

DOI: 10.21178/2079–6080.2025.3.123

УДК 632.4

Heterobasidion annosum sensu lato: признаки заражения и достижения в области борьбы с заболеванием хвойных пород

© И.В. Лыков¹, А.А. Попова¹, О.А. Федорова¹, С.М. Матвеев¹,
А.В. Константинов²

***Heterobasidion annosum* sensu lato: infection traits and achievements of measures to counteract the conifers pathogen**

I.V. Lykov, A.A. Popova, O.A. Fedorova, S.M. Matveev, A.V. Konstantinov (Voronezh State Forestry University named after G.F. Morozov; St. Petersburg Forestry Research Institute)

The Russian and foreign biological control of the root fungus (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) methods presented an overview. The properties and morphology of the pathogen *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. described. The histories of developments, examples of some effective methods of biological products based on antagonist fungi that can partially or completely suppress the growth and spread of the pathogen *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. Some forestry measures against root fungus used at present are ineffective, chemicals methods is technically complex and economically unprofitable. The search for an effective biological product became a priority in the study of methods to counteract the development of the pathogen. Some of the developed preparations (for example, a biopreparation based on *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich – giant phlebiopsis) turned out to be quite effective in combating the root fungus, but due to bioecological features they cannot be used everywhere and on a permanent basis. Other effective preparations have a some negative side effects: for example, Trichoderma (*Trichoderma viridae* sp.) almost completely blocks the process of wood destruction. The issue of finding truly effective methods of biological protection and combating the spread and development of the most dangerous pathogen – the root fungus is still relevant.

Keywords: root sponge, *Heterobasidion annosum* s. l., antagonist fungi, pine, fir, spruce, phytopathology, pathogen, forest protection, control of root sponge

***Heterobasidion annosum* sensu lato: признаки заражения и достижения в области борьбы с заболеванием хвойных пород**

И.В. Лыков, А.А. Попова, О.А. Федорова, С.М. Матвеев

Представлен обзор отечественных и зарубежных методов биологической борьбы с корневой губкой (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.). Описаны свойства патогена и признаки заражения деревьев. Дана оценка эффективности применяемых мероприятий, а также освещены разрабатываемые методы биологической защиты на основе применения биопрепаратов, в том числе – грибов-антагонистов, способных частично или полностью подавлять рост и распространение патогена.

Установлено, что мероприятия по борьбе с корневой губкой, применяемые в настоящее время, малоэффективны, а предлагаемые методики с использованием химикатов оказались технически сложными и экономически невыгодными. Поиск действенного биопрепарата стал приоритетным направлением в изучении способов противодействия развитию патогена. Некоторые из разработанных препаратов (например, биопрепарат на основе *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich – флебиопсиса гигантского) оказались довольно эффективны в борьбе с корневой губкой, но из-за биоэкологических особенностей не могут применяться повсеместно. Другие препараты, также действенные в угнетении роста патогена, имели ряд негативных побочных эффектов: например, триходерма (*Trichoderma viridae* sp.) практически полностью блокирует процесс дереворазрушения. Многие корневые грибковые эндофиты, обитающие на лесных деревьях, потенциально влияют на здоровье и развитие болезней определенных пород деревьев. Для различных видов хвойных были идентифицированы эндогенные грибы, являющимися антагонистами *Heterobasidion parviporum*: для *Picea abies* – это *Fusarium* sp., *Dactylonectria* sp.; для *Picea glauca* – *Pyrenochaeta* sp., для *Picea omorika* – *Penicillium* sp., *Fungal* sp., *Pyonectria* sp., для *Pinus jereyi* – *Fusarium* sp., *Pyrenochaeta* sp., *Cladosporium* sp. Проблема поиска действительно эффективных методов биологической защиты и борьбы с распространением и развитием опаснейшего патогена – корневой губки – остается актуальной.

