



УДК 630\*165+630\*416.3+630\*892.6

## Устойчивость сосны обыкновенной к корневой губке в связи со смолопродуктивностью деревьев и содержанием основных монотерпенов в живице

© А.А. Высоцкий, П.М. Евлаков

---

### **Resistance of Scots pine against *Heterobasidion annosum* in connection with resin productivity and resin's monoterpene content**

**A.A. Vysotskij, P.M. Evlakov** (All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, Voronezh)

There is an analysis of the current state of the issue and the results of research conducted by VNIILGISbiotech regarding the breeding of a pine for the resin productivity and the resistance against annosum root rot carried out. A high degree of polymorphism of trees and heritability of a resin productivity at seed and vegetative reproduction which is a biological basis for selection of a pine is established. The indicator of a biological resin productivity of trees is validated. Dependence of pine resistance to annosum root rot on trees ability for resin productivity has been shown. Conclusion has been made that it is necessary to create some test plantations using seed progeny of plus trees with high resin productivity and high resistance to annosum root rot in several forestry enterprises in The Central Chernozem Region. This will able us to make a great step forward in solving this complicated biological problem.

**Key words:** Scots pine, resin productivity, monoterpenes, *Heterobasidion annosum*, resistance

### **Устойчивость сосны обыкновенной к корневой губке в связи со смолопродуктивностью деревьев и содержанием основных монотерпенов в живице**

**А.А. Высоцкий, П.М. Евлаков**

Приведен анализ состояния проблемы, связанной с распространением корневой губки в лесах, и результатов исследований ВНИИЛГИСбиотех по селекции сосны на смолопро-

дутьность. Выявлены высокий полиморфизм деревьев и наследуемость смолопродуктивности при семенном и вегетативном размножении, что является биологической основой селекции сосны по этому признаку. Обоснован показатель биологической смолопродуктивности деревьев. Показана связь устойчивости сосны к корневой губке с высокой смолопродуктивной способностью деревьев. Сделан вывод о необходимости создания в нескольких лесохозяйственных предприятиях Центрального Черноземья испытательных культур семенным потомством плюсовых по смолопродуктивности деревьев в действующих очагах корневой губки, что позволит в перспективе значительно продвинуться вперед в решении этой сложной биологической проблемы.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, смолопродуктивность, монотерпены, корневая губка, устойчивость

Высоцкий Анатолий Алексеевич, ведущий научный сотр. лаборатории селекции, д-р с.-х. наук  
Евлаков Петр Михайлович, заместитель директора института по науке, канд. биол. наук

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии»  
394087, Воронеж, ул. Ломоносова, 105  
Тел. 8-473-253-95-07, 8-473-253-94-36  
E-mail: [ilgis@lesgen.vrn.ru](mailto:ilgis@lesgen.vrn.ru)

### Введение

Корневая губка — опасное и вредоносное заболевание корневых систем древесных пород, распространенное практически на всех континентах мира. Вызывая очаговые поражения насаждений, она наносит огромный экономический ущерб современному лесохозяйственному производству: снижает продуктивность и санитарное состояние насаждений, повышает пожарную опасность, определяет необходимость проведения сплошных санитарных рубок, ухудшает почвозащитные, водоохранные и другие полезные функции леса.

Возбудитель болезни — базидальный гриб *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.

Древостои поражаются патогеном в самых разнообразных экологических условиях — от бедных сухих местообитаний до самых богатых типов леса. Особенно сильно поражаются искусственные насаждения сосны, выращиваемые на нелесных площадях и вышедшие из-под сельскохозяйственного пользования. В результате к 60-70-летнему возрасту наступает полное разрушение древостоя. Без видимых признаков поражения остаются лишь единичные деревья.

Корневая губка была известна еще более 100 лет назад. Несмотря на довольно полную изученность биологии гриба во взаимоотношениях растения-хозяина и гриба-паразита и сегодня больше вопросов, чем ответов на них. Проблема защиты насаждений до сих пор не только не решена, но и неизбежна перспектива еще более тяжелых последствий.

Изучению корневой губки были посвящены многочисленные исследования, как в нашей стране, так и за рубежом [1, 2, 5, 21, 23, 28, 39, 40, 44, 48, 49, 51]. Усилия исследователей были направлены на изучение биологии гриба, на выяснение связи восприимчивости сосны к патогену с лесорастительными условиями и на разработку мер борьбы с корневой губкой. Однако повсеместное распространение болезни продолжается. Более того, в настоящее время проблема обрела характер эпифитотии. Особенно интенсивное распространение очагов корневой губки наблюдается в искусственных

сосновых насаждениях лесостепной зоны и в зоне смешанных лесов Центрального и Приволжского федеральных округов. По состоянию на 2008 год на долю этих двух регионов приходилось почти 90% всех очагов в лесах России [2, 29, 45]. За период с 1977 по 1993 год площадь сосновых насаждений, пораженных корневой губкой, за каждые 15 лет увеличивалось на 8,5%, а с 1988 по 2007 годы количество таких насаждений в Центрально-Черноземном регионе увеличилось с 242 до 773 тыс. га, то есть в 3,2 раза, в Белгородской же области — в 6,1 раза, а в Воронежской — в 6,8 раза [45]. Такое катастрофическое распространение патогена объясняется отсутствием действенных мер борьбы с ним и низкой эффективностью проводимых санитарно-оздоровительных мероприятий [5, 28].

Широко применяемым в производственных условиях способом локализации корневой губки в настоящее время являются сплошные санитарные рубки, при которых удаляются все усохшие деревья в очагах и полосы непораженных насаждений по периметру очагов. Этот способ оздоровления древостоев не только не предохраняет их от заражения, но и наносит экономический ущерб лесохозяйственному производству, так как высококачественная сыра растущая древесина сосны в этом случае постепенно переводится в сухостой.

Все еще предположительно приходится говорить о путях распространения патогена и проникновения его в корневые системы [45]. Недостаточно разработана генетика иммунитета лесных пород, чем, видимо, и объясняется существование нескольких теорий иммуногенеза [6, 18, 41].

Для решения проблемы корневой губки необходимо разработать и осуществлять комплекс превентивных мер, направленных не на борьбу с корневой губкой в пораженных древостоях, а на повышение биологической устойчивости создаваемых насаждений. Одним из основных мероприятий является создание на селекционной основе лесных культур повышенной устойчивости к патогену.

### Методика исследований

Исследованиями ФГБУ «ВНИИЛГИСБиотех» установлена корреляция устойчивости насаждений к корневой губке со смолопродуктивностью деревьев. Этот хозяйственно ценный признак наследуется потомством, как при вегетативном, так и при семенном размножении, что является основой для создания прививочных семенных плантаций с целью получения семян с высокими наследственными по смолопродуктивности свойствами и последующего создания на их основе насаждений повышенной устойчивости к патогену [10].

С количеством выделяемой живицы, обладающей высокой биологической активностью, многие исследователи связывают устойчивость хвойных пород к суровым климатическим условиям, к энтомологическим вредителям, к грибным и бактериальным болезням [1, 4, 12, 33, 37, 38].

Считалось, что живица препятствует проникновению вредителей и инфекции через поврежденные участки. Это определило повышенное внимание исследователей к выявлению корреляции между интенсивностью и продолжительностью смолывыделения, вязкостью, скоростью кристаллизации и давлением живицы, с одной стороны, и устойчивостью деревьев – с другой [12, 19, 22, 32, 33, 38]. Было показано, что чем интенсивнее и продолжительнее смолывыделение, тем более устойчивы деревья к повреждению насекомыми. Были даже предложены методы прогнозирования устойчивости деревьев к вредителям по интенсивности смолывыделения и по давлению живицы в смольных ходах [32].

Позднее появились сведения о токсичности живицы и о способности монотерпенов, входящих в ее состав, в зависимости от применяемых доз оказывать на насекомых привлекающее или отпугивающее воздействие [12, 22, 32, 38, 46]. В то же время указывалось на слабое ингибирующие влияние живицы и монотерпенов на мицелий гриба, вызывающего корневую губку [24], и даже на способность этого гриба использовать их в своем метаболизме [26].

По современным представлениям, количество живицы, выделяемой при ранении смолоносной системы, определяется наследственной обусловленностью величины этого признака, на который оказывают влияние экологические условия произрастания и интенсивность применяемых технологических параметров извлечения ее из дерева.

В связи, видимо, с такой сложной зависимостью до сих пор не существует обоснованной единицы измерения смолопродуктивной способности деревьев.

Попытки обосновать показатель смолопродуктивности подсаживаемых насаждений предпринимались неоднократно. В качестве такого показателя предлагалось использовать выход живицы: с карроподновки, в расчете на 1 см диаметра ствола [42]; с 1 квадратного метра карры [30]; с карры за сезон в расчете на 1 м<sup>3</sup> древесины ствола [25]; с 1 квадратного метра поверхности ствола [47]; с 1 кубического сантиметра срезанной древесины [31]; с подновки при ширине карры 10 см в расчете на 1 см диаметра ствола [11, 20]; с карроподновки и с дерева за сезон подсочки без химического воздействия [17] и даже длину потека живицы из круглой раны диаметром 1 см [36].

Ни один из этих показателей не отражает биологической сущности смолопродуктивности деревьев. Даже применяемые при промышленной подсочке показатели (выход живицы с карроподновки и с карры) отражают лишь технологическую сторону прижизненного использования насаждений.

Для характеристики же биологической смолопродуктивности деревьев необходим такой показатель, в котором было бы исключено или хотя бы до возможных пределов уменьшено влияние количественных факторов, зависящих от экологических условий произрастания и интенсивности применяемых технологических параметров извлечения живицы.

Накопившиеся к настоящему времени сведения и результаты выполняемых нами исследований [8, 10] показывают, что наиболее тесная корреляция наблюдается между смолопродуктив-

ностью (в сравнении с другими фенотипическими показателями деревьев) и диаметром ствола. Уровень этой связи не настолько высок ( $r = 0,420$ ), чтобы диаметр ствола можно было бы использовать в качестве диагностического признака при селекции сосны на смолопродуктивность, однако диаметр ствола нельзя не учитывать при определении биологической смолопродуктивности деревьев. Он является итоговым показателем жизнедеятельности, отражающим как наследственно обусловленные особенности роста, так и влияние на него условий окружающей среды.

Поэтому при селекции сосны на смолопродуктивность мы рекомендуем применять показатель биологической смолопродуктивности деревьев, представляющий собой количество живицы, выделившейся с карроподновки (или ранения иной формы) в расчете на 1 см диаметра ствола при одинаковой средней для данного насаждения нагрузке деревьев при подсочке [10]. Биологическая смолопродуктивность определяется по формуле:

$$C_m = \frac{M \times H_{cp}}{D \times H_{факт}}$$

где  $C_m$  – биологическая смолопродуктивность дерева, г/см  $D$  или  $см^3/D$ ;

$M$  – масса (объем) выделившейся живицы, г ( $см^3$ );

$D$  – диаметр ствола, см;

$H_{cp}$  – средняя для насаждения нагрузка деревьев ранениями, % от длины окружности;

$H_{факт}$  – фактическая нагрузка ранениями данного дерева, % от длины окружности.

Этот показатель объективно отражает биологическую сущность смолопродуктивной способности деревьев. При определении удельной смолопродуктивности деревьев в расчете на 1 см диаметра ствола путем деления количества выделившейся живицы на диаметр снимается влияние на величину этого признака экологических условий произрастания, а приведением нагрузки деревьев ранениями к средней для данного насаждения снимается влияние интенсивности

применяемых для извлечения живицы технологических параметров.

Исследования устойчивости к корневой губке деревьев сосны разных по смолопродуктивности селекционных категорий проводились в пораженных патогеном насаждениях сосны обыкновенной 75-95-летнего возраста Левобережного лесничества Учебно-опытного лесхоза ВГЛТА, а также в испытательных культурах 15-17-летнего возраста, специально созданных нами в кв. 3 Животиновского лесничества – на инфицированном патогеном экологическом фоне.

Смолопродуктивность деревьев определялась методом микроранений по прямому признаку. Сущность метода: на стволах деревьев наносятся круглые ранения глубиной по древесине 4-5 мм, в которые вставляются прозрачные полиолефиновые трубки такого же диаметра. Противоположные концы их закрепляются за расщелинами грубой корки на поверхности стволов или на низкорасположенных сучьях с некоторым превышением относительно места установки, чтобы выделяющаяся живица не растекалась по внутренним поверхностям трубок. Количество живицы, накопившейся в трубках за сутки после их установки, измерялось сантиметровой лентой. Биологическая смолопродуктивность определялась по приведенной выше формуле.

Состав и содержание основных монотерпенов в живице усохших и здоровых деревьев сосны обыкновенной в действующих очагах усыхания исследовались хроматографическим методом. Фунгистатическое действие монотерпенов и их композиций на рост мицелия корневой губки изучалось в лабораторных условиях в чистой культуре на сусло-агаровой питательной среде [33, 46].

Штаммы гриба выделялись по принятой в фитопатологии методике [28] из плодовых тел патогена. Концентрация монотерпенов в питательной среде рассчитывалась исходя из количественного содержания их в древесине. Питательная среда инокулировалась 7-дневным мицелием. Монотерпены, смешанные с одина-

ковым по объему количеством спирта, вносились в охлажденную питательную среду. Чувствительность мицелия к монотерпенам определялась по линейному росту колоний, измерение которых проводилось в двух взаимно перпендикулярных направлениях на 6, 10 и 15 сутки после посева. В качестве контроля использовалась питательная среда без монотерпенов [10].

#### Результаты исследований и их обсуждение

Установлено, что при наличии в почве инфекции усыхание сосны под воздействием па-

тогена происходит в любом возрасте. В испытательных культурах, созданных на месте расстроенного корневой губкой насаждения, усыхание растений наблюдается буквально с первых лет жизни их на лесокультурной площади.

В действующих очагах корневой губкой в течение 15-летнего периода наблюдений под воздействием патогена происходит неуклонное повышение смолопродуктивности насаждений. Величина этого признака в 1999 году по объектам исследований составила 184-231% по отношению к исходной в 1984 году (табл. 1).

Таблица 1

Динамика средней смолопродуктивности насаждений сосны обыкновенной в очагах корневой губки в Левобережном лесничестве ВГЛТА

| Объекты наблюдений | Средняя смолопродуктивность насаждений по годам, г/см Д |      |      |      |      |              |
|--------------------|---|------|------|------|------|--------------|
|                    | 1984  | 1986 | 1988 | 1993 | 1999 | 1999:1984, % |
| Очаг №1            | 0,11  | -    | 0,21 | 0,24 | 0,24 | 218          |
| Очаг №2            | 0,19  | -    | 0,27 | 0,31 | 0,35 | 184          |
| Очаг №3            | 0,13  | 0,16 | 0,25 | 0,28 | 0,30 | 231          |
| Очаг №4            | 0,13  | 0,17 | 0,22 | 0,26 | 0,27 | 208          |
| Контроль           | 0,10  | 0,14 | 0,17 | 0,14 | 0,14 | 140          |

Такое значительное повышение смолопродуктивности насаждений вряд ли можно рассматривать как естественное повышение величины признака с увеличением возраста, так как в соответствии с данными специальных исследований ЦНИЛХИ [7] возрастные изменения выхода живицы составляют в среднем 8-10% за каждые 10 лет. То есть за истекший 15-летний период наблюдений биологическая смолопродуктивность этих насаждений могла возрасти на 12-15%, но не в 1,8-2,3 раза. Поэтому происшедшее увеличение смолопродуктивности насаждений мы связываем главным образом, с воздействием патогена, в ответ на которое деревья для локализации нанесенных патогеном повреждений тканей реагируют интенсификацией смолывыделения.

В очагах корневой губки происходят и структурные изменения насаждений по смолопродуктивности деревьев. В них уменьшается доля деревьев с низкой и пониженной смолопродуктивностью – до 40-45% (вместо 50-55% в здоровых насаждениях) и увеличивается количество деревьев повышенной и высокой смолопродуктивности – до 33% вместо 20-25% в нормальных, не поврежденных патогеном древостоях.

Особенно велика разница по содержанию деревьев, смолопродуктивность которых составляет 200% и более в сравнении со средним значением этого показателя. В контроле, как обычно в здоровых естественных и искусственных насаждениях, содержание деревьев, смолопродуктивность которых в 4 раза и выше сред-

ней, составило 0,5-1,0%, в очагах же корневой губки – от 6 до 18%.

Эти различия свидетельствуют о том, что происходящее повышение смолопродуктивности у деревьев в очагах следует рассматривать как интенсификацию защитных функций, выражающуюся в увеличении синтеза и выделения живицы. Такая реакция на воздействие патогена характерна для всех деревьев, независимо от их биологической смолопродуктивности, а структурные изменения насаждений связаны с отмиранием в первую очередь деревьев низких и пониженных по этому признаку селекционных категорий. При внедрении патогена и низкосмолопродуктивные деревья увеличивают смоловыделение, однако реальные их возможности оказываются недостаточными для локализации нанесенных повреждений тканей. Поэтому в течение какого-то периода времени они противостоят воздействию гриба, но затем ослабевают, на них нападают стволовые вредители и они усыхают.

Высокосмолопродуктивные же деревья интенсивно синтезируют и выделяют живицу, пропитывают ею участки древесины, прилегающие к местам повреждений, ограничивая дальней-

шее распространение гриба и воздействуя на него содержащимися в живице монотерпенами. Это и позволяет им противостоять патогену. Деревья высокой и очень высокой биологической смолопродуктивности располагают максимальными возможностями (в сравнении с низкосмолопродуктивными) увеличить количество выделяемой живицы для локализации пораженных участков.

Н.И. Вавилов [3] указывал, что определенные расы гриба вызывают у растений несхожий отклик. Одних она «убивает», других «ранит», а третьих «обходит стороной». С этих позиций мы и склонны рассматривать приведенные вышесказанные данные. Корневая губка «убивает» в первую очередь деревья низкой и пониженной смолопродуктивности, поскольку возможности их для самозащиты ограничены. Наиболее же высокими возможностями в этом отношении располагают деревья высокой и, особенно, очень высокой смолопродуктивности.

За 15-летний период наблюдений в исследованных очагах корневой губки усохло 52 дерева, что составляло 11,3% от исходного количества.

Характеристика усохших деревьев по смолопродуктивности приведена в таблице 2.

Таблица 2

Характеристика деревьев сосны обыкновенной, усохших в очагах корневой губки за 15-летний период наблюдений (1984-1999 гг.)

| Объекты наблюдений | Общее кол-во деревьев | Средние для насаждения |                    | Для усохших деревьев |       |                    |                                    |            |
|--------------------|-----------------------|------------------------|--------------------|----------------------|-------|--------------------|------------------------------------|------------|
|                    |                       | Д, см                  | Смолопрод., г/см Д | Номер                | Д, см | Смолопрод., г/см Д | Отношение к средним показателям, % |            |
|                    |                       |                        |                    |                      |       |                    | Диаметр                            | Смолопрод. |
| 1                  | 2                     | 3                      | 4                  | 5                    | 6     | 7                  | 8                                  | 9          |
| Очаг № 1           | 94                    | 25                     | 0,24               | 14                   | 23    | 0,11               | 92                                 | 46         |
|                    |                       |                        |                    | 28                   | 29    | 0,09               | 116                                | 4          |
|                    |                       |                        |                    | 29                   | 21    | 0,02               | 84                                 | 8          |
|                    |                       |                        |                    | 31                   | 25    | 0,06               | 100                                | 25         |
|                    |                       |                        |                    | 32                   | 27    | 0,14               | 128                                | 58         |
|                    |                       |                        |                    |                      |       |                    |                                    |            |



Продолжение таблицы 2

| Объекты наблюдений | Общее кол-во деревьев | Средние для насаждения |                    | Для усохших деревьев |       |                    |                                    |            |
|--------------------|-----------------------|------------------------|--------------------|----------------------|-------|--------------------|------------------------------------|------------|
|                    |                       | Д, см                  | Смолопрод., г/см Д | Номер                | Д, см | Смолопрод., г/см Д | Отношение к средним показателям, % |            |
|                    |                       |                        |                    |                      |       |                    | Диаметр                            | Смолопрод. |
| 1                  | 2                     | 3                      | 4                  | 5                    | 6     | 7                  | 8                                  | 9          |
|                    |                       |                        |                    | 33                   | 19    | 0,01               | 76                                 | 4          |
|                    |                       |                        |                    | 38                   | 29    | 0,00               | 116                                | 0          |
|                    |                       |                        |                    | 60                   | 22    | 0,04               | 88                                 | 17         |
|                    |                       |                        |                    | 84                   | 25    | 0,02               | 100                                | 8          |
|                    |                       |                        |                    | 85                   | 15    | 0,21               | 80                                 | 88         |
|                    |                       |                        |                    | 95                   | 27    | 0,12               | 108                                | 50         |
| Очаг 2             | 48                    | 24                     | 0,35               | Усохших деревьев нет |       |                    |                                    |            |
| Очаг 3             | 15                    | 23                     | 0,22               | 152                  | 20    | 0,00               | 83                                 | 0          |
|                    |                       |                        |                    | 165                  | 22    | 0,04               | 92                                 | 13         |
| Очаг 4             | 179                   | 26                     | 0,27               | 167                  | 24    | 0,09               | 92                                 | 33         |
|                    |                       |                        |                    | 168                  | 20    | 0,04               | 77                                 | 15         |
|                    |                       |                        |                    | 169                  | 19    | 0,22               | 73                                 | 82         |
|                    |                       |                        |                    | 170                  | 25    | 0,22               | 96                                 | 82         |
|                    |                       |                        |                    | 171                  | 24    | 0,45               | 92                                 | 167        |
|                    |                       |                        |                    | 175                  | 22    | 0,05               | 85                                 | 18         |
|                    |                       |                        |                    | 176                  | 16    | 0,22               | 61                                 | 82         |
|                    |                       |                        |                    | 178                  | 22    | 0,10               | 85                                 | 36         |
|                    |                       |                        |                    | 179                  | 29    | 0,02               | 112                                | 8          |
|                    |                       |                        |                    | 180                  | 22    | 0,20               | 85                                 | 74         |
|                    |                       |                        |                    | 181                  | 23    | 0,14               | 88                                 | 52         |
|                    |                       |                        |                    | 182                  | 21    | 0,06               | 81                                 | 22         |
|                    |                       |                        |                    | 183                  | 22    | 0,10               | 85                                 | 37         |
|                    |                       |                        |                    | 188                  | 29    | 0,15               | 112                                | 56         |
|                    |                       |                        |                    | 191                  | 21    | 0,03               | 81                                 | 11         |
|                    |                       |                        |                    | 209                  | 21    | 0,11               | 81                                 | 41         |
|                    |                       |                        |                    | 219                  | 19    | 0,10               | 73                                 | 37         |
| 235                | 19                    | 0,29                   | 73                 | 107                  |       |                    |                                    |            |
| 37                 | 19                    | 0,08                   | 73                 | 30                   |       |                    |                                    |            |
| 244                | 15                    | 0,03                   | 58                 | 11                   |       |                    |                                    |            |
| 247                | 21                    | 0,27                   | 81                 | 100                  |       |                    |                                    |            |
| 249                | 26                    | 0,08                   | 100                | 30                   |       |                    |                                    |            |
| 260                | 17                    | 0,04                   | 65                 | 15                   |       |                    |                                    |            |
| 269                | 18                    | 0,06                   | 69                 | 22                   |       |                    |                                    |            |



Продолжение таблицы 2

| Объекты наблюдений | Общее кол-во деревьев | Средние для насаждения |                    | Для усохших деревьев |       |                    |                                    |            |
|--------------------|-----------------------|------------------------|--------------------|----------------------|-------|--------------------|------------------------------------|------------|
|                    |                       | Д, см                  | Смолопрод., г/см Д | Номер                | Д, см | Смолопрод., г/см Д | Отношение к средним показателям, % |            |
|                    |                       |                        |                    |                      |       |                    | Диаметр                            | Смолопрод. |
| 1                  | 2                     | 3                      | 4                  | 5                    | 6     | 7                  | 8                                  | 9          |
|                    |                       |                        |                    | 305                  | 22    | 0,11               | 85                                 | 41         |
|                    |                       |                        |                    | 306                  | 20    | 0,08               | 77                                 | 30         |
|                    |                       |                        |                    | 307                  | 18    | 0,14               | 69                                 | 52         |
|                    |                       |                        |                    | 313                  | 24    | 0,10               | 92                                 | 37         |
|                    |                       |                        |                    | 317                  | 19    | 0,02               | 73                                 | 8          |
|                    |                       |                        |                    | 330                  | 28    | 0,31               | 108                                | 115        |
|                    |                       |                        |                    | 340                  | 16    | 0,05               | 61                                 | 18         |
|                    |                       |                        |                    | 349                  | 15    | 0,10               | 58                                 | 37         |
|                    |                       |                        |                    | 359                  | 27    | 0,17               | 104                                | 63         |
|                    |                       |                        |                    | 360                  | 23    | 0,15               | 88                                 | 56         |
| Контроль           | 96                    | 23                     | 0,24               | 22                   | 22    | 0,04               | 96                                 | 17         |
|                    |                       |                        |                    | 85                   | 16    | 0,23               | 70                                 | 96         |

Из общего количества усохших деревьев (336 шт.) 63,0% относились к категории низкой, 20,4 – пониженной, 14,8 – средней и 1,8 – повышенной смолопродуктивности, и ни одного дерева среди усохших не оказалось высокой и очень высокой смолопродуктивности.

По качественному составу монотерпенов в живице усохшие и неповрежденные деревья в очагах и в контрольном насаждении не различались. Основными компонентами терпентинного масла живицы в них являлись:  $\alpha$ - и  $\beta$ -пинены,  $\Delta^3$ -карен,  $\beta$ -феллондрен, лимонен,  $\gamma$ -терпинен, камфен, терпинолен. У некоторых деревьев в небольших количествах присутствовали мирцен, п-цимол, фенхен и гептан.

Пределы варьирования содержания  $\alpha$ - и  $\beta$ -пиненов,  $\Delta^3$ -карена в очагах и в контроле практически одинаковы (табл. 3), а различия средних значений по критерию Стьюдента при 5% уровне значимости недостоверны, что свидетельствует о проявлении устойчивости

деревьев сосны при различных количественных соотношениях основных монотерпенов в живице.

Если бы устойчивость деревьев к корневой губке определялась содержанием  $\Delta^3$ -карена, как об этом сообщается в литературе [34-36], то среднее содержание его в очагах было бы достоверно выше в сравнении с контролем, так как в этом случае в них отмирали бы деревья с низким содержанием этого компонента. Однако этого, как видно из приведенных данных, в исследованных очагах не наблюдалось.

Содержание основных монотерпенов в скипидаре живицы деревьев, усохших в 1994-1999 гг., в разные годы сильно варьировало, и среди них имелись деревья как с очень низким содержанием  $\Delta^3$ -карена (№№ 22, 85), так и с очень высоким (№№ 84, 188, 209), что свидетельствует об отсутствии связи устойчивости деревьев к корневой губке с количественным содержанием этого монотерпена (табл. 4).

Таблица 3

Среднее содержание и пределы варьирования основных монотерпенов в живице исследованных деревьев сосны обыкновенной\*

| Объекты наблюдений         | Количество деревьев, шт. | Пределы варьирования | M±m      | δ, %     | C, % | P, % |
|----------------------------|--------------------------|----------------------|----------|----------|------|------|
| <i>α-пинен</i>             |                          |                      |          |          |      |      |
| Контроль                   | 81                       | 30,5-91,2            | 51,0±0,1 | 10,0±0,8 | 20   | 2,2  |
| Очаг 1                     | 92                       | 25,3-77,2            | 49,0±1,2 | 11,0±0,8 | 22   | 2,4  |
| Очаг 2                     | 40                       | 16,9-80,2            | 53,0±1,9 | 12,0±1,3 | 22   | 3,5  |
| Очаг 3                     | 15                       | 16,9-64,7            | 51,0±3,7 | 14,0±2,6 | 27   | 7,3  |
| <i>β-пинен</i>             |                          |                      |          |          |      |      |
| Контроль                   | 81                       | 0,0-18,8             | 4,0±0,4  | 4,0±0,3  | 81   | 9,0  |
| Очаг 1                     | 92                       | 0,0-9,8              | 4,0±0,2  | 2,0±0,2  | 51   | 5,3  |
| Очаг 2                     | 40                       | 1,1-17,2             | 4,0±0,4  | 3,0±0,3  | 68   | 10,8 |
| Очаг 3                     | 15                       | 1,5-7,4              | 4,0±0,6  | 2,0±0,4  | 61   | 16,4 |
| <i>Δ<sup>3</sup>-карен</i> |                          |                      |          |          |      |      |
| Контроль                   | 81                       | 3,2-48,4             | 30,0±1,2 | 11,0±0,9 | 36   | 4,0  |
| Очаг 1                     | 92                       | 4,8-44,1             | 28,0±1,2 | 11,0±0,8 | 39   | 4,2  |
| Очаг 2                     | 40                       | 8,5-44,4             | 31,0±1,7 | 10,0±1,2 | 34   | 5,3  |
| Очаг 3                     | 15                       | 11,5-45,1            | 31,0±2,6 | 10,0±1,8 | 31   | 8,0  |

Примечание. \* – исследование в очаге 4 не проводилось.

Ингибирующее влияние на рост мицелия корневой губки в искусственной питательной среде оказывали все исследованные монотерпены. Наиболее чувствительным оказался мицелий патогена к присутствию α-пинена, а самое слабое воздействие на его рост в проведенном эксперименте оказывал β-пинен (рис. 1).

Различия в фунгистатической активности между дипентеном и Δ<sup>3</sup>-кареном, α-пиненом и Δ<sup>3</sup>-кареном недостоверны. Наиболее сильное ингибирующее воздействие на рост мицелия Δ<sup>3</sup>-карен оказывал только в первые шесть дней, α-пинен же сохранял свою фунгистическую активность до пятнадцатого дня включительно.

#### Выводы

1. Повышение смолопродуктивности насаждений сосны обыкновенной в действующих очагах корневой губки следует рассматривать как защитную реакцию их в ответ на воздействие патогена. Такая реакция характерна для деревьев любых по смолопродуктивности селекционных

категорий, однако низкосмолопродуктивные деревья имеют ограниченные в этом отношении возможности и поэтому усыхают в первую очередь.

2. Под воздействием патогена в очагах корневой губки происходят структурные изменения насаждений по смолопродуктивности деревьев, в результате которых в них уменьшается количество низкосмолопродуктивных деревьев.

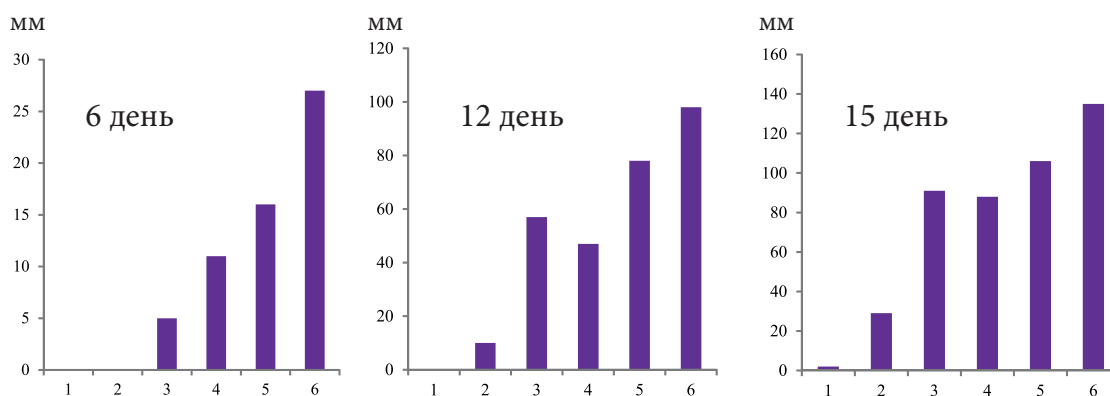
3. Содержание основных монотерпенов в живице представляет собой нестабильный показатель, а количество Δ<sup>3</sup>-карена не является фактором, определяющим устойчивость деревьев сосны к корневой губке. Ингибирующее влияние на рост и жизнедеятельность патогена оказывает живица с естественными композициями монотерпенов. И чем большее количество ее способно синтезировать и выделить дерево, тем успешнее оно противостоит воздействию патогена.

4. Высокосмолопродуктивные деревья более устойчивы к корневой губке в сравнении с

Таблица 4

Содержание монотерпенов в живице деревьев сосны обыкновенной, усохших в очагах корневой губки в 1994-1999 гг.

| Объект наблюдений | Номера усохших деревьев | Содержание основных монотерпенов по годам, % |                 |                  |                |                   |      |
|-------------------|-------------------------|--|-----------------|------------------|----------------|-------------------|------|
|                   |                         | Год  | $\alpha$ -пинен | Камфен + мирцена | $\beta$ -пинен | $\Delta^3$ -карен |      |
| Очаг № 1          | 84                      | 1984   | 41,8            | 0,8              | 3,5            | 41,6              |      |
|                   |                         | 1988   | 32,5            | 8,0              | 7,1            | 31,3              |      |
|                   |                         | 1990   | 15,4            | 2,2              | 2,9            | 40,9              |      |
|                   | 85                      | 1984   | 52,8            | 1,2              | 3,1            | 35,2              |      |
|                   |                         | 1988   | 51,1            | 5,1              | 7,1            | 12,1              |      |
|                   |                         |  |                 |                  |                |                   |      |
| Очаг № 4          | 188                     | 1988   | 21,3            | 3,8              | 1,4            | 40,6              |      |
|                   |                         | 1990   | 77,4            | 2,0              | 3,4            | 10,8              |      |
|                   | 209                     | 1988   | 12,8            | 3,8              | 5,7            | 36,2              |      |
|                   |                         | 1990   | 38,6            | 1,4              | 3,6            | 47,0              |      |
|                   | 219                     | 1988   | 20,7            | 5,2              | 6,9            | 31,9              |      |
|                   |                         | 1990   | 87,1            | 1,2              | 1,3            | 5,7               |      |
|                   | 306                     | 1988   | 41,3            | 4,5              | 10,8           | 10,5              |      |
|                   |                         | 1990   | 48,1            | 1,9              | 1,9            | 32,0              |      |
|                   | Контроль                | 22   | 1984            | 53,7             | 1,8            | 3,3               | 12,4 |
|                   |                         |  | 1988            | 50,1             | 1,4            | 2,9               | 21,3 |
|                   |                         |  | 1990            | 43,7             | 3,4            | 20,5              | 15,6 |
|                   |                         | 85   | 1984            | 69,0             | 2,2            | 9,3               | 7,7  |
| 1988              |                         |  | 53,8            | 9,8              | 3,9            | 7,3               |      |
| 1990              |                         |  | 41,0            | 7,2              | 17,0           | 11,7              |      |



1 –  $\alpha$ -пинен, 2 –  $\alpha$ -пинен + дипентен, 3 –  $\Delta^3$ -карен,  
4 – дипентен, 5 –  $\beta$ -пинен, 6 – контроль

Рис. 1. Рост мицелия корневой губки в искусственной питательной среде под влиянием монотерпенов, в разные сроки учета

деревьями других селекционных категорий, что является реальной предпосылкой для эффективной селекции сосны по комплексу хозяйственно ценных признаков (смолопродуктивности и устойчивости против патогена).

5. Относительно непродолжительный период исследований и наблюдений по такой сложной биологической проблеме, как взаимоотношения растения-хозяина и патогена не позволяют пока сделать окончательное заключение о том, полностью ли устойчивы к корневой губке высокосмолопродуктивные деревья или они только в течение более продолжительного периода времени способны противостоять её

воздействию. Однако, даже если они только на протяжении 1,0-1,5 класса возраста будут оставаться жизнеспособными, это позволит выращивать насаждения сосны практически до возраста спелости.

6. Совершенно необходимым мероприятием является создание в нескольких лесохозяйственных предприятиях Центрально-Черноземного региона испытательных лесных культур семенными потомствами плюсовых по смолопродуктивности деревьев сосны обыкновенной в действующих очагах корневой губки. Это позволит в перспективе значительно продвинуться вперед в практическом решении этой сложной биологической проблемы.

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Анкудинов, А.М. Корневая губка в сосняках. Болезни сосны и дуба и борьба с ними в питомниках и культурах / А.М. Анкудинов, А.А. Власов, В.Н. Шафранская. – М.: Гослесбумиздат, 1951. – 242 с.
2. Бабурина, А.Г. Динамика очагов корневой губки в лесах России [Эл. ресурс] / А.Г. Бабурина, П.В. Горденко, В.В. Карасев, Е.А. Якушин. – М.: «Российский центр защиты леса: <http://forest-culture.narod.ru/Glavnaya/tezis/babyrina2009.pdf>
3. Вавилов, Н.И. Селекция как наука: Избранные произведения / Н.И. Вавилов. – Л.: Наука, 1967. – Т. 1. – 334 с.
4. Ванин, С.И. Лесная фитопатология / С.И. Ванин. – М.: Гослесбумиздат, 1995. – 416 с.
5. Василяускас, Ф.П. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов / Ф.П. Василяускас. – Вильнюс: Мокслас, 1998. – 175 с.
6. Вердеревский, Д.Д. Иммуитет растений к паразитарным заболеваниям / Д.Д. Вердеревский. – М.: Сельхозиздат, 1959. – 250 с.
7. Вороненко, Б.Г. Опытная подсочка в Советском Союзе / Б.Г. Вороненко. – М.: Гослесбумиздат, 1961. – 184 с.
8. Высоцкий, А.А. Насаждения сосны обыкновенной целевого назначения / А.А. Высоцкий. – М.: ВНИЦлесресурс, 1990. – 43 с.
9. Высоцкий, А.А. Устойчивость сосны обыкновенной к корневой губке в связи со смолопродуктивностью деревьев / А.А. Высоцкий, С.В. Золотарева, Ю.А. Нечаев // Тез. Междунар. конф. – Воронеж, 1997. – С. 135-143.
10. Высоцкий, А.А. Селекция сосны обыкновенной на смолопродуктивность и рекомендации по созданию насаждений целевого назначения: Автореф. дисс. д-ра. с.-х. наук: 06.03.01 / Анатолий Алексеевич Высоцкий: Брянск. гос. инж.-технологич. акад. – Брянск, 2002. – 37 с.
11. Гордеев, А.В. Принципы оценки сосновых насаждений по смолопродуктивности / А.В. Гордеев, В.Ф. Пилинович // Лесохимия и подсочка. – 1970. – № 6. – С. 7-9.

12. Гримальский, В.И. Создание сосновых насаждений, устойчивых к вредителям и болезням / В.И. Гримальский // Лесное хоз-во. – 1980. – № 11. – С. 51-52.
13. Гундаева, Е.И. Эффективность биологических и химических мер профилактики борьбы с корневой губкой / Е.И. Гундаева, Р.А. Крангауз // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними. М.:ВНИИЛМ, 1981. – С. 48-49.
14. Давиденко, М.В. Корневая губка в Бузулукском бору и методы борьбы с нею / М.В. Давиденко // Сб. Защита леса от вредителей и болезней. – М., 1980. – С. 212-225.
15. Денбиовецкий, Г.Ю. Корневая губка в смешанных культурах Савальского лесхоза / Г.Ю. Денбиовецкий // Сб. Защита хвойных насаждений от корневых гнилей. – М., 1981. – С. 36-37.
16. Дерюжкин, Р.И. Селекция сосны на устойчивость к корневой губке / Р.И. Дерюжкин, А.И. Чернодубов, Р.Д. Колесникова, В.М. Максимов // Тез. докл. научно-практич. конф. – Воронеж, 1977. – С. 18-21.
17. Дыскин, Б.М. Об измерении смолопродуктивности сосны обыкновенной / Б.М. Дыскин // Лесное хозяйство. – 1973. – № 4. – С. 20-24.
18. Дудин, М.М. Иммуногенез и его практическое использование / М.М. Дунин // Сб. науч. тр. ТСХА. – 1946. – № 40. – С. 104-111.
19. Зандерман, В. Природные смолы, скипидары, талловое масло / В. Зандерман. – М.: Лесная промышленность, 1964. – 576 с.
20. Ильичев, Ю.Н. Селекция кедра сибирского на смолопродуктивность / Ю.Н. Ильичев. – Новосибирск: Наука, 1999. – 144 с.
21. Казадоев, С.А. Зараженность сосняков Воронежского заповедника корневой губкой и опытные работы по защите их от усыхания / С.А. Казадоев // Тр. Воронежского заповедника. – 1957. – Вып. VII. – С. 80-94.
22. Крушев, Л.Т. Об интенсивности выделения живицы из побегов сосны / Л.Т. Крушев // Сб. науч. тр. БелНИИЛХ, 1962. – С. 229-238.
23. Кузнецов, И.В. Экологические особенности корневой губки в насаждениях сосны обыкновенной Среднего Подонья: автореф. дисс. канд. с.-х. наук 06.03.01 / Иван Васильевич Кузнецов. – Воронеж, 2005. – 18 с.
24. Ладейщикова, Е.И. О значении смолистости, смолопродуктивности и состава живицы как диагностических показателей устойчивости сосны к корневой губке / Е.И. Ладейщикова // Сб. науч. тр. УкрНИИЛХА. – 1972. – Вып. 7. – С. 95-104.
25. Лебедев, Н.Д. Опыты подсадки сосны в типе бор-брусничник в условиях Ленинградской области / Н.Д. Лебедев. – Л.: Гослесбумиздат, 1993. – 115 с.
26. Макаренко, Н.Г. Изучение антимикробных свойств ряда растительных терпеноидов и их синтетических производных / Н.Г. Макаренко, Э.Н. Шмидт, В.А. Ралдугин // Микробиологический журнал. – 1980. – Т. 42. – № 1. – С. 98-101.
27. Невзоров, В.М. Опыт диагностирования устойчивости деревьев к корневой губке в молодых культурах ели / В.М. Невзоров // Лесоведение. – 1991. – № 5. – С. 72-75.
28. Негруцкий, С.Ф. Корневая губка / С.Ф. Негруцкий. – М.: Агропромиздат, 1986. – 195 с.
29. Нечаев, Ю.А. Корневая губка в сосняках Центрального Черноземья / Ю.А. Нечаев // Лесной журнал. – 1944. – № 4. – С. 125-128.
30. Орлов, И.И. О единице измерения выхода живицы при подсадке / И.И. Орлов // Гидролизная и лесохимическая промышленность. – 1964. – № 8. – С. 20.

31. Орлов, И.И. К вопросу о типах смолопродуктивности / И.И. Орлов // Лесной журнал. – 1963. – № 5. – С. 147-148.
32. Положенцев, П.А. Метод искусственных ранений для определения жизнедеятельности сосны / П.А. Положенцев // Лесное хоз-во. – 1951. – № 7(34). – С. 13-29.
33. Положенцев, П.А. О составе и токсичности живицы в очагах корневой губки / П.А. Положенцев, А.В. Золотов, В.Г. Латыш // Лесной журнал. – 1970. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 30-31.
34. Положенцев, П.А. О некоторых особенностях живичного скипидара больных деревьев сосны / П.А. Положенцев, А.В. Чудный, А.В. Золотов // Лесное хоз-во. – 1969. – № 8. – С. 31-34.
35. Проказин, Е.П. Создание высокосмолопродуктивных сосновых насаждений на селекционной основе / Е.П. Проказин, А.В. Чудный // М.: ЦБНТИлесхоз, 1969. – 21 с.
36. Проказин, Е.П. Наследование уровня смолопродуктивности сосны обыкновенной / Е.П. Проказин, А.В. Чудный // Лесной журнал. – 1968. – № 2. – С. 5-8.
37. Раскатов, П.Б. Физиология растений с основами микробиологии / П.Б. Раскатов. – М.: Советская наука, 1954. – 365 с.
38. Руднев, Д.Р. О природе устойчивости древесных растений к вредителям / Д.Р. Руднев, В.П. Смелянец // Зоологический журнал. – 1969. – Т. 18. – Вып. 2. – С. 1805-1809.
39. Синадский, Ю.В. О фитопатологических исследованиях в Швеции / Ю.В. Синадский // Микол. и фитопатол. – 1971. – Т. 5. – С. 479-482.
40. Стороженко, В.Г. Учет лесоводственных факторов при прогнозировании поражаемости сосновых культур корневой губкой / В.Г. Стороженко, А.И. Куликов // Лесное хозяйство. – 1981. – № 10. – С. 56-57.
41. Страхов, Т.Д. О механизме физиологического иммунитета к инфекционным заболеваниям / Т.Д. Страхов. – Харьков: ХТУ, 1959. – 111 с.
42. Терехов, Ф.И. О показателях смолопродуктивности сосны / Ф.И. Терехов, И.В. Высоцкий, А.Н. Толкачев // Лесохимическая промышленность. – 1930. – С. 9-12.
43. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации // М.: ВНИЦлесресурс, 2000. – 198 с.
44. Федоров, Н.И. Корневые гнили хвойных пород / Н.И. Федоров. – М.: Лесная пром-сть, 1984. – 160 с.
45. Харченко, Н.А. Корневая губка и ее связь со структурой и развитием корневых систем сосны обыкновенной в условиях ЦЧР / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко, И.В. Кузнецов. – Воронеж, 2010. – 123 с.
46. Чудный, А.В. Зависимость устойчивости сосны от состава терпентинных масел / А.В. Чудный, А.Д. Маслов, К.Г. Сараджишвили // Лесное хоз-во. – 1970. – № 7. – С. 28-30.
47. Шкапо, Е.Е. Некоторые придержки определения смолопродуктивности по внешним признакам / Е.Е. Шкапо // Лесной журнал. – 1965. – № 1. – С. 18-21.
48. Шемякин, И.Я. Опыт борьбы с корневой губкой и направление дальнейших исследований / И.Я. Шемякин // Вопросы лесозащиты. – 1963. – С. 139-140.
49. Gayer, O. Zur Bedeutung des Kiefernadel harzes und des Kiefern-nadeloleas für die Entwicklungnadelfr essender Insekten / O. Gayer // Arch. Forsrwes. – 1970. – Bd. 19. – H. 2. – S. 151-167.
50. Gibbs, J.N. Resin and the resistance of conifers to *Fomes annosus* / J.N. Gibbs // Ann. Bot. – 1968. – 32. – № 127. – P. 649-665.
51. Rega, R. Influence of pine root oleoresins on *Fomes annosus* / Robert Rega, Jerry Tarry // Phytopatology. – 1966. – 58. – P. 8.

REFERENCES

1. Ankudinov, A.M. Kornevaya gubka v sosnyakakh. Bolezni sosny i duba i borba s nimi v pitomnikakh i kulturakh/ A.M. Ankudinov, A.A. Vlasov, V.N. Shafranskaya. – M.: Goslesbumizdat, 1951. – 242 s.
2. Baburina, A.G. Dinamika ochagov kornevoy gubki v lesakh Rossii [El. resurs] / A.G. Baburina, P.V. Gordenko, V.V. Karasev, Ye.A. Yakushin. – M.: «Rossysky tsentr zashchity lesa: <http://forest-culture.narod.ru/Glavnaya/tezis/baburina2009.pdf>
3. Vavilov, N.I. Seleksiya kak nauka: Izbrannye proizvedeniya / N.I. Vavilov. – L.: Nauka, 1967. – T. 1. – 334 s.
4. Vanin, S.I. Lesnaya fitopatologiya / S.I. Vanin. – M.: Goslesbumizdat, 1995. – 416 s.
5. Vasilyauskas, F.P. Kornevaya gubka i ustoychivost ekosistem khvoynykh lesov / F.P. Vasilyauskas. – Vilnyus: Mokslas, 1998. – 175 s.
6. Verderevsky, D.D. Immunitet rasteny k parazitarnym zabolevaniyam / D.D. Verderevsky. – M.: Selkhozizdat, 1959. – 250 s.
7. Voronenko, B.G. Opytnaya podsochka v Sovetskom Soyuze / B.G. Voronenko. – M.: Goslesbumizdat, 1961. – 184 s.
8. Vysotsky, A.A. Nasazhdeniya sosny obyknovennoy tselevogo naznacheniya / A.A. Vysotsky. – M.: VNITslesresurs, 1990. – 43 s.
9. Vysotsky, A.A. Ustoychivost sosny obyknovennoy k kornevoy gubke v svyazi so smoloproduktivnostyu derevyev / A.A. Vysotsky, S.V. Zolotareva, Yu.A. Nechayev // Tez. Mezhdunar. konf. – Voronezh, 1997. – S. 135-143.
10. Vysotsky, A.A. Seleksiya sosny obyknovennoy na smoloproduktivnost i rekomendatsii po sozdaniyu nasazhdeny tselevogo naznacheniya: Avtoref. diss. d-ra.s.–kh. nauk: 06.03.01 / Anatoly Alekseyevich Vysotsky: Bryansk. gosd. inzh.-tekhnologich. akad. – Bryansk, 2002. – 37 s.
11. Gordeyev, A.V. Printsipy otsenki sosnykh nasazhdeny po smoloproduktivnosti / A.V. Gordeyev, V.F. Pilinovich // Lesokhimiya i podsochka. – 1970. – № 6. – S. 7-9.
12. Grimal'sky, V.I. Sozdaniye sosnykh nasazhdeny, ustoychivykh k vreditelyam i bolezniam / V.I. Grimal'sky // Lesnoye khoz-vo. – 1980. – № 11. – S. 51-52.
13. Gundayeva, Ye.I. Effektivnost biologicheskikh i khimicheskikh mer profilaktiki borby s kornevoy gubkoy/ Ye.I. Gundayeva, R.A. Krangauz // Nadzor za vreditelyami i bolezniami lesa i sovershenstvovaniye mer borby s nimi. M.: VNIILM, 1981. – S. 48-49.
14. Davidenko, M.V. Kornevaya gubka v Buzulukskom boru i metody borby s neyu / M.V. Davidenko // Sb. Zashchita lesa ot vrediteley i bolezney. – M., 1980. – S. 212-225.
15. Denbiovetsky, G.Yu. Kornevaya gubka v smeshannykh kulturakh Savalskogo leskhoza / G.Yu. Denbiovetsky // Sb. Zashchita khvoynykh nasazhdeny ot kornevykh gniley. – M., 1981. – S. 36-37.
16. Deryuzhkin, R.I. Seleksiya sosny na ustoychivost k kornevoygubke / R.I. Deryuzhkin, A.I. Chernodubov, R.D. Kolesnikova, V.M. Maksimov // Tez. dokl. nauchno-praktich. konf. – Voronezh, 1977. – S. 18-21.
17. Dyskin, B.M. Ob izmerenii smoloproduktivnosti sosny obyknovennoy / B.M. Dyskin // Lesnoye khozyaystvo. – 1973. – № 4. – S. 20-24.
18. Dudin, M.M. Immunogenez i ego prakticheskoye ispolzovaniye / M.M. Dunin // Sb. nauch. tr. TSKhA. – 1946.– № 40. – S. 104-111.



19. Zanderman, V. Prirodniesmoly, skipidary, tallovoe maslo / V. Zanderman. – M.: Lesnaya prom-st, 1964. – 576 s.
20. Ilyichev, Yu.N. Seleksiya kedra sibirskogo na smoloproduktivnost / Yu.N. Ilyichev. – Novosibirsk: Nauka, 1999. – 144 s.
21. Kazadoyev, S.A. Zarazhennost sosnyakov Voronezhskogo zapovednika kornevoy gubkoy i opytne raboty po zashchite ikh ot usykhaniya / S.A. Kazadoyev // Tr. Voronezhskogozapovednika. Voronezh, – 1957. – Vyp. VII. – S. 80-94.
22. Krushev, L.T. Ob intensivnosti vydeleniya zhivitsy iz pobegov sosny / L.T. Krushev // Sb. nauch. tr. BelNIILKh, 1962. – S. 229-238.
23. Kuznetsov, I.V. Ekologicheskiye osobennosti kornevoy gubki v nasazhdeniyakh sosny obyknovенной Srednego Podonya: avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk 06.03.01 / Ivan Vasilyevich Kuznetsov. – Voronezh, 2005. – 18 s.
24. Ladeyshchikova, Ye.I. O znachenii smolistosti, smoloproduktivnosti i sostava zhivitsy kak diagnosticheskikh pokazateley ustoychivosti sosny k kornevoy gubke / Ye.I. Ladeyshchikova // Sb. nauch. tr. UkrNIILKhA. – 1972. – Vyp. 7. – S. 95-104.
25. Lebedev, N.D. Opyty podsochki sosny v tipebor-brusnichnik v usloviyakh Leningradskoy oblasti / N.D. Lebedev. – L.: Goslesbumizdat, 1993. – 115 s.
26. Makarenko, N.G. Izucheniye antimikrobnnykh svoystv ryada rastitelnykh terpenoidov i ikh sinteticheskikh proizvodnykh / N.G. Makarenko, E.N. Shmidt, V.A. Raldugin // Mikrobiologicheskyy zhurnal. – 1980. – T. 42. – № 1. – S. 98-101.
27. Nevzorov, V.M. Opyt diagnostirovaniya ustoychivosti derevyev k kornevoy gubke v molodykh kulturakh eli / V.M. Nevzorov // Lesovedeniye. – 1991. – № 5. – S. 72-75.
28. Negrutsky, S.F. Kornevaya gubka / S.F. Negrutsky. – M.: Agropromizdat, 1986. – 195 s.
29. Nechayev, Yu.A. Kornevaya gubka v sosnyakh Tsentralnogo Chernozemya / Yu.A. Nechayev // Lesnoy zhurnal. – 1944. – № 4. – S. 125-128.
30. Orlov, I.I. O edinitse izmereniya vykhoda zhivitsy pri podsochke / I.I. Orlov // Gidroliznaya i lesokhimicheskaya promyshlennost. – 1964. – № 8. – S. 20.
31. Orlov, I.I. K voprosu o tipakh smoloproduktivnosti / I.I. Orlov // Lesnoy zhurnal. – 1963. – № 5. – S. 147-148.
32. Polozhentsev, P.A. Metod iskusstvennykh raneny dlya opredeleniya zhiznedeyatel'nosti sosny / P.A. Polozhentsev // Lesnoykhhoz-vo. – 1951. – № 7(34). – S. 13-29.
33. Polozhentsev, P.A. O sostave i toksichnosti zhivitsy v ochagakh kornevoy gubki / P.A. Polozhentsev, A.V. Zolotov, V.G. Latysh // Lesnoy zhurnal. – 1970. – T. 2. – Vyp. 3. – S. 30-31.
34. Polozhentsev, P.A. O nekotorykh osobennostyakh zhivichnogo skipidara bolnykh derevyev sosny / P.A. Polozhentsev, A.V. Chudny, A.V. Zolotov // Lesnoye khoz-vo. – 1969. – № 8. – S. 31-34.
35. Prokazin, Ye.P. Sozdaniye vysokosmoloproduktivnykh sosnovykh nasazhdeny na selektsii onnoyosnove / Ye.P. Prokazin, A.V. Chudny // M.: TsBNTIleskhoz, 1969. – 21 s.
36. Prokazin, Ye.P. Nasledovaniye urovnya smoloproduktivnosti sosny obyknovенной / Ye.P. Prokazin, A.V. Chudny // Lesnoy zhurnal. – 1968. – № 2. – S. 5-8.

37. Raskatov, P.B. Fiziologiya rasteny s osnovami mikrobiologii / P.B. Raskatov. – M.: Sovetskayanauka, 1954. – 365 s.
38. Rudnev, D.R. O prirode ustoychivosti drevesnykh rasteny k vreditelyam / D.R. Rudnev, V.P. Smelyanets // Zoologichesky zhurnal. – 1969. – T. 18. – Vyp. 2. – S. 1805-1809.
39. Sinadsky, Yu.V. O fitopatologicheskikh issledovaniyakh v Shvetsii / Yu.V. Sinadsky // Mikol. ifitopatol. – 1971. – T. 5. – S. 479-482.
40. Storozhenko, V.G. Uchet lesovodstvennykh faktorov pri prognozirovanii porazhayemosti sosnovykh kultur kornevoy gubkoy / V.G. Storozhenko, A.I. Kulikov // Lesnoyekhozyaystvo. – 1981. – № 10. – S. 56-57.
41. Strakhov, T.D. O mekhanizme fiziologicheskogo immuniteta k infektsionnym zabolevaniyam / T.D. Strakhov. – Kharkov: KhTU, 1959. – 111 s.
42. Terekhov, F.I. O pokazatelyakh smoloproduktivnosti sosny / F.I. Terekhov, I.V. Vysotsky, A.N. Tolkachev // Lesokhimicheskaya promyshlennost. – 1930. – S. 9-12.
43. Ukazaniya po lesnomu semenovodstvu v Rossyskoy Federatsii // M.: VNITslesresurs, 2000. – 198 s.
44. Fedorov, N.I. Kornevye gnili khvoynykh porod / N.I. Fedorov. – M.: Lesnaya prom-st, 1984. – 160 s.
45. Kharchenko, N.A. Kornevaya gubkai eye svyaz so strukturoy i razvitiyem kornevyykh system sosny obyknovennoy v usloviyakh TsChR / N.A. Kharchenko, N.N. Kharchenko, I.V. Kuznetsov. – Voronezh, 2010. – 123 s.
46. Chudny, A.V. Zavisimost ustoychivosti sosny ot sostava terpentinnykh masel / A.V. Chudny, A.D. Maslov, K.G. Saradzhishvili // Lesnoye khoz-vo. – 1970. – № 7. – S. 28-30.
47. Shkapo, Ye.E. Nekotorye priderzhki opredeleniya smoloproduktivnosti po vneshnim priznakam / Ye.E. Shkapo // Lesnoy zhurnal. – 1965. – № 1. – S. 18-21.
48. Shemyakin, I.Ya. Opyt borby s kornevoy gubkoy i napravleniye dalneyshikh issledovany / I.Ya. Shemyakin // Voprosy lesozashchity. – 1963. – S. 139-140.
49. Gayer, O. Zur Bedeutung des Kiefernadel harzes und des Kiefern-nadeloleas fur die Entwicklung nadelfressender Insekten / O. Gayer // Arch. Forsrwes. – 1970. – Bd. 19. – H. 2. – S. 151-167.
50. Gibbs, J.N. Resin and the resistance of conifers to *Fomes annosus* / J.N. Gibbs // Ann. Bot. – 1968. – 32. – № 127. – P. 649-665.
51. Rega, R. Influence of pine root oleoresins on *Fomes annosus* / Robert Rega, Jerry Tarry // Phytopatology. – 1966. – 58. – P. 8.