journal of Nematology. – 1990. – Т. 22. – № 3. – P. 297.
222. Meteoblue. Архив погоды, роза ветров п Шуя, Республика Карелия, Россия. – URL: <https://www.meteoblue.com/ru/historyclimate> (дата обращения: 01.11.2024).
223. Meurisse, N. Quantifying dispersal of a non-aggressive saprophytic bark beetle / N. Meurisse, S. Pawson // PloS one. – 2017. – Vol. 12 (4). – P. e0174111.
224. Moens, M. The pinewood nematode: Development of a sampling, extraction and identification method. Final report FAIR1-CT95-0034 EU research project. – 2000. – P. 102.
225. Mota, M. Pine wilt disease in Portugal / M. Mota, C.M. Paulo // Pine wilt disease. – Springer, Japan. – 2009. – P. 33-39.
226. Mota, M. Pine wilt Disease: A worldwide Threat to Forest Ecosystems / M. Mota, P. Vieira (Eds.). – Portugal: Springer. – 2008. – 405 p.
227. Mota, M.M. First record of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe / M.M. Mota, H. Braasch, M.A. Bravo, A.C. Penas, W. Burgermeister, K. Metge, E. Sousa // Nematology. – 1999. – Vol. 1. – P. 727-734.
228. Mota, M.M. Pine wilt disease and the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / M.M. Mota, K. Futai, P. Vieira // Integrated management of fruit crops nematodes. – 2009. – P. 253-274.
229. Myers R.F. Pathogenesis in pine wilt caused by pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / R.F. Myers // Journal of Nematology. – 1988. – Vol. 20 (2). – P. 236.
230. Najar-Rodriguez, A.J. Developing new fumigation schedules for the phytosanitary treatment of New Zealand export logs: comparative toxicity of two fumigants to the burnt pine longhorn beetle, *Arhopalus ferus* / A.J. Najar-Rodriguez, M.K.D. Hall, A.R. Adlam, A.J. Hall, S.B. Burgess, K.G. Somerfield, B.B.C. Page, D.W. Brash // New Zealand Plant Protection. – 2015. – Vol. 68. – Pp. 19-25.

231. Necibi, S. Effect of *Monochamus carolinensis* on *Bursaphelenchus xylophilus* dispersal stage formation / S. Necibi, M.J. Linit // Journal of Nematology. – 1998. – Vol. 30. – Pp. 246-254.
232. Nickle, W.R. On the taxonomy and morphology of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhrer, 1934; Nickle, 1970) / W.R. Nickle, A.M. Golden, Y. Mamiya, W.P. Wergin // Journal of Nematology. – 1981. – Vol. 13 (3). – Pp. 385-393.
233. Nunn, G. Nematode molecular evolution: an investigation of evolutionary patterns among nematodes based upon DNA sequences / G. Nunn // Ph.D. Thesis, University of Nottingham, Nottingham, UK. – 1992. – 187 p.
234. Økland, B. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe / B. Økland, D. Flø, M. Schroeder, P. Zach, D. Cocos, P. Martikainen, J. Siitonen, M.Y. Mandelshtam, D. Musolin, S. Neuvonen, J. Vakula, C. Nikolov, A. Lindelöw, K. Voolma // Agricultural and Forest Entomology. – 2019. – Vol. 21. – № 3. – Pp. 286-298.
235. Paine, T.D. Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems / T.D. Paine, F. Lieutier // Springer International Publishing. – 2016. – Pp. 352-354.
236. Park, C.G. Comparison of Ethanedinitrile (C₂N₂) and Metam Sodium for Control of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchidae) and *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in Naturally Infested Logs at Low Temperatures / C.G. Park, J-H. Cho, J.K. Son, B-H. Lee, Y. Ren // Journal of Economic Entomology. – 2014. – Vol. 107. – № 6. – Pp. 2055-2060.
237. Park, C.G. Ethanedinitrile (C₂N₂): Timber and log fumigation update / C.G. Park, J-H. Cho, M. Yoo, B-S. Kim, B-H. Lee, Y. Ren // Proceedings of the 9th International Conference on Controlled Atmosphere and Fumigation in Stored Products, Antalya, Turkey / S. Navarro, H.J. Banks, D.S. Jayas, C.H. Bell, R.T. Noyes, A.G. Ferizli, M. Emekci, A.A. Isikber, K. Alagusundaram (Eds.). – ARBER Professional Congress Services, Turkey. – 2012. – Pp. 421–425.

238. Penas, A.C. Precision and selection of extraction methods of aphelenchoid nematodes from maritime pine wood, *Pinus pinaster* L. / A.C. Penas, L.S. Dias, M.M. Mota // *Journal of Nematology*. – 2002. – Vol. 24 (1). – Pp. 62-65.

239. Penas, A.C. Species of *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Nematoda: Parasitaphelenchidae) and other nematode genera associated with insects from *Pinus pinaster* in Portugal / A.C. Penas, M.A. Bravo, P. Naves, L. Bonifácio, E. Sousa, M. Mota // *Annals of Applied Biology*. – 2006. – Vol. 148 (2). – Pp. 121-131.

240. Pereira, F. New insights into the phylogeny and worldwide dispersion of two closely related nematode species, *Bursaphelenchus xylophilus* and *Bursaphelenchus mucronatus* / F. Pereira, C. Moreira, L. Fonseca, B. van Asch, M. Mota, I. Abrantes, A. Amorim // *PLoS One*. – 2013. – T. 8. – № 2. – C. e56288.

241. Petrov, A.V. Trophic specialization features of bark beetle *Ips hauseri* Reitter, 1895 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in coniferous forests of Kazakhstan / A.V. Petrov, O.A. Kulinich // *Euroasian Entomological Journal*. – 2025. – Vol. 23 (5). – P. 283-286. DOI: 10.15298/euroasentj.23.05.07.

242. Pfeffer A. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae) / A. Pfeffer. – Prague. – 1995. – 310 p.

243. Polyanina, K.S. Brief Review of the associations of xylobiont nematodes with bark beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) / K.S. Polyanina, M.Yu. Mandelshtam, A.Yu. Ryss // *Entomological Review*. – 2019. – Vol. 99 (5). – P. 598-614.

244. Pranamornkith, T. Effect of fumigant dose timber moisture content endgrain sealing and chamber load factor on sorption by sawn timber fumigated with ethanedinitrile / T. Pranamornkith, M.K.D. Hall, A.R. Adlam, K.G. Somerfield, B.B.C. Page, A.J. Hall, D.W. Brash // *New Zealand Plant Protection*. – 2014b. – Vol. 67. – P. 66-74.

245. Pranamornkith, T. Ethanedinitrile potential methyl bromide alternative to control *Arhopalus fesus* (Mulsant) in New Zealand sawn timber exports / T. Pranamornkith, M.K.D. Hall, A. Najar-Rodriguez, A.R. Adlam, K.G. Somerfield, B.B.C. Page, D.W. Brash // *New Zealand Plant Protection*. – 2014a. – Vol. 67. – P. 75-79.

246. Redfern, D.B. Dieback and death of larch caused by *Ceratocystis laricicola* sp. nov. following attack by *Ips cembrae* / D.B. Redfern, J.T. Stoakley, H. Steele, D.W. Minter // *Plant Pathology*. – 1987. – Vol. 36 (4). – P. 467-480.
247. Reid, T.G. Fluorescent powder marking reduces condition but not survivorship in adult mountain pine beetles / T.G. Reid, M.L. Reid // *Canadian Entomologist*. – 2008. – Vol. 140 (5). – P. 582-588. doi:10.4039/n08-035
248. Ren, Y. Penetration of methyl bromide, sulfuryl fluoride, ethanedinitrile and phosphine into timber blocks and the sorption rate of the fumigants / Y. Ren, B. Lee, B. Padovan // *Journal of Stored Products Research*. – 2011. – Vol. 47 (2). – P. 63-68.
249. Ren, Y.L. Toxicity of Ethanedinitrile (C₂N₂) to timber or wood related insect pests / Y.L. Ren, H. Dowsett, Y.J. Wang, X. Wang, A.V. Barak // *Proceedings of the International Research Conference on Methyl bromide Alternatives and Emissions Reductions*, October 31 – November 3, San Diego, USA. – 2005. – P. 86.1 – 86.3.
250. Repe, N.A. Ophiostomatoid fungi associated with three spruce-infesting bark beetles in Slovenia / N.A. Repe, T. Kirisits, B. Piškur, M. Groot, B. Kump, M. Jurc // *Annals of Forest Science*. – 2013. – Vol. 70 (7). – P. 717-727.
251. Resnerová, K. Relationships between the fecundity of bark beetles and the presence of antagonists / K. Resnerová, J. Schovánková, J. Horák, J. Holuša // *Scientific Reports*. – 2022. – Vol. 12. – № 1. – P. 75-73.
252. Robertson, L. Incidence of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* Steiner & Buhrer, 1934 (Nickle, 1970) in Spain / L. Robertson, S. Cobacho Arcos, M. Escuer, R. Santiago Merino, G. Esparrago // *Nematology*. – 2011. – Vol. 13. – P. 755-757.
253. Robertson, L. Potential insect vectors of *Bursaphelenchus* sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in Spanish pine forests / L. Robertson, A. Garcia-Alvarez, S. Cobacho Arcos, M.A. Díez-Rojo, J. Mansilla, R. Sanz, C. Martínez, M. Escuer, L. Castresana, A. Notario, A. Bello, M. Arias // *Pine wilt disease: a worldwide threat to forest ecosystems*. – Dordrecht: Springer Netherlands. – 2008. – P. 221-234.

254. Robinson, A.F. Accelerated movement of nematodes from soil in Baermann funnels with temperature gradients / A.F. Robinson, C.M. Heald // *Journal of Nematology*. – 1989. – Vol. 21. – P. 370-378.
255. Rodrigues, J.M. Pine wilt disease: historical overview / J.M. Rodrigues, E. Sousa, I. Abrantes // *Pine wilt disease in Europe: Biological interactions and integrated management* / E. Sousa, F. Vale, I. Abrantes (Eds.). – Lisboa: FNAPF-Federação Nacional das Associações de Proprietários Florestais. – 2015. – P. 13-32.
256. Rühm, W. Die Nematoden der Ipiden / W. Rühm // *Parasitologische Schriftenreihe*. – 1956. – Vol. 6. – P. 1-437.
257. Ryss A. Express technique to prepare collection slides of nematodes / A. Ryss // *Zoosystematica Rossica*. – 2003. – T. 11. – P. 257-260.
258. Ryss A. The most simple techniques for detection and laboratory cultivation of woody plant wilt nematodes / A. Ryss // *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. – 2015. – T. 211. – P. 287-295 (in Russian with English summary).
259. Ryss A.Y. Symbiosis of nematodes, fungi and beetle vectors / A.Y. Ryss // *Nematology*. – 2025. – T. 1. – № aop. – P. 1-15. DOI: 10.1163/15685411-bja10449.
260. Ryss, A. A synopsis of genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species / A. Ryss, P. Vieira, M. Mota, O. Kulinich // *Nematology*. – 2005. – Vol. 7. – P. 393-458.
261. Ryss, A. Express technique to prepare collection slides of nematodes / A. Ryss // *Zoosyst Rossica*. – 2002. – Vol. 11. – № 2. – P. 257-260.
262. Ryss, A. The analysis of climatic and biological parameters for the pest spread risk modelling of the wood nematode species *Bursaphelenchus* sP. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea) / A. Ryss, M.V. Mokrousov // *Parazitologiya*. – 2014. – Vol. 48 (6). – P. 454-460 (In Russian).
263. Ryss, A. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species / A. Ryss, P. Viera, M. Mota, O. Kulinich // *Nematology*. – 2005. – Vol. 7 (3). – P. 393-458.
264. Ryss, A.Y. New Records of Wood-and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of *Bursaphelenchus zvyagintsevi* sp. n.

(Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia / A.Y. Ryss, S.A. Subbotin // Plants. – 2023. – Vol. 12. – № 2. – P. 382.

265. Ryss, A.Y. Wood-Inhabiting Nematode, *Bursaphelenchus ussuriensis* sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae) from David Elm, with Molecular Phylogeny of the Genus Based on Partial Mitochondrial Genomes / A.Y. Ryss, S. Álvarez-Ortega, B.D. Efeykin, I.A. Kerchev, K.S. Polyanina, A.I. Solovyeva, S.A. Subbotin // Plants. – 2025. – Vol. 14. – P. 93.

266. Ryss, A.Yu. *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. (Nematoda: Anguinoidea) from the Primorsky Krai of Russia with a tabular key to the genus *Sychnotylenchus* Rühm, 1956 / A.Yu. Ryss, A.A. Chalkin, S.A. Subbotin // Nematology. – 2024. – Vol. 0. – P. 1-22. DOI: 10.1163/15685411-bja10358.

267. Safranyik, L. An empirical approach to modeling the local dispersal of the mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae* Hopk.) (Col., Scolytidae) in relation to sources of attraction, wind direction and speed / L. Safranyik, R. Silversides, L.H. McMullen, D.A. Linton // Journal of Applied Entomology. – 1989. – Vol. 108. – P. 498-507.

268. Safranyik, L. Dispersal of released mountain pine beetles under the canopy of a mature lodgepole pine stand / L. Safranyik, D.A. Linton, R. Silversides, L.H. McMullen // Journal of Applied Entomology. – 1992. – Vol. 113. – P. 441-450.

269. Salom, S.M. Flight behavior of scolytid beetle in response to semiochemicals at different wind speeds / S.M. Salom, J.A. McLean // Journal of Chemical Ecology. – 1991. – Vol. 17 (3). – P. 647-661.

270. Sanchez-Husillos, E. Effectiveness of mass trapping in the reduction of *Monochamus galloprovincialis* Olivier (Col.: Cerambycidae) populations / E. Sanchez-Husillos, I. Etxebeste, J. Pajares // Journal of Applied Entomology. – 2015. – Vol. 139. – № 10. – P. 747-758.

271. Sato, H. Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhrer) Nickle (Nematoda, Aphelenchoididae) by *Monochamus saltuarius* (Gebler) (Coleoptera, Cerambycidae) / H. Sato, S. Takeshi, M. Kobayashi // J. Jpn. For. Soc. – 1987. – Vol. 69. – P. 492-496.

272. Schauer-Blume, M. *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda, Aphelenchoididae) an Laubbäumen in Deutschland / M. Schauer-Blume // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. – 1987. – Vol. 39 (10). – P. 152-154.

273. Schauer-Blume, M. Vorkommen von Kiefernematoden (*Bursaphelenchus* sp.) in der Bundesrepublik Deutschland? / M. Schauer-Blume, D. Sturhan // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. – 1989. – Vol. 41 (8/9). – P. 133-136.

274. Schröder, T. Guidance on sampling to detect pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* in trees, wood and insects / T. Schröder, D.G. McNamara, V. Gaar // EPPO Bulletin. – 2009. – Vol. 39 (2). – P. 179-188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2009.02287.x>.

275. Schroeder, L.M. Transmission of *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda) to branches and bolts of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* by the cerambycid beetle *Monochamus sutor* / L.M. Schroeder, C. Magnusson // Scandinavian Journal of Forest Research. – 1992. – Vol. 7. – P. 107-112.

276. Seabright, K. Efficacy of methyl bromide and alternative fumigants against pinewood nematode in pine wood samples / K. Seabright, A. Davila-Flores, S. Myers, A. Taylor // Journal of Plant Diseases and Protection. – 2020. – Vol. 127. – P. 393-400.

277. Selikhovkin, A.V. Relationship of dendrobiontic insects, fungi and nematodes and their role in the weakening and death of host plants / A.V. Selikhovkin, A.Yu. Ryss, D.A. Shabunin, V.V. Anton, M.B. Martirova, M.Yu. Mandelshtam // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). – 2025. – Vol. 1. – P. 3-15. (in Russian with English abstract and references)

278. Shin, S.C. Pine wilt disease in Korea / S.C. Shin // Pine wilt disease. – Tokyo: Springer Japan. – 2008. – P. 26-32.

279. Shinya, R. Making headway in understanding pine wilt disease: What do we perceive in the postgenomic era? / R. Shinya, H. Morisaka, Y. Takeuchi, K. Futai, M. Ueda // J. Biosci. Bioeng. – 2013. – Vol. 116. – P. 1-8.

280. Siitonen, J. *Ips acuminatus* kills pines in southern Finland / J. Siitonen // Silva Fennica. – 2014. – Vol. 48 (4). – P. 1145.

281. Soma, Y. Effects of some fumigants on pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, infecting wooden packages. 1. Susceptibility of pine wood nematode to methyl bromide, sulfuryl fluoride and methyl isothiocyanate / Y. Soma, H. Naito, T. Misumi, M. Mizobuchi, Y. Tsuchiya, I. Matsuoka, F. Kawakami, K. Hirata, H. Komatsu // Research Bulletin of the Plant Protection Service Japan. – 2001. – Vol. 37. – P. 19-26.

282. Sone, K. Abundance-dependent transmission of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), to the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), adult in its pupal chamber / K. Sone, S.I. Nagano, K. Hata // Journal of Forest Research. – 2011. – Vol. 16. – P. 82-86.

283. Song, X. Impact of pine wilt disease infection on multiple ecosystem services and their trade-offs in subtropical Masson pine forests / X. Song, Z. Jian, K. Wei, X. Wang, W. Xiao // Global Ecology and Conservation. – 2024. – T. 56. – C. e03316.

284. Sousa, E. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal / E. Sousa, M.A. Bravo, J. Pires, P. Naves, A.C. Penas, L. Bonifácio, M.M. Mota // Nematology. – 2001. – Vol. 3 (1). – P. 89-91.

285. Sousa, E. Management and control of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Portugal / E. Sousa, J.M. Rodrigues, L.F. Bonifácio, P.M. Naves, A. Rodrigues // Nematodes: Morphology, functions and management strategies. – 2011. – P. 157-178.

286. Sousa, E. Preliminary survey for insects associated with *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal / E. Sousa, P. Naves, L. Bonifacio, M.A. Bravo, A.C. Penas, M. Serrao // OEPP/EPPO Bulletin. – 2002. – Vol. 32. – P. 499-502.

287. Sousa, E. Survival of *Bursaphelenchus xylophilus* and *Monochamus galloprovincialis* in pine branches and wood packaging material / E. Sousa, P. Naves, L. Bonifácio, L. Inácio, J. Henriques, H. Evans // EPPO Bulletin. – 2011. – T. 41. – № 2. – C. 203-207.

288. Steiner, G. *Aphelenchoides xylophilus* n. sp., a nematode associated with blue-stain and other fungi in timber / G. Steiner, E.M. Buhner // Journal of Agricultural Research. – 1934. – Vol. 48. – P. 949-951.

289. Stejskal, V. New technology of wood fumigation against bark beetle: First trial results – EDN product used for forest protection in Czech Republic / V. Stejskal, A. Jonas, J. Hnatek, R. Aulicky, M. Mochan, O. Vybiral // Lesnická Práce. – 2017. – Vol. 11. – P. 19-21.

290. Stejskal, V. Nova technologie fumigace dreva proti kurovcum / V. Stejskal, A. Jonas, J. Hnatek, R. Aulicky, M. Mochan, O. Vybiral // Lesnicka prace. – 2017. – Vol. 96 (11). – P. 746-748.

291. Stejskal, V. The effect of EDN on a model non-target organism during fumigation and ventilation of wooden logs under sheet / V. Stejskal, R. Aulicky, O. Vybiral, M. Mochán // Lesnicka prace. – 2019. – Vol. 5. – P. 30-31.

292. Stejskal, V. Wood penetration ability of hydrogen cyanide and its efficacy for fumigation of *Anoplophora glabripennis*, *Hylotrupes bajulus* (Coleoptera), and *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda) / V. Stejskal, O. Douda, M. Zouhar, M. Manasova, M. Dlouhy, J. Simbera, R. Aulicky // International Biodeterioration & Biodegradation. – 2014. – Vol. 86. – P. 189-195.

293. Stevens, M.C. Efficacy of Ethanedinitrile against pinewood nematode in woodchips under field conditions / M.C. Stevens, W. Ye, S. Thalavaisundaram // Forest Products Journal. – 2022. – Vol. 72 (3). – P. 170-174.

294. Susoy, V. Preferential host switching and codivergence shaped radiation of bark beetle symbionts, nematodes of *Micoletzkyia* (Nematoda: Diplogastridae) / V. Susoy, M. Herrmann // Journal of Evolutionary Biology. – 2014. – Vol. 27. – P. 889-898.

295. Sutherland, J.R. A brief overview of the pine wood nematode and pine wilt disease in Canada and the United States / J.R. Sutherland // Pine wilt disease / B.G. Zhao, K. Futai, J.R. Sutherland, Y. Takeuchi (Eds.). – Tokyo: Springer. – 2008. – P. 13-17. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_3.

296. Sutherland, J.R. Canadian conifers as hosts of the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*): results of seedling inoculations / J.R. Sutherland, F.M.

Ring, J.E. Seed // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 1991. – Vol. 6 (1-4). – P. 209-216. <https://doi.org/10.1080/02827589109382662>.

297. Takeuchi, Y. Host fate following infection by PWN / Y. Takeuchi // *Pine wilt disease* / B.G. Zhao, K. Futai, J.R. Sutherland, Y. Takeuchi (Eds.). – Springer Japan, Tokyo. – 2008. – P. 235-250.

298. Tenkáčová, I. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice / I. Tenkáčová, J. Mituch // *Lesnícký časopis*. – 1986. – Vol. 32. – № 5. – P. 381-387. (In Slovak)

299. Tenkáčová, I. Nematoda of the subbark beetles (Coleoptera: Scolytidae) from the High Tatras / I. Tenkáčová, J. Mituch // *Zbornic Prác o Tataranskom Národnom Parku*. – 1991. – Vol. 31. – P. 173-182.

300. Tenkáčová, I. Nematodes new for the fauna of the Czechoslovak Socialist Republic with the affinity to scolytids (Coleoptera: Scolytidae) / I. Tenkáčová, J. Mituch. – 1987. – P. 281-291 (In Slovak).

301. Togashi, K. Evolutionary change in a pine wilt system following the invasion of Japan by the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* / K. Togashi, S. Jikumaru // *Ecological Research*. – 2007. – Vol. 22. – P. 862-868.

302. Togashi, K. Vector-nematode relationships and epidemiology in pine wilt disease / K. Togashi // *Pine wilt disease* / B.G. Zhao, K. Futai, J.R. Sutherland et al. (Eds.). – Springer, Tokyo. – 2008. – P. 162–183.

303. Tokushige, Y. *Bursaphelenchus* sp. in the wood of dead pine trees / Y. Tokushige, T. Kiyohara // *J. Jpn. For. Soc.* – 1969. – Vol. 51. – P. 193-195.

304. Uzunovic, A. Potential of the fumigant ethanedinitrile to kill the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) and other forest pathogens / A. Uzunovic, S. Kus, A. Hook, I. Leal // *Forest Pathology*. – 2021. – Vol. 00. – P. e12723.

305. Vega, F.E. Bark Beetles: Biology and ecology of native and invasive species / F.E. Vega, R.W. Hofstetter // Academic Press. – 2015. – 640 p.

306. Vicente, C. Pine wilt disease: a threat to European forestry / C. Vicente, M. Espada, P. Vieira, M. Mota // *European Journal of Plant Pathology*. – 2012. – Vol. 133. – P. 89-99.

307. Vicente, C.S.L. Bacteria associated with the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* collected in Portugal / C.S.L. Vicente, F. Nascimento, M. Espada, M. Mota, S. Oliveira // Antonie van Leeuwenhoek. – 2011. – Vol. 100. – P. 477–481.
308. Vilagiova, I. Helminths of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) in Slovakia / I. Vilagiova // PhD. Thesis. Helminthological Institute of Slovak Academy of Sciences, Košice. – 1990. – P. 118 (In Slovak).
309. Villari, C. Fungi associated with the pine engraver beetle *Ips acuminatus* and their interactions with the host tree / C. Villari. – 2012.
310. Wang, J. *Bursaphelenchus paraburgeri* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in packaging wood from Malaysia / J. Wang, J. Gu // Nematology. – 2012. – Vol. 14 (1). – P. 39-50. DOI: 10.1163/138855411X575449.
311. Wang, M. Morphological Anatomy, Developmental Characteristics of the Reproductive System in *Arhopalus rusticus* (Coleoptera: Cerambycidae) and Their Impacts on the Transmission Potential of *Bursaphelenchus xylophilus* (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) / M. Wang, G. Ren, J. Wang, K. Zhong, Z. Chang, D. Li, X. Zhang // Forests. – 2025. – T. 16. – № 12. – C. 1754.
312. Weiser, J. Contributions to the knowledge of *Ips typographus* parasites, I / J. Weiser // Věstník Československé Zoologické společnosti. – 1954. – Vol. 19. – P. 217-224.
313. Weiser, J. *Larssoniella duplicati* n. sp. (Microsporidia, Unikaryonidae), a newly described pathogen infecting the double-spined spruce bark beetle, *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in the Czech Republic / J. Weiser, J. Holuša, Z. Žižka // Journal of Pest Science. – 2006. – Vol. 79. – P. 127-135.
314. Weiser, J. Parasitic nematodes of the insects / J. Weiser, Z. Mracek // Prague, Czech Republic (Academia). – 1988. – P. 258.
315. Wingfield, M.J. A comparison of the mycophagous and the phytophagous phases of the pine wood nematode / M.J. Wingfield // Pathogenicity of the Pine Wood Nematode Symposium Series, APS Press. The American Phytopathological Society, St Paul. – 1987. – P. 81-90.

316. Wingfield, M.J. Comparison of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* from pine and balsam fir / M.J. Wingfield, R.A. Blanchette, E. Kondo // European Journal of Forest Pathology. – 1983. – Vol. 13. – P. 360-372.
317. Wingfield, M.J. Is the pine wood nematode an important pathogen in the United States? / M.J. Wingfield, R.A. Blanchette, T.H. Nicholls // Journal of Forestry. – 1984. – T. 82. – № 4. – P. 232-235.
318. Wingfield, M.J. Is the pine wood nematode an important pathogen in the United States? / M.J. Wingfield, R.A. Blanchette, T.H. Nicholls // Journal of Forestry. – 1984. – Vol. 82. – P. 232-235.
319. Wingfield, M.J. The pine wood nematode: a comparison of the situation in the United States and Japan / M.J. Wingfield, R.A. Blanchette, T.H. Nicholls, K. Robbins // Canadian Journal of Forest Research. – 1982. – Vol. 12 (1). – P. 71-75.
320. Witrylak, M. Studies of the biology, ecology, phenology, and economic importance of *Ips amitinus* (Eichh.) (Col., Scolytidae) in experimental forests of Krynica (Beskid Sądecki, southern Poland) / M. Witrylak // Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria. – 2008. – Vol. 7. – № 1. – P. 75-92.
321. Wood, S.L. Hosts of Scolytidae and Platypodidae / S.L. Wood, D.E. Bright Jr. // Great Basin Naturalist Memoirs. – 1992. – T. 13. – № 1. – P. 12.
322. Xu, Q. Pine Wilt Disease in Northeast and Northwest China: A Comprehensive Risk Review / Q. Xu, X. Zhang, J. Li, J. Ren, L. Ren, Y. Luo // Forests. – 2023. – Vol. 14. – P. 174. <https://doi.org/10.3390/f14020174>.
323. Yang, B. Distribution of the pinewood nematode in China and susceptibility of some Chinese and exotic pines to the nematode / B. Yang, Q. Wang // Canadian Journal of Forest Research. – 1989. – Vol. 19. – P. 1527-1530.
324. Ye, J.-R. Epidemic Status of Pine Wilt Disease in China and Its Prevention and Control Techniques and Counter Measures / J.-R. Ye // Sci. Silvae Sin. – 2019. – Vol. 55. – P. 1-10.
325. Ye, J.-R. Research progress of pine wilt disease / J.-R. Ye, X.-Q. Wu // For. Pest Dis. – 2022. – Vol. 3. – P. 1-11.

326. Yi, C.K. First finding of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhrer) Nickle and its insect vector in Korea / C.K. Yi, B.H. Byun, J.D. Park, S.I. Yang, K.H. Chang // Research Reports of the Forestry Research Institute (Seoul). – 1989. – No. 38 (13). – P. 141-149.
327. Zakladnoy, G.A. Entomotoxicity of ethanedinitrile in wood / G.A. Zakladnoy // Entomological Review. – 2018. – Vol. 98 (3). – P. 272-274.
328. Zamora, P. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* causing pine wilt disease on *Pinus radiata* in Spain / P. Zamora, V. Rodríguez, F. Renedo, A.V. Sanz, J.C. Domínguez, G. Pérez-Escolar, J. Miranda, B. Álvarez, A. González-Casas, E. Mayor, M. Dueñas, A. Miravalles, A. Navas, L. Robertson, A.B. Martín // Plant Disease. – 2015. – Vol. 99 (10). – P. 1449-1449. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-15-0252-PDN>.
329. Zhao, B. Pine wilt disease in China / B. Zhao // Pine wilt disease / B.G. Zhao, K. Futai, J.R. Sutherland, Y. Takeuchi (Eds.). – Springer Japan, Tokyo. – 2008. – P. 18–25.
330. Zhao, B.G. Distribution and pathogenicity of bacteria species carried by *Bursaphelenchus xylophilus* in China / B.G. Zhao, H.L. Wang, S.F. Han, Z.M. Han // Nematology. – 2003. – T. 5. – № 6. – P. 899-906.

ПРИЛОЖЕНИЯ

1. Распространение и карантинный статус короедов рода *Ips* для различных стран мира

Вид короеда	Распространение	Растение-хозяин	Карантинный статус
<i>Ips acuminatus</i> (Gyllenhal) Короед вершинный	Россия, Беларусь, Украина, Молдова, Казахстан; Европа, Сирия, сев. Монголия, п-ов Корея, сев. Китай, Таиланд, Япония.	<i>Pinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Abies</i> , <i>Larix</i>	Турция - A2
<i>I. amitinus</i> (Eichhoff) Короед многоходый (союзный)	Россия: (Карелия, Ленинградская, Новгородская, Брянская, Кемеровская, Томская обл.); Украина; Литва, Латвия, Эстония, Сев. и Юж. Европа, Малая Азия	<i>Picea</i> , <i>Pinus</i> , <i>Abies</i> , <i>Larix</i>	ЮАР, Иордания - A1; Тунис – карантинный вредитель; ЕС – защищенные зоны (Аппех III)
<i>I. cembrae</i> Heer Короед листовенничный (западноевропейский)	Россия (сев. и центральный районы европ. части), Европейские страны	<i>Larix</i> , <i>Pinus</i> , <i>Picea</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания, Турция - A1; ЕС – защищенные зоны (Аппех III)
<i>I. confusus</i> (LeConte) Сосновый короед	Мексика, США	<i>Pinus edulis</i> , <i>Pinus monophyll</i> , <i>Picea pungens</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания, Грузия, Турция, ЕОКЗР – A1
<i>I. paraconfusus</i> Lanier Калифорнийский пятиглавый гравер	США	<i>Pinus</i>	Грузия, Турция – A1
<i>I. lecontei</i> Swaine Аризонский пятиглавый гравер	Белиз, Сальвадор, Гватемала, Гондурас, Мексика, США	<i>Pinus sp.</i> , <i>Pinus ponderosa</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания, Грузия, Турция, ЕОКЗР – A1

Вид короеда	Распространение	Растение-хозяин	Карантинный статус
<i>I. duplicatus</i> (Sahlberg, 1836) Короед двойник	Россия (европ. часть, Сибирь, Дальний Восток); Беларусь, Украина, сев. Казахстан; Сев. и Центр. Европа, Монголия, Китай, Япония	<i>Pinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Abies</i> , <i>Larix</i>	Марокко – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания, Турция – А1; ЕС – защищенные зоны (Annex III)
<i>I. hauseri</i> Reitter Короед горный киргизский	Казахстан, Киргизия, Китай, Турция, Таджикистан.	<i>Larix</i> , <i>Pinus</i> , <i>Picea</i>	Украина – А1; ЕОКЗР – А2
<i>I. sexdentatus</i> (Boerger) Короед шестизубый стенограф	Россия (европ. часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток); Беларусь, Украина, Казахстан; Европа, Малая Азия, Монголия, Китай, п-ов Корея, Япония; Таиланд, Бирма, Сев. Америка	<i>Pinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Abies</i> , <i>Larix</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания – А1; Турция – А2; ЕС – защищенные зоны (Annex III)
<i>I. subelongatus</i> (Motschulsky) Короед большой листовенничный	Россия, Китай, Япония, КНДР, Южная Корея, Монголия, Эстония Финляндия, Украина.	<i>Abies</i> , <i>Larix</i> , <i>Pinus</i> , <i>Picea</i>	Украина – А1; ЕОКЗР – А2 ЕС – защищенные зоны (Annex III)
<i>I. typographus</i> (Linnaeus) Короед большой еловый, типограф	Россия (европ. часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток); Беларусь, Украина, Казахстан; Сев. Африка, Европа, Турция, Монголия, п-ов Корея, сев. Китай, Япония, Сев. Америка	<i>Abies</i> , <i>Larix</i> , <i>Pinus</i> , <i>Picea</i>	Марокко, Тунис, Канада, США, – карантинный вредитель; ЮАР, Уругвай, Иордания, OIRSA – А1; Турция – А2; ЕС – защищенные зоны (Annex III)
<i>I. calligraphus</i> (Germer) Восточный шестизубчатый короед	Канада, США, Доминиканская республика, Ямайка, страны Юж. Америки, Филиппины, Китай	<i>Pinus</i>	Марокко, Тунис – карантинный организм; ЮАР, Иордания, Казахстан, Грузия, Турция, ЕАЭС, ЕОКЗР – А1
<i>I. grandicollis</i> (Eichhoff)	Канада, США, Куба, страны Юж. Америки, Ямайка, Багамские	<i>Pinus</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания,

Вид короеда	Распространение	Растение-хозяин	Карантинный статус
Восточный пятизубчатый короед	острова, Австралия, Китай		Казахстан, Грузия, Турция, ЕАЭС, ЕОКЗР – А1; ЕС - II/A1
<i>I. pini</i> (Say) Орегонский сосновый короед	Канада, Мексика, США	<i>Pinus</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания, Грузия, Турция, ЕАЭС, ЕОКЗР – А1
<i>I. plastographus</i> (LeConte) Калифорнийский короед	Канада, США	<i>Picea</i> , <i>Pinus</i>	Марокко, Тунис – карантинный вредитель; ЮАР, Иордания, Грузия, Турция, ЕАЭС, ЕОКЗР – А1

2. Список нематод рода *Bursaphelenchus*, зарегистрированных на территории Российской Федерации

ID Генбанк	Место обнаружения	Растение хозяин	Переносчик	Идентификация	Источник
<i>B. africanus</i> Braasch, Gu, Burgermeister, Brandstetter & Metge, 2007					
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.	Нет данных	♂ ♀	Gu, J.; Wang, J.L.; Braasch, H.; Burgermeister, W.; Zheng, J. Description of a new subspecies of <i>Bursaphelenchus africanus</i> (Nematoda: Aphelenchoididae) found in packaging wood from Russia. <i>Nematology</i> 2012, 14, 27–37.
<i>B. borealis</i> Korenchenko, 1980					
Нет данных	Магаданская область РФ	<i>Larix dahurica</i>	Нет данных	♂ ♀	Korentchenko, E.A. (1980). New species of nematodes from the family Aphelenchoididae, parasites of trunk pests of <i>Larix dahurica</i> . <i>Zoologicheskii Zhurnal</i> , 59(12), 1768-1780
Нет данных	Хвойная древесина, из азиатской части России	<i>Pinus</i> sp.	Нет данных	♂ ♀	Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sP. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.
<i>B. crenati</i> Rühm, 1956					
MH668885	Теллермановское участковое лесничество, Воронежская область, Россия	<i>Fraxinus excelsior</i> .	<i>Hylesinus crenatus</i>	♂ ♀	Ryss, A.Y.; Polyanina, K.S.; Petrov, A.V.; Sazonov, A.A.; Mandelshtam, M.Y.; Subbotin, S.A. Report of <i>Bursaphelenchus crenati</i> Rühm, 1956 (Nematoda: Parasitaphelenchinae) from Belarus and Russia with a diagnostic key and phylogeny of the <i>Sexdentati</i> group. <i>For. Pathol.</i> 2019, 49, e12534.
<i>B. eremus</i> Rühm (1956)					
OP854775	Нижний Новгород, Стригино	<i>Q. robur</i>	<i>Scolytus intricatus</i> <i>Plagiontus</i> sp.	♂ ♀	Ryss, A.Y.; Subbotin, S.A. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. <i>Plants</i> 2023, 12, 382.
<i>B. eroshenkii</i> Kolossova, 1998					
Нет данных	Russia (Far East)	<i>Pinus sibirica</i>	Нет данных	♂	Kolossova, N.V. <i>Bursaphelenchus eroshenkii</i> sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae) from the Russian Far East, with a key to some species of <i>Bursaphelenchus</i> Fuchs, 1937. <i>Russ. J. Nematol.</i> 1998, 6, 161–164.

ID Генбанк	Место обнаружения	Растение хозяин	Переносчик	Идентификация	Источник
<i>B. fraudulentus</i> (Rühm, 1956) Goodey 1960					
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> sp.	Нет данных		Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.
OP854779	Москва, Главный ботанический сад РАН	<i>Q. robur</i>	Cerambycidae		Ryss, A.Y.; Subbotin, S.A. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. <i>Plants</i> 2023, 12, 382.
<i>B. fuchsi</i> Kruglik & Eroshenko, 2004.					
Нет данных	Нет данных	<i>Pinus koraiensis</i> ; <i>Pinus brutia</i> .	<i>Orthotomicus erosus</i>		Kruglik, I.A.; Eroshenko, A.S. <i>Bursaphelenchus fuchsia</i> sp. n. (Nematoda: Bursaphelenchidae)—New nematode species from wood of pine <i>Pinus koraiensis</i> , Primorsky Territory. In <i>Paraziticheskie Nematody Rastenii i Nasekomykh</i> ; Sonin, M.D., Ed.; Nauka: Moscow, Russia, 2004; P. 96–99.
<i>B. hellenicus</i> Skarmoutsos, Braasch & Michalopoulou, 1998					
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> sp.	Нет данных		Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.
<i>B. hylobianus</i> Korenchenko, 1980					
Нет данных	Дальний восток РФ	<i>Larix</i> sp.	Нет данных		Korentchenko, E.A. <i>Cryptaphelenchus diversispicularis</i> n. sp. (Tylenchida, Aphelenchoididae)—A new nematode of the bark beetle, <i>Ips subelongatus</i> (Coleoptera: Ipsidae). <i>Parazitologiya</i> 1987, 21, 73–78.
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> sp.	Нет данных		Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.

ID Генбанк	Место обнаружения	Растение хозяин	Переносчик	Идентификация	Источник
<i>B. kolymensis</i> (Korentchenko, 1980) Braasch, Gu & Burgermeister, 2011					
Нет данных	Магадан	<i>Larix gmelinii</i>	<i>Monochamus sutor</i>	♂	Korentchenko, E.A. New species of nematodes from the family Aphelenchoididae, parasites of stem pests of the dahurian larch. <i>Zool. Zhurnal</i> 1980, 59, 1768–1780.
Нет данных	Особи из коллекции Института паразитологии РАН	Нет данных	Нет данных	♂	Magnusson, C.; Kulinich, O.A. A taxonomic appraisal of original description, morphology and status of <i>Bursaphelenchus kolymensis</i> Korentchenko, 1980 (Aphelenchida: Aphelenchoididae). <i>Russ. J. Nematol.</i> 1996, 4, 155–161.
<i>B. leoni</i> Baujard, 1980					
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.	<i>Dryocoetes autographus</i> Ratzeburg	♂	Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.
<i>B. michalskii</i> Tomalak and Filipiak, 2018					
OP854776	Республика Дагестан, Самурский Лес	<i>Ulmus minor</i>	<i>S. jaroschewskii</i>	♂ ♀	Ryss, A.Y.; Subbotin, S.A. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. <i>Plants</i> 2023, 12, 382.
<i>B. mucronatus</i> Mamiya and Enda, 1979					
OP854781	Бурятия, Байкальский заповедник	<i>Abies sibirica</i>	<i>Monochamus Galloprovincialis</i>	♂ ♀	Ryss, A.Y.; Subbotin, S.A. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. <i>Plants</i> 2023, 12, 382.
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.	Нет данных	♂ ♀	Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.

ID Генбанк	Место обнаружения	Растение хозяин	Переносчик	Идентификация	Источник
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> sp.	Нет данных		Braasch, H. First detection of <i>Bursaphelenchus mucronatus</i> Mamiya & Enda, 1979 in Germany and its presence in wood imported from USSR, with further details on the description of the species. <i>Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz Berl.</i> 1991, 27, 209–218.
Нет данных	Приморский край (ДФО)	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> spp	Нет данных		Kulinich, O.A.; Kruglik, A.; Eroshenko, A.; Kolosova, N. Occurrence and distribution of the nematode <i>Bursaphelenchus mucronatus</i> in the Russian Far East. <i>Russ. J. Nematol.</i> 1994, 2, 113–119.
<i>B. paracorneolus</i> Braasch, 2000					
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> sp.	Нет данных		Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.
<i>B. rockyi</i> Wang, Fang, Maria, Gu & Ge, 2019					
Нет данных	Китай, из торфяного мха, импортированного из России.	Нет данных	пчелами, осами и жуками		Wang, X.; Fang, Y.; Maria, M.; Gu, J.; Ge, J. Description of <i>Bursaphelenchus rockyi</i> n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) in peat moss from Russia. <i>Nematology</i> 2019, 21, 253–265.
<i>B. ulmophilus</i> Ryss, Polyanina, Popovichev & Subbotin, 2014					
KR011752	В парках Санкт-Петербурга, Россия,	<i>Ulmus glabra</i>	<i>Scolytus multistriatus</i> и <i>S. scolytus</i>		Ryss, A.Y.; Polyanina, K.S.; Popovichev, B.G.; Subbotin, S.A. Description of <i>Bursaphelenchus ulmophilus</i> sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of <i>Ulmus glabra</i> Huds. in the Russian North West. <i>Nematology</i> 2015, 17, 685–703.
<i>B. ussuriensis</i> Ryss, Álvarez-Ortega, Efeykin, Kerchev, Polyanina, Solovyeva & Subbotin, 2024					
PQ590194.1	Уссурийский государственный природный заповедник, Приморский край	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i> f. <i>suberosa</i>	<i>Scolytus jacobsoni</i>		Ryss, A.Y.; Álvarez-Ortega, S.; Efeykin, B.D.; Kerchev, I.A.; Polyanina, K.S.; Solovyeva, A.I.; Subbotin, S.A. Wood-Inhabiting Nematode, <i>Bursaphelenchus ussuriensis</i> sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae) from David Elm, with Molecular Phylogeny of the Genus Based on Partial Mitochondrial Genomes. <i>Plants</i> 2025, 14, 93.
<i>B. willibaldi</i> Schoenfeld, Braasch & Burgermeister, 2006.					

ID Генбанк	Место обнаружения	Растение хозяин	Переносчик	Идентификация	Источник
Нет данных	Нижний Новгород	<i>Quercus robur</i>	<i>Scolytus intricatus</i>	 	Ryss, A.Y.; Subbotin, S.A. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. <i>Plants</i> 2023, 12, 382.
<i>B. zvyagintsevi</i> Ryss & Subbotin 2023					
OP854777	Хабаровский край, дендрарий Дальневосточного ННХ лесного хозяйства	<i>Fraxinus mandshurica</i>	<i>Hylesinus laticollis</i>	 	Ryss, A.Y.; Subbotin, S.A. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. <i>Plants</i> 2023, 12, 382.
Требуют подтверждения					
<i>B. silvestris</i>					
Нет данных	Дальний Восток РФ	<i>Pinus koraiensis</i>	Нет данных	Неизвестно	Kruglik, I.A. Distribution of nematodes inside trunk and branches of the dead 200 years old pine <i>Pinus koraiensis</i> . In Proceedings of the Fifth English Language International Symposium of the Russian Society of Nematologists, Vladivostok, Russia, 13–17 July 2003.
Нет данных	Дальний Восток РФ	<i>Pinus koraiensis</i>	Нет данных	Неизвестно	Kruglik, I.A. Xylobiont Nematodes of Pines in Primorsky Territory. Ph.D. Thesis, Biologo-Pochvennyi Institut, Far East Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia, 2003.
<i>B. xylophilus</i> (Steiner & Buhrer, 1934) Nickle, 1970					
Нет данных	В российской упаковочной древесине	<i>Pinus</i> sp.; <i>Picea</i> sp.; <i>Larix</i> sp.	Нет данных	 	Braasch, H.; Tomiczek, C.; Metge, K.; Hoyer, U.; Burgermeister, W.; Wulfert, I.; Schonfeld, U. Records of <i>Bursaphelenchus</i> sp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. <i>For. Pathol.</i> 2001, 31, 129–140.

 – морфологический способ идентификации;

 – молекулярный способ идентификации

3. Список видов нематод, ассоциированных с короедами рода *Ips*

Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
<i>I. typographus</i> (Linnaeus, 1758)				
<i>Bursaphelenchus eidmanni</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Abies</i> sp., <i>Larix</i> sp., <i>Picea orientalis</i> , <i>Pinus cedrus</i> . <i>P. sosnowskyi</i>	Грузия	Нет данных	Kurashvili B. E. Parazitofauna ryb basseina reki Kury v predelakh SSSR. – Metsniereba, 1980.
<i>Bursaphelenchus eidmanni</i> (Rühm, 1956)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice //Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>Bursaphelenchus typographi</i> (Kakulia, 1967) Ebsary, 1991	<i>Picea orientalis</i> .	Грузия	Нет данных	Kakulia, G.A., Devdariani, T.G. Nematode fauna of Scolytus scolytus F. in East Georgia. // Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR. 1967. 46, 469-474.
<i>Contortylenchus diplogaster</i> v. Linstow, 1890	Нет данных	Чехия, Германия, Польша, Словакия	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice //Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – С. 381-387. Balazy S. Living organisms as regulators of population density of bark beetles in spruce forest with special reference to entomogenous fungi.-I // Prace Kom. Nauk Roln. Kom. Nauk Lesn. – 1966. – T. 21. – №. 1. – С. 3-50.
<i>Contortylenchus typographi</i> (von Linstow, 1890) Rühm, 1956	<i>Picea orientalis</i> .	Грузия	Нет данных	Burjanadze M. et al. Nematodes associated with bark beetle <i>Ips typographus</i> in Borjomi Gorge //Bull. Georg. Natl. Acad. Sci. – 2015. – T. 9. – №. 1.

Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
<i>Cryptaphelenchus macrogaster</i> (Fuchs, 1937)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами, мальпигиевы сосуды, кишечник	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice //Lesnický časopis. – 1986. – Т. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>Ektaphelenchus typographi</i> (Fuchs, 1930)	Нет данных	Германия	личинка	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
<i>Fuchsnema halleri</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.; Tenkacova, Mituch 1986, 1991
<i>Micoletzkyia buetschlii</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Чехия, Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.; Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice //Lesnický časopis. – 1986. – Т. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>Neoditylenchus major</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice //Lesnický časopis. – 1986. – Т. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>Panagrolaimus dendroctoni</i> (Fuchs, 1932)	<i>Picea orientalis</i>	Грузия	Нет данных	Kurashvili B. E. Parazitofauna ryb bassejna reki Kury v predelakh SSSR. – Metsniereba, 1980.
<i>Parasitorhabditis obtusa</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Австрия, Швейцар, Чехия, Германия, Польша, Словакия, Словения	кишечник	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Weiser, Balazy. S B. S. Analysis of bark beetle mortality in spruce forests in Poland. – 1968.; Andrássy I. A taxonomic review of the suborder Rhabditina (Nematoda: Secernentia). – 1983. – 241 P.

Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
<i>Parasitylenchus dispar</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Чехия, Германия, Польша, Словакия, Словения	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Iridae. – 1956. Balazy. S B. S. Analysis of bark beetle mortality in spruce forests in Poland. – 1968 Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice //Lesnický časopis. – 1986. – Т. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>I. acuminatus</i> (Gyllenhal, 1827)				
<i>Bursaphelenchus</i> sP.	Нет данных	Испания	Нет данных	Robertson L. et al. Potential insect vectors of Bursaphelenchus sP. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in Spanish pine forests //Pine wilt disease: a worldwide threat to forest ecosystems. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2008. – С. 221-234.
<i>Contortylenchus acuminati</i> Rühm, 1956	Нет данных	Германия	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Iridae. – 1956.
<i>Cryptaphelenchus macrogaster acuminati</i> Rühm, 1956	Нет данных	Германия	под элитрами, мальпигиевы сосуды, кишечник	Rühm W. The nematodes of the Iridae. – 1956.
<i>Cryptaphelenchus</i> sP.	Нет данных	Россия	Нет данных	Ryss A. Y., Mokrousov M. V. The analysis of climatic and biological parameters for the pest spread risk modelling of the wood nematode species <i>Bursaphelenchus</i> sP. and <i>Devibursaphelenchus teratospicularis</i> (Rhabditida: Aphelenchoidea) // Parazitologiya. – 2014. – Т. 48. – №. 6. – С. 454-460. data from collections of A.Yu. Ryss and M.V. Mokrousov (2014–2016), in ZIN collection
	<i>Pinus sylvestris</i>			
<i>Micoletzkyia buetschli acuminati</i> (Micoletzky, 1922)	Нет данных	Германия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Iridae. – 1956.
<i>Parasitaphelenchus acuminati</i> Rühm, 1956	Нет данных	Германия	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Iridae. – 1956.
			кишечник	

Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
<i>Parasitorhabditis acuminati</i> (Fuchs, 1937)	Нет данных	Германия	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
			кишечник	
I. subelongatus (Motschulsky, 1860)				
<i>Bursaphelenchus borealis</i> Korentchenko, 1980	<i>Larix dahurica</i>	Россия	Нет данных	Korenchenko E. A. New species of nematodes from the family Aphelenchoididae, parasites of trunk pests of <i>Larix dahurica</i> . – 1980.
	<i>Turcz.</i> ex Trautv.			
I. sexdentatus (Börner, 1776)				
<i>Bursaphelenchus sexdentati</i> Rühm, 1960	<i>Picea orientalis.</i> ,	Грузия	Нет данных	Kurashvili B. E. Parazitofauna ryb basseina reki Kury v predelakh SSSR. – Metsniereba, 1980.
	<i>Pinus sosnowskyi</i>			
<i>Bursaphelenchus sexdentati</i> Rühm, 1960	Нет данных	Германия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
<i>Contortylenchus diplogaster</i> v. Linstow, 1890	Нет данных	Чехия, Германия, Польша, Словакия	гемоцель	Rühm 1956; Tenkacova, Mituch 1986, 1991; Balazy 1966, 1968
<i>Ektaphelenchoides pin</i> (Massey, 1966) Baujard, 1984	<i>Pinus nigra</i>	Италия	гемоцель	d’Errico, G., Fanelli, E., Troccoli, A., Binazzi, F., Landi, S., Roversi, P., & De Luca, F. First record of Ektaphelenchoides pini associated with Ips sexdentatus on Pinus nigra laricio in Italy // Forest Pathology. 2020. 50(4)..
<i>Parasitaphelenchus sexdentati</i> Fuchs, 1937	Нет данных	Чехия, Германия	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
			кишечник	

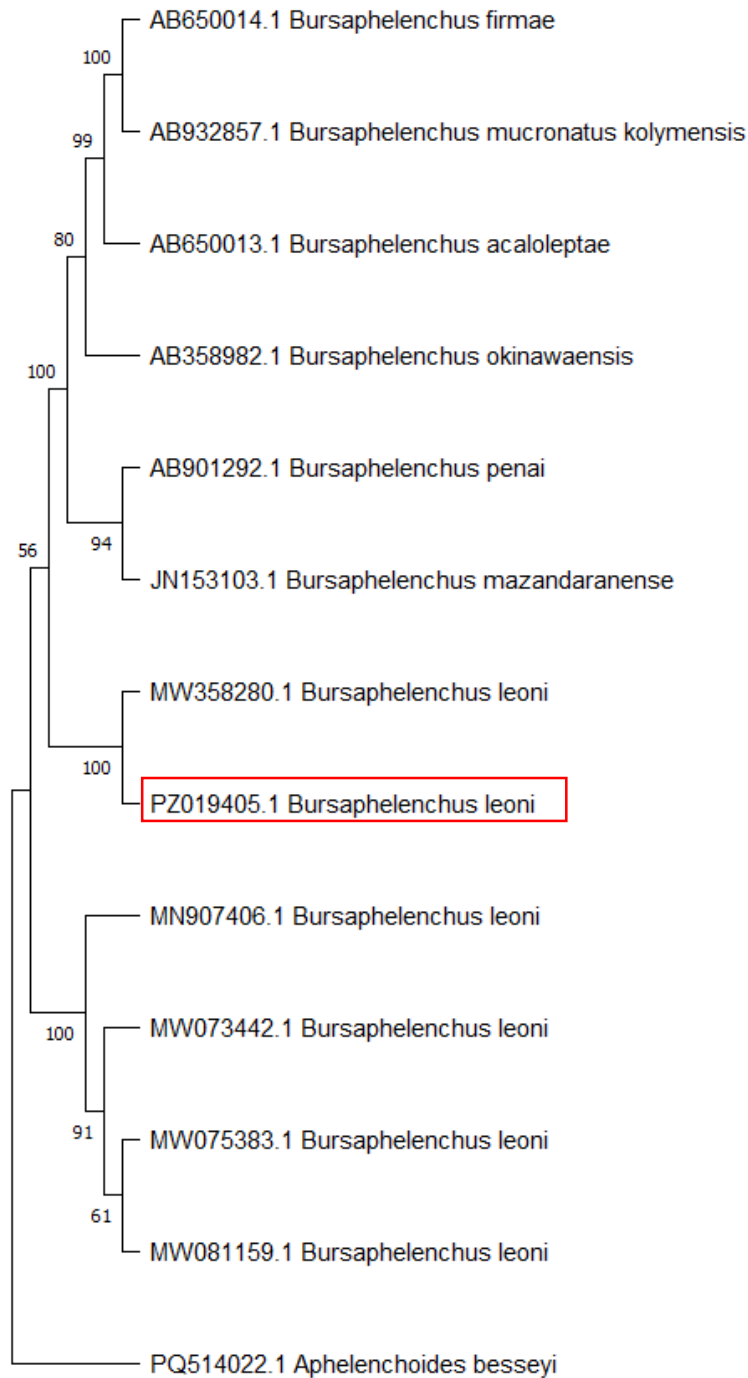
Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
<i>Parasitaphelenchus sexdentati</i> (Fuchs, 1937) Rühm, 1956	Нет данных	Франция	Нет данных	Lieutier F. Le parasitisme d' <i>Ips sexdentatus</i> (Boern.) (Coleoptera: Scolytidae) par les nematodes du genre <i>Parasitaphelenchus</i> Fuchs. Relations avec le parasitisme par <i>Contortylenchus diplogaster</i> (v. Lins.) //Rev Nematol. – 1980. – T. 3. – C. 271-281.
<i>Parasitaphelenchus</i> sp. L	Нет данных	Франция	Нет данных	Lieutier F. Le parasitisme d' <i>Ips sexdentatus</i> (Boern.) (Coleoptera: Scolytidae) par les nematodes du genre <i>Parasitaphelenchus</i> Fuchs. Relations avec le parasitisme par <i>Contortylenchus diplogaster</i> (v. Lins.) //Rev Nematol. – 1980. – T. 3. – C. 271-281.
<i>Plectus rhizophilus</i> de Man, 1880	Нет данных	Словакия	под элитрами	Grucmanová Š., Holuša J. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus <i>Ips</i> (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe //Acta zoologica bulgarica. – 2013. – T. 65. – №. 4. – C. 547-556.
<i>I. amitinus</i> (Eichhoff, 1871)				
<i>Bursaphelenchus eidmanni</i> (Rühm, 1956)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
<i>Contortylenchus amitini</i> Rühm, 1956	Нет данных	Чехия, Германия, Словакия	кишечник	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Grucmanová Š., Holuša J. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus <i>Ips</i> (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe //Acta zoologica bulgarica. – 2013. – T. 65. – №. 4. – C. 547-556.
<i>Ektaphelenchus amitini</i> (Fuchs, 1937)	Нет данных	Германия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
<i>Fuchsnema halleri</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice // Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – C. 381-387
<i>Neoditylenchus major</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice // Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – C. 381-387

Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
Parasitaphelenchus sp.	Нет данных	Россия	из жука, из ходов	Ryss A. Y., Subbotin S. A. New records of wood-and bark-inhabiting nematodes from woody plants with a description of <i>Bursaphelenchus zvyagintsevi</i> sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia //Plants. – 2023. – Т. 12. – №. 2. – С. 382.
<i>Parasitorhabditis amitini</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Германия, Словакия	кишечник	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova, Mituch 1987, 1991
<i>I. cembrae</i> (Heer)				
Contortylenchus sp.	Нет данных	Чехия	гемоцель	Resnerová K. et al. Relationships between the fecundity of bark beetles and the presence of antagonists //Scientific Reports. – 2022. – Т. 12. – №. 1. – С. 7573.
Contortylenchus diplogaster (v. Linstow, 1890) Rühm 1956	Нет данных	Чехия	гемоцель	Grucmanová Š. et al. Nematodes associated with <i>Ips cembrae</i> (Coleoptera: Curculionidae): comparison of generations, sexes and sampling methods //Journal of Applied Entomology. – 2016. – Т. 140. – №. 5. – С. 395-403.
Parasitylenchus dispar (Fuchs, 1915)	Нет данных	Чехия	гемоцель	
Parasitorhabditis obtusa (Fuchs, 1915)	Нет данных	Чехия	кишечник	
Micoletzky sp.	Нет данных	Чехия	на теле	
Cryptaphelenchus cf. macrogaster (Fuchs, 1937)	Нет данных	Чехия	гемоцель	
<i>Contortylenchus diplogaster</i> v. Linstow, 1890	Нет данных	Чехия, Германия, Польша, Словакия	гемоцель	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice // Lesnický časopis. – 1986. – Т. 32. – №. 5. – С. 381-387
<i>Cryptaphelenchus macrogaster</i>	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами мальпигиевы	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.

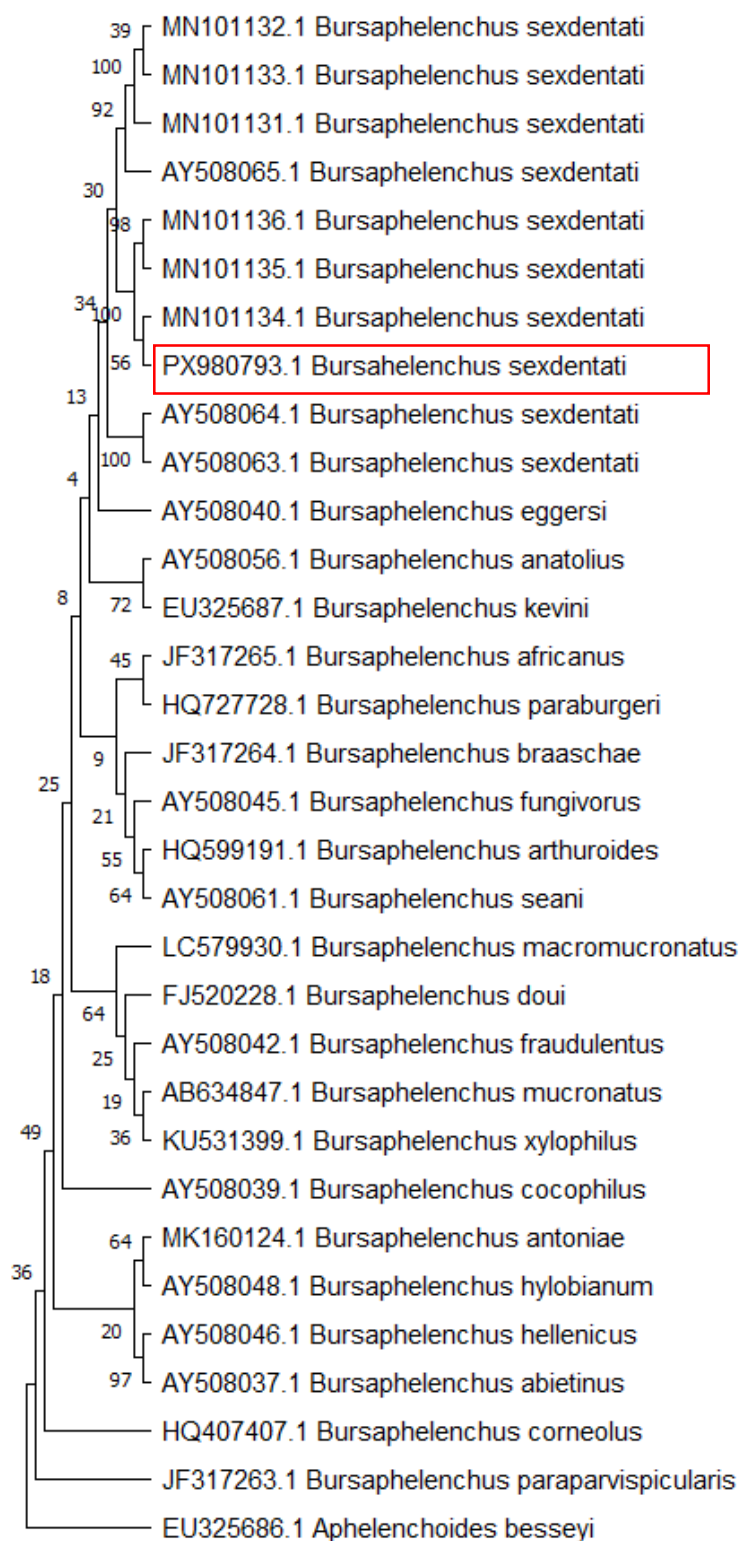
Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
<i>macrogaster</i> (Fuchs, 1937)			сосуды, кишечник	Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice // Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>Fuchsnema halleri</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Германия, Словакия	под элитрами	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956.
<i>Micoletzky buetschlii</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Чехия, Германия, Словакия	под элитрами	Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice // Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – С. 381-387.
<i>Parasitorhabditis obtusa</i> (Fuchs, 1915)	Нет данных	Австрия, Швейцария, Чехия, Германия, Польша, Словакия, Словения	кишечник	Rühm W. The nematodes of the Ipidae. – 1956. Tenkacova I., Mituch J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in Norway spruce in forest park in Košice // Lesnický časopis. – 1986. – T. 32. – №. 5. – С. 381-387 Balazy 1966, 1968,
<i>I. avulsus</i> (Eichhoff, 1868)				
<i>Parasitaphelenchus avulsi</i> (Massey 1958)	Нет данных	Восточный Техас	Нет данных	Coster J. E., Hoffard W. Endoparasitic Nematodes of <i>Ips</i> Bark Beetles in Eastern Texas. – 1976.
<i>I. grandicollis</i> (Eichhoff)				
<i>Bursaphelenchus</i> sp.	Нет данных	Новый Южный Уэльс	Нет данных	Stone C., Simpson J. A. Influence of cell viability of freshly felled <i>Pinus elliottii</i> on the subcortical community associated with <i>Ips grandicollis</i> (Coleoptera: Scolytidae) // Canadian Journal of Forest Research. – 1991. – T. 21. – №. 7. – С. 1006-1011.
<i>Cryptapheilenchus</i> sp.			Нет данных	
<i>Mikoletzky calligraphi</i>			Нет данных	
<i>Parasitorhabditis hastulus</i>			Нет данных	
<i>Rhabditonema</i> sp.			Нет данных	
<i>Contortylenchus grandicollis</i> (Massey 1957) Rühm 1960	Нет данных	Восточный Техас	Нет данных	Coster J. E., Hoffard W. Endoparasitic Nematodes of <i>Ips</i> Bark Beetles in Eastern Texas. – 1976.

Нематода	Растение	Страна	Локализация	Источник
I. calligraphus (Germar)				
Contortylenchus elongatus (Massey 1960) Nickle 1963	Нет данных	Восточный Техас	Нет данных	Coster J. E., Hoffard W. Endoparasitic Nematodes of Ips Bark Beetles in Eastern Texas. – 1976.
Parasitaphelenchus sp.	Нет данных		Нет данных	
I. mannsfeldi Wood & Bright, 1992				
Bursaphelenchus sp.	Нет данных	Испания	Нет данных	Robertson L. et al. Potential insect vectors of Bursaphelenchus sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in Spanish pine forests //Pine wilt disease: a worldwide threat to forest ecosystems. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2008. – С. 221-234.
I. duplicatus Sahlberg, 1836				
Contortylenchus diplogaster v. Linstow, 1890	Нет данных	Чехия	гемоцель	Grucmanová Š., Holuša J., Nermut' J. Nematodes associated with the double-spined bark beetle Ips duplicatus (Coleoptera: Curculionidae) in central Europe // Journal of applied entomology. – 2014. – Т. 138. – №. 10. – С. 723-732.
Cryptaphelenchus cf. Macrogaster (Fuchs, 1937)	Нет данных		в ходах	
Micoletzkyia buetschlii (Fuchs, 1915)	Нет данных		на теле	
Parasitaphelenchus sp.	Нет данных		в ходах	
Parasitorhabditis obtusa (Fuchs, 1915)	Нет данных		кишечник	
Parasitylenchus cf. Aculeatus	Нет данных		гемоцель	

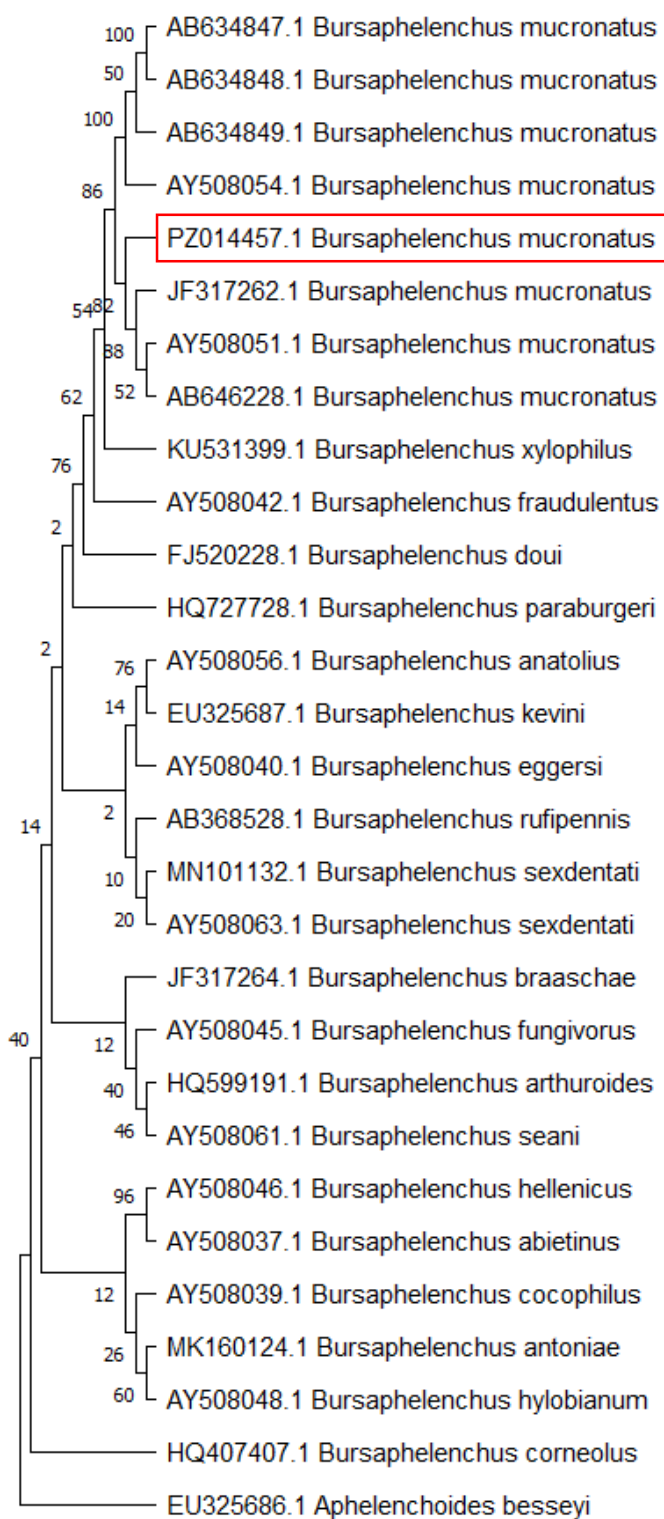
4. Дендрограммы



Дендрограмма сходства нуклеотидных последовательностей нематод *Bursaphelenchus* sp. по участку ядерного генома рРНК 28S. Новая последовательность выделена в рамке.



Дендрограмма сходства нуклеотидных последовательностей нематод *Bursaphelenchus* sp. по участку COI митохондриального генома. Новая последовательность выделена в рамке.



Дендрограмма сходства нуклеотидных последовательностей нематод *Bursaphelenchus* sp. по участку COI митохондриального генома. Новая последовательность выделена в рамке.

5. Морфометрические характеристики *Sychnotylenchus kulinichi* sp.n.

Показатель	Самка		Самец	Личинка (ювенильная особь (dauer))
	Голотип	Паратип	Паратип	Паратип
n	1	5	18	25
L	738	828 ± 157 (626-1030)	754 ± 73 (623-852)	362 ± 31 (313-407)
Max. body diam.	22	25 ± 5 (19-30)	20 ± 3 (15-24)	9 ± 1 (7.5-11.5)
a	33.5	33.2 ± 1.7 (30.6-35.5)	39.0 ± 3.6 (32.1-45.3)	38.7 ± 3.8 (32.8-45.3)
b	6.3	6.9 ± 1.1 (5.5-8.2)	7.0 ± 0.6 (5.6-8.0)	7.0 ± 0.6 (5.6-8.0)
b'	6.0	6.6 ± 1.0 (5.3-7.7)	6.6 ± 0.6 (5.2-7.7)	3.3 ± 0.2 (3.0-3.7)
c	19.9	21.9 ± 1.3 (19.9-23.6)	30.9 ± 2.2 (26.8-33.5)	13.4 ± 3.2 (8.6-19.6)
c'	2.5	2.6 ± 0.2 (2.3-2.9)	1.8 ± 0.2 (1.6-2.0)	5.2 ± 1.0 (4.0-7.0)
Tail	37	37.8 ± 6.8 (28-47)	24.5 ± 2.2 (21-28)	28.7 ± 6.9 (16-38)
Bursa L	—	—	7.2 ± 1.7 (4.5-10.0)	—

Все измерения указаны в мкм и в форме: среднее значение ± s.d.
(диапазон).



Рисунок 5.1 — *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. Самка (фотографии).

А, В - Все тело, С - Область губ, стилет, срединная луковица и секреторно-эксекреторная пора, D - Передняя часть (вся глотка), E - Задний конец: вульва и влагалище, PUS, рудиментарный анус и прямая кишка, хвост, F: Боковое поле впереди вульвы (шесть вырезок), G - Передняя часть тела с передней частью яичника, почти достигающей глотки, H - Задняя часть тела с хвостом, PUS, вульвой, крестаформериями, сперматеккой и яйцеводом. (Масштабные линейки: А, В, G, H = 100 мкм; C-F = 20 мкм.)

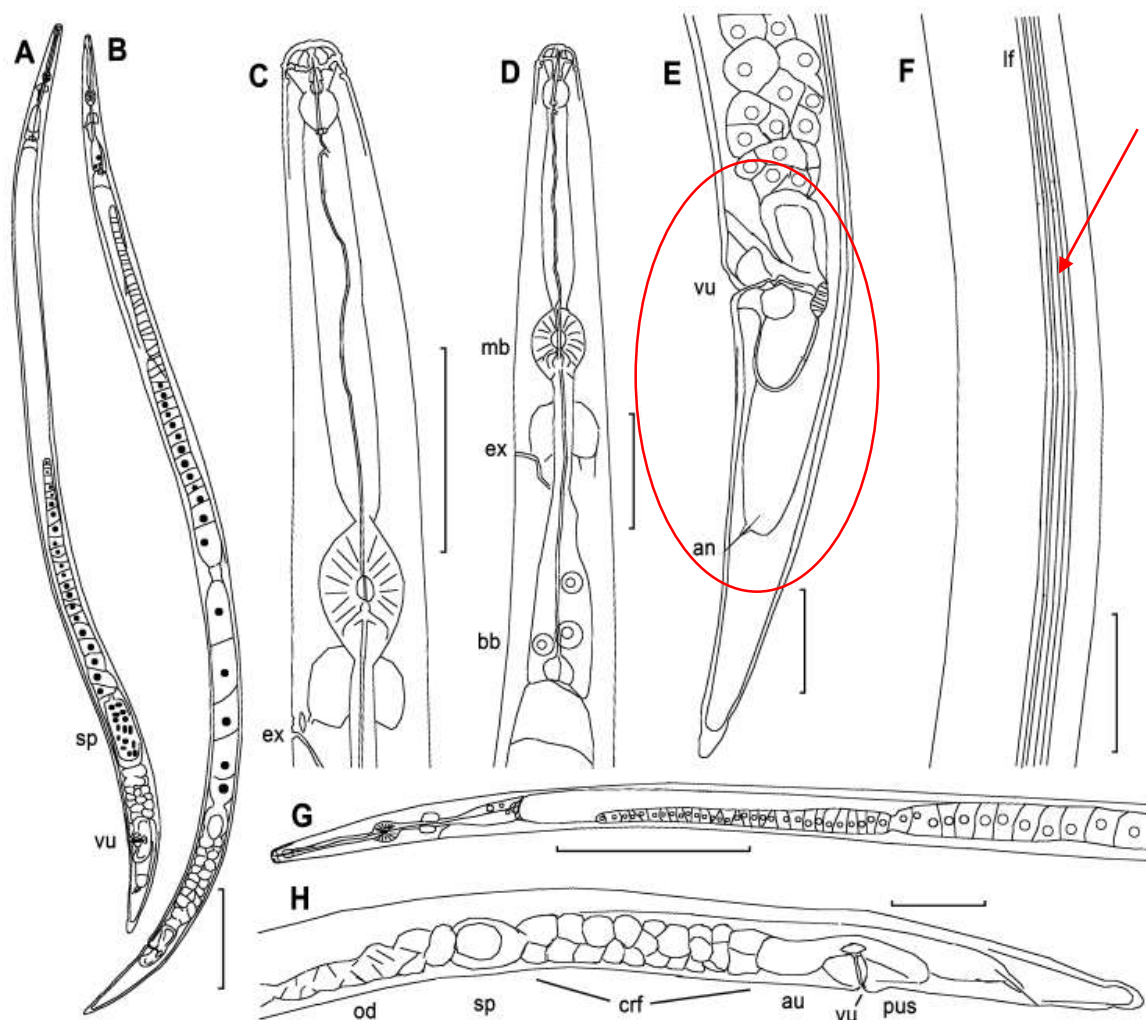


Рисунок 5.2— *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. Самка (рисунки).

А, В - Все тело, С - Область губ, стилет, срединная луковица и секреторно-эксекреторная пора (ex), D - Передняя часть (общая глотка; mb: срединная луковица; bb: базальная луковица), E: Задний конец с вульвой (vu) и влагалищем, PUS, рудиментарный анус (an) и прямая кишка, хвост, F - Боковое поле впереди вульвы (шесть вырезок), G - Передняя часть тела с передней частью яичника, почти достигающей глотки, H - Задняя часть тела (au: передняя матка; crf: крустаформерия; pus: поствульвальный маточный мешок; sp: сперматека; od: яйцевод, vu: вульва). (Масштабные линейки: А, В, G, H = 100 мкм; C-F = 20 мкм.)

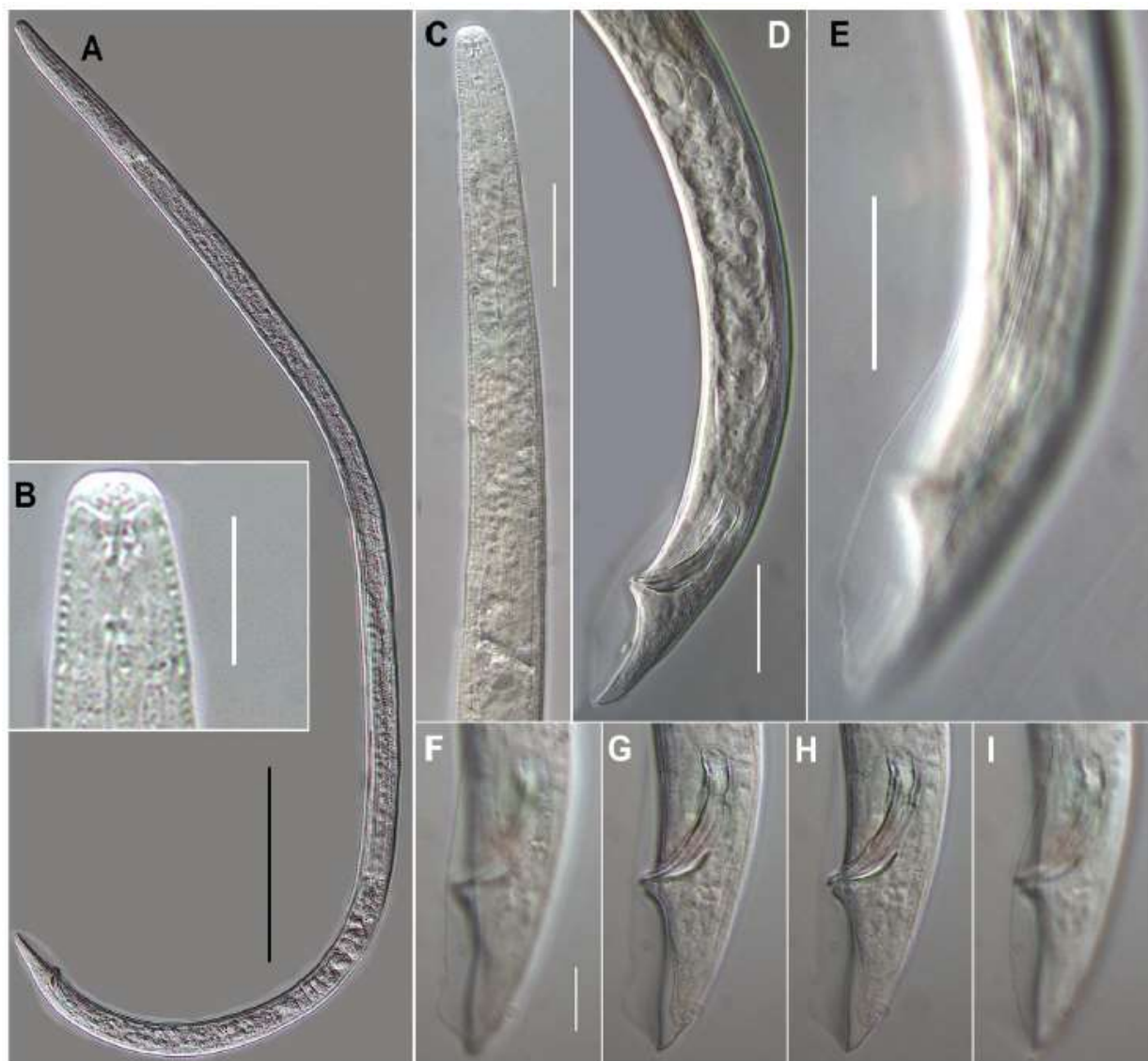


Рисунок 5.3— *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. Самец (фотографии).

А - Все тело самца, В - Область губ и стилет, С - Передний конец, D - Задний конец с семявыносящим протоком и зоной сперматид спереди (крупные клетки), Е - Боковое поле (шесть вырезков) и крылья сумки; F-I: Серия изображений хвоста самца на разных оптических уровнях, спикулы, рулек, каудальные крылья (сумка) и кончик хвоста. (Масштабные линейки: А = 100 мкм; В, F-I = 10 мкм; C-E = 20 мкм.)

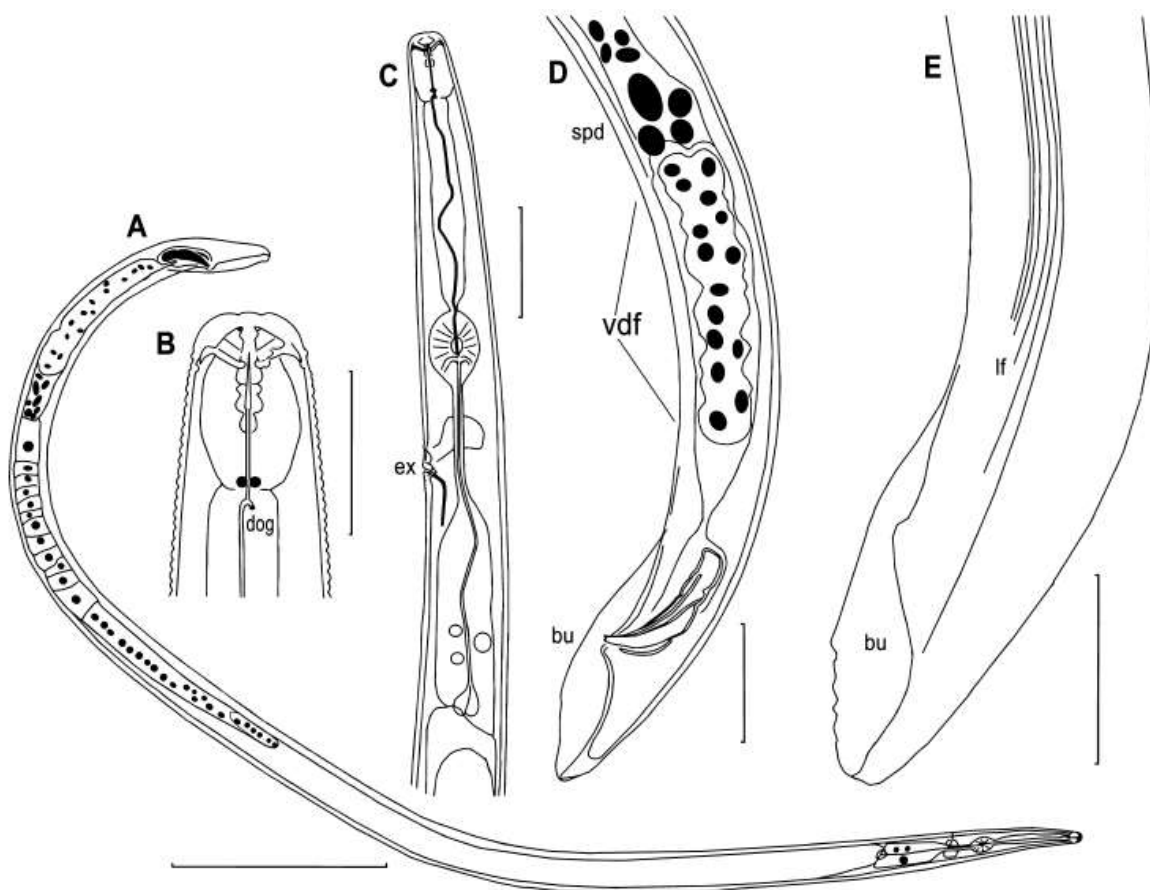


Рисунок 5.4 — *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. Самец (рисунки).

А - Все тело самца, В - Область губ и стилет (dog: дорсальное отверстие железы); С - Передний конец (ex: секреторно-экскреторная пора), D - Задний конец с семявыносящим протоком (vdf) и зоной сперматид спереди (spd), Е - Боковое поле (lf, шесть вырезок) и крылья каудальной сумки (bu).

(Масштабные линейки: А = 100 мкм; В = 10 мкм; С-Е = 20 мкм.)

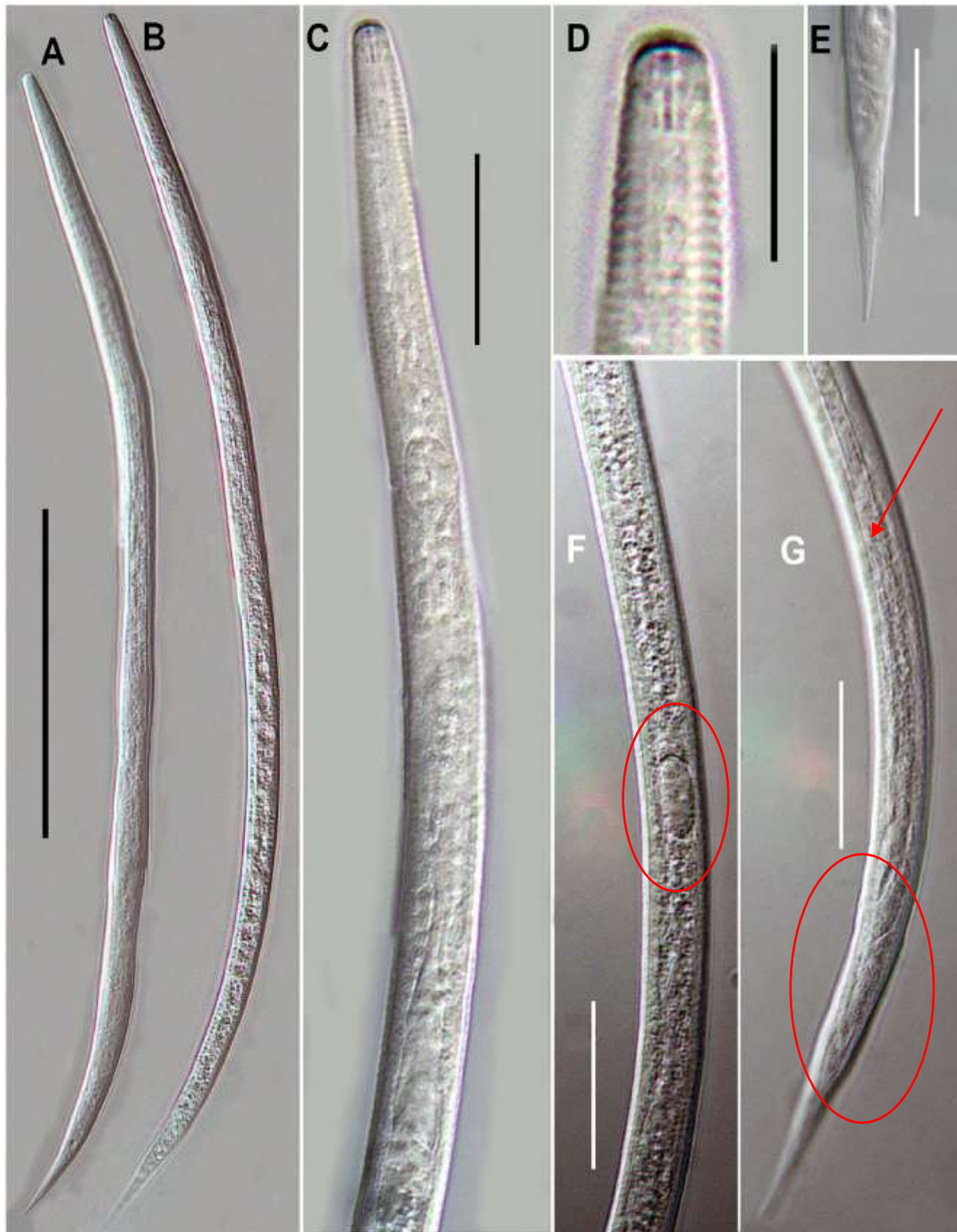


Рисунок 5.5— *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. Личинки ювенильная особь (dauer) (фотографии). А, В: Все тело; С: Передняя часть. D: Область губ и стилет; Е: Кончик хвоста; F: Генитальный зачаток в центральной части тела; G: Задняя часть тела с боковым полем (четыре вырезки) спереди, хвост и вульварный зачаток. (Масштабные линейки: А, В = 100 мкм, D = 10 мкм; С, Е-Г = 20 мкм.)

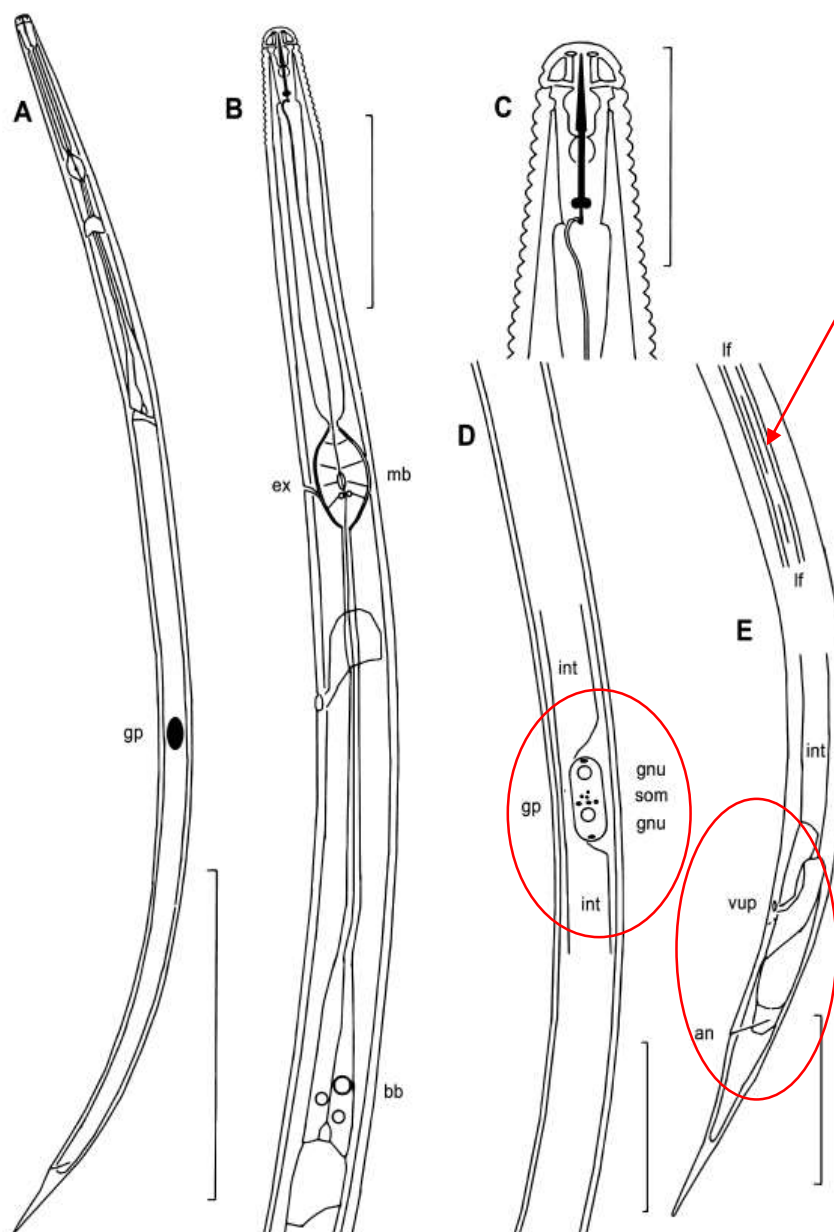


Рисунок 5.6 — *Sychnotylenchus kulinichi* sp. n. Личинки ювенильная особь (dauer) (рисунки). А: Все тело; В: Передняя часть; экскреторная пора (ex), срединная луковица (mb), базальная луковица (bb); С: Область губ и стилет; D: Генитальный зачаток (gp) в центральной части тела, два больших терминальных ядра (gnu) и восемь соматических ядер (som), справа от кишечника (int); Е: Задняя часть тела с боковым полем (lf, 4-5 вырезок) спереди, хвост и вульвальный зачаток (vup), рудиментарный анус (an). Другие сокращения как на рисунках 3 и 5. (Масштабные линейки: А = 100 мкм, С = 10 мкм; В, D, Е = 20 мкм.)

6. Данные по фумигационному действию динитрила щавелевой кислоты на *Bursaphelenchus xylophilus* в неокоренной древесине *Pinus sylvestris*

Доза (г м ⁻³)	Ct (г ч м ⁻³)*	Степень заполнения камеры (%)	Время экспози- ции (ч)	Темп-а (С ⁰)	Гибель нематод (%)	Автор
48	-	68,2	24	-3,7– 23,1	88,43	Chung et al., 2007
69	-				77,94	
97	-				96,36	
148	-				98,02	
34<	152.5	50	24	5,0± 0,5	99,99	Park et al., 2012
	231.7				100	
	329.3				100	
100	398.68	46	24	21–33	100	Lee et al., 2017a
120	547.22			6–12	100	
150	595.95	30		-1–3	100	
50	311.57	< 50	6	–	100	Malkova et al., 2016
			12		100	
			18		100	
40	678	< 50	24	20	100	Seabright et al., 2020
60	1107		24	20	100	
100	1683		24	20	100	

Примечание: * Ct – Концентрация х время

7. Фотоматериалы опыта по изучению устойчивости саженцев основных хвойных лесообразующих пород РФ к *Bursaphelenchus xylophilus*

7.1 Фото саженцев *Pinus sibirica* в разные периоды исследования



Рисунок 7.1.1 – Общий вид саженцев сосны сибирской *Pinus sibirica* на 30-е сутки заражения



Рисунок 7.1.2 – Общий вид саженцев сосны сибирской *Pinus sibirica* на 50-е сутки опыта в сравнении с контролем (№ 17)

Таблица 7.1.1 – Фото саженцев сосны сибирской *Pinus sibirica* в разные периоды проведения исследования

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
10		
1		
12		

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
13		
14		
15		

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
16		
18		

7.2 Фото саженцев *Pinus sylvestris* в разные периоды исследования



Рисунок 7.2.1 – Общий вид саженцев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* на 30-е сутки опыта в сравнении с контролем (№ 25)



Рисунок 7.2.2 – Общий вид саженцев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* на 50-е сутки опыта в сравнении с контролем (№ 25)

Таблица 7.2.1 – Фото саженцев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* в разные периоды проведения исследования

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
19		
20		
21		

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
22		
23		
24		

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
26		
27		

7.3 Фото саженцев *Larix sibirica* в разные периоды исследования



Рисунок 7.3.1 – Общий вид саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* на 30-е сутки опыта в сравнении с контролем (№ 2)



Рисунок 7.3.2 – Общий вид саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* на 50-е сутки опыта в сравнении с контролем (№ 2)

Таблица 7.3.1 – Фото саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* в разные периоды проведения исследования (2024 г.)

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
1		
3		
4		

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
5		
6		
7		

№ п/п	на 30-е сутки	на 50-е сутки
8		
9		

Таблица 7.3.2 – Фото саженцев лиственницы сибирской *Larix sibirica* в разные периоды проведения исследования (2025 г.)

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
300 нематод/растение				
1				
2				

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
3				
4				

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
5				
6				Нет фото

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
7				
1000 нематод/растение				
15				Нет фото

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
16				Нет фото
17				Нет фото

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
18				
19				Нет фото

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
20				Нет фото
21				

№ п/п	День заражения	13-й день заражения	43-й день заражения	69-й день заражения
Контроль				
K1				Нет фото
K2				Нет фото

7.4 Фото саженцев *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* в разные периоды исследования

Таблица 7.4.1 – Фото саженцев сосны крымской *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* в разные периоды проведения исследования

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (32-й день)
1		
2		
3		

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (32-й день)
4		
5		
6		

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (32-й день)
7		
8		
Контроль 1		

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (32-й день)
Контроль 2		
Контроль 3		

7.5 Фото саженцев *Picea abies* в разные периоды исследования

Таблица 7.5.1 – Фото саженцев ели обыкновенной *Picea abies* в разные периоды проведения исследования

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (62-й день)
1		
2		
3		

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (62-й день)
4		
5		
Контроль 1		

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Завершение исследования (62-й день)
Контроль 2		
Контроль 3		

7.6 Фото саженцев *Abies sibirica* в разные периоды исследования

Таблица 7.6.1 – Фото саженцев пихты сибирской *Abies sibirica* в разные периоды проведения исследования

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Промежуточный (57-й день)	Промежуточный (70-й день)	Завершение (128-й день)
1				

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Промежуточный (57-й день)	Промежуточный (70-й день)	Завершение (128-й день)
2				
3				

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Промежуточный (57-й день)	Промежуточный (70-й день)	Завершение (128-й день)
4				
5				

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Промежуточный (57-й день)	Промежуточный (70-й день)	Завершение (128-й день)
6				
7				

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Промежуточный (57-й день)	Промежуточный (70-й день)	Завершение (128-й день)
8				
Контроль 1			Без изменений	
				

№ п/п	Начало исследования (0 день)	Промежуточный (57-й день)	Промежуточный (70-й день)	Завершение (128-й день)
Контроль 2			Без изменений	
Контроль 3			Без изменений	