Ключевые слова: корневая губка, *Heterobasidion annosum* s. l., грибы-антагонисты, сосна, пихта, ель, фитопатология, патоген, защита леса, методы борьбы с корневой губкой

Лыков Игорь Викторович – аспирант, преподаватель кафедры лесоводства, лесной таксации и лесоустройства

E-mail: likovigorw@yandex.ru

Попова Анна Александровна – заведующая кафедрой лесной генетики, биотехнологии и физиологии растений, д-р с.-х. наук

E-mail: logachevaaa@rambler.ru

Федорова Ольга Анатольевна – старший научный сотрудник лаборатории анализа ПЦР научно-исследовательского института «Инновационных технологий и лесного комплекса», канд. биол. наук

E-mail: fed-olga78@mail.ru

Матвеев Сергей Михайлович – заведующий кафедрой лесоводства, лесной таксации и лесоустройства, д-р биол. наук, профессор

E-mail: lisovod@bk.ru

Константинов Артём Васильевич – заместитель директора по научной работе, д-р биол. наук

E-mail: science@spb-niilh.ru

¹ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова»

394087, г. Воронеж, ул. Тимирязева, д. 8

²ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»
194021, г. Санкт-Петербург, Институтский пр., д. 21

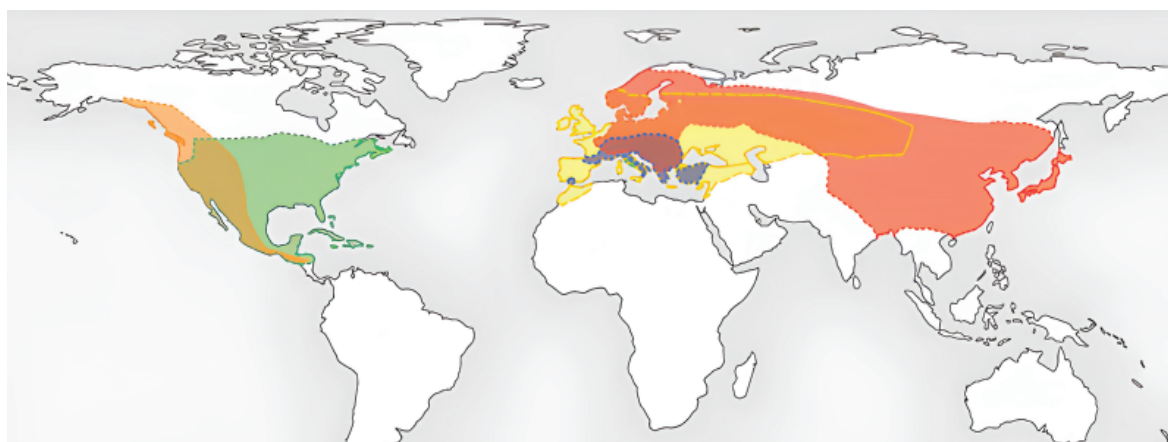
Введение

Heterobasidion annosum sensu lato (далее – s. l.) – это видовой комплекс, состоящий из пяти видов, которые широко распространены в хвойных лесах Северного полушария и каждый из которых характеризуется особым предпочтением хозяина [42]. Данный гриб вызывает корневую гниль у многих лесобразующих пород, таких как сосна, ель и пихта. Очень редко корневая губка заражает лиственные породы, могут поражаться береза, ольха, дуб. Наибольшую опасность патоген представляет для хвойных пород, поражая как естественные, так и искусственные насаждения [19, 36]. Существуют сведения о заражении древесных одновременно двумя видами патогена, что может приводить к их гибридизации и межвидовой интрогрессии генов [51].

По своей экологии виды-гетеробазидионы могут выступать как в роли сапротрофа, так и некротрофа, одна и та же особь может

переключаться с одной на другую трофическую нишу, что определяет их высокую скорость распространения, устойчивость и патогенность [42]. Способность *Heterobasidion* spp. к заражению пней в качестве сапротрофов и соседних деревьев в качестве патогенов привело к значительному ущербу для производства древесины в лесном хозяйстве. Из-за их высокой скорости заселения субстрата этот гриб может становиться инвазивным в новых экосистемах и угрожать здоровым лесам [42].

Ареалы грибов видового комплекса *Heterobasidion annosum* s. l. обозначены на рисунке, который представляет собой карту распространения и частоту интерфертильности при симпатрии, на основе ранее опубликованных данных [46] (симпатрическое видообразование – процесс формирования новых видов в пределах одной географической области, где популяции одного и того же вида не разделены физическими барьерами).



- *H. abietinum* (*H. ab*)
- *H. annosum* s.s. (*H. an*)
- *H. irregulare* (*H. ir*)
- *H. occidentale* (*H. oc*)
- *H. parviporum* (*H. pa*)
- *H. ab* + *H. an*
- *H. ab* + *H. an* + *H. pa*
- *H. an* + *H. pa*
- *H. an* + *H. ir*
- *H. ir* + *H. oc*

Уровень симпатрической интерфертильности:

- H. ab* + *H. an* = 0–0,05
- H. ab* + *H. an* + *H. pa* = 0,20–0,25
- H. an* + *H. pa* = 0,10
- H. an* + *H. ir* = 0,98
- H. ir* + *H. oc* = 0,18

Рис. Мировое распространение и частота симпатрической интерфертильности вида *Heterobasidion annosum* s. l. (по: [46])

Специфичность видов комплекса *H. annosum* s. l. по отношению к поражаемому растению сформирована филогеографической историей отдельных его таксонов и особенностями воздействия патогена на организм растения-хозяина. Например, близкородственные возбудители корневой гнили хвойных деревьев *H. irregulare* и *H. occidentale* заражают разные рода. *H. irregulare* индуцирует большее количество генов, участвующих в детоксикации соединений хозяина и в производстве вторичных метаболитов, в то время как транскриптом, индуцированный у *H. occidentale*, в большей степени ориентирован на расщепление углеводов [46]. Приводятся сведения, что вид *Heterobasidion annosum* (Fr.) состоит в Европе из групп стерильности (ISGs) S, P и F, которые демонстрируют преимущественную специализацию соответственно на ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.), соснах и пихте белой (*Abies alba* Mill.) [43].

Промежуточность экологической ниши позволяет патогену прорасти не только на живых корнях деревьев, пнях, но и на опале лесной подстилки. Первичное заражение происходит в благоприятных для гриба условиях при контакте базидиоспор с субстратом, после чего начинается активное формирование мицелия. В качестве первичного субстрата выступают пни, повреждения корней, за которыми следуют вторичные инфекции в результате вегетативного роста мицелия через корни. После прорастания корневой губки начинается процесс образования плодового тела, способного продуцировать около 2 миллиардов спор, и дальнейшее распространение заражения уже происходит при помощи конидий и базидиоспор [20, 31, 42, 50].

H. annosum s. l. не способен свободно расти в почве. Следовательно, прямой контакт с корнями деревьев или пней имеет решающее значение для возникновения вторичной инфекции. Интересно, что зараженные корневые трансплантаты менее эффективны при

передаче инфекции от пня к дереву, чем простые корневые контакты. Дело в том, что корни пня, привитые к корням деревьев, как правило, остаются живыми и удерживают гриб внутри древесины [53]. Выявлено, что локализация мицелия зависит от свойств почвы: при низком уровне pH непосредственно заселяет кору живых корней, в почвах с высоким уровнем pH растет эктотрофно под наружными чешуйками коры [63]. Эктотрофный рост не вызывает активной защитной реакции организма-хозяина и может привести к значительно более высокой скорости распространения грибов.

Популяционные исследования в пораженных насаждениях показали, что первичные инфекции играют ключевую роль в эпидемиологии *H. annosum* s. l., в то время как вторичные инфекции встречаются реже, чем у других корневых патогенов, таких как *Armillaria* spp. или *Phellinus weirii* [42]. То есть основным источником распространения корневой губки будут пни, ослабленные и поврежденные деревья, что объясняет возможность сохранения здоровых деревьев в очаге заболевания. Несмотря на то, что споры *H. annosum* s. l. переносятся на большие расстояния [48], географический ареал эффективного и жизнеспособного их распространения ограничен, и только 0,1 % спор преодолевает расстояние в 100 метров [48, 63]. Таким образом, при рубках наличие плодовых тел будет приводить к распространению инфекции внутри насаждений, но не между ними.

На гетеробазидионную корневую и прикорневую гниль влияет целый ряд факторов, включая возраст древостоя, местоположение участка, почву, историю участка и управление лесами [42].

Цель проведенного нами исследования — анализ результатов отечественных и зарубежных изысканий и экспериментов, а также систематизация знаний в области признаков заражения деревьев *Heterobasidion annosum* sensu lato и достижений, связанных с борьбой с заболеванием хвойных пород.

Признаки заражения

Одним из явных признаков поражения насаждения корневой губкой является наличие плодовых тел гриба. Внешне они имеют различные форму и размеры, цвет – от белого до бурого или коричневого. По структуре – кожистые, нижняя поверхность трубчатая, на пнях и у шейки корня имеют вид боком прикрепленных шляпок, на корнях и в подстилке – распростерты. Образуются в основном во влажных затененных местах, на нижней поверхности корней, на корнях свежего ветровала, у шейки корня пораженных деревьев, реже на пнях и в лесной подстилке [31].

При заражении патогеном сосны заболевание имеет следующий характер: гниль начинает активно развиваться в корнях, при этом до корневой шейки и выше практически никогда не поднимается. В.Г. Стороженко подчеркивает, что массовые заболевания насаждений способствуют возникновению корневой губки, а медленное усыхание древостоев предшествует её активному развитию [26]. На начальных стадиях заражения определить наличие патогена визуально практически невозможно. На его присутствие может указать только лишь довольно сильный запах скипидара, который является следствием активного выделения пораженными тканями живицы. Заселенные патогеном корни со временем становятся фиолетового или красно-оранжевого оттенка, а структура древесины приобретает своеобразную стекловидность. В результате активного выделения смолы происходит склеивание окружающих частиц почвы из-за чего начинается образование твердых желваков на корнях. После прекращения активного смоловыделения древесина больных корней становится желтовато-бурого цвета с вкраплениями целлюлозы, приобретает рыхлый характер, легко расщепляется на волокна и крошится.

Пораженные корневой губкой деревья имеют низкие жизненные показатели: значительное снижение прироста, изреживание

кроны, укорачивание и осветление хвои. Они в значительной степени подвержены ветровалу, заселению стволовыми вредителями и заражению другими патогенами [20, 32].

По мнению многих ученых, инфицирование здоровых деревьев происходит посредством контакта их корней с корнями больных деревьев, что и является причиной такого явления, как куртинное усыхание древостоя. После удаления погибших деревьев на их месте образуются прогалины и редины, которые со временем зарастают злаками, кустарниками или лиственными породами [1, 25, 31, 32].

Заражение еловых и пихтовых насаждений происходит посредством проникновения спор в раны и трещины комлевой или корневой части растений. Признаки заболевания начинают резко проявляться непосредственно перед усыханием деревьев, выражаясь в значительном снижении количества здоровой хвои, снижении прироста, изреживании кроны и появлении смоляных желваков. В еловых и пихтовых насаждениях нельзя чётко выделить очаги поражения, так как распад древостоя происходит не куртинами, как у сосны, а имеет вялотекущий характер и осуществляется за счёт ветровалов и буреломов.

При поражении ели и пихты гниль распространяется помимо корней в комлевою часть ствола и может достигать высоты 2–4 метров, а в отдельных случаях 8–10 метров. В корневой и стволовой древесине начинает развиваться ядровая гниль, вызывающая на начальных стадиях заражения изменение цвета сначала на фиолетовый, а позже красновато-бурый оттенок. Через время в древесине больных деревьев появляется пестрота – её поверхность покрывается белыми пятнами, с чёрными штрихами, на месте которых в дальнейшем будут образованы пустоты, могут появляться дупла. Пораженная древесина, подверженная процессу гниения, становится мягкой и волокнистой, издает сильный грибной запах [19, 21, 25, 32, 41].

Мероприятия, направленные на защиту от патогена

Для лечения уже зараженных деревьев не существует средств, и текущие стратегии борьбы сосредоточены на обработках, предотвращающих заселение свежих пней гетеробазидионными грибами. Грибковый мицелий может сохраняться в остатках корней и пнях десятилетиями, и его полное уничтожение практически невозможно [25, 31].

Лесохозяйственные мероприятия, которые рекомендуются действующими регламентами в России и Белоруссии по снижению и ограничению активности и вредоносности корневой губки, в основном направлены только на удаление пораженных деревьев [2, 22]. Разработаны теоретические основы и проведен эксперимент по сгребанию подстилки, который продемонстрировал значительное снижение активности корневой губки, а также уменьшил интенсивность возникновения новых очагов. Однако, к сожалению, этот метод борьбы пока не получил широкого распространения в лесном хозяйстве [12].

Распространенные в лесном хозяйстве санитарные рубки лишь временно снижают количество пораженных деревьев в очаге, так как возбудитель не погибает, а продолжает обитать в почве. Древесина пней и корней колонизируется возбудителем корневой губки, что приводит к повышению его активности и росту скорости заражения в ослабленном древостое. Санитарные рубки, которые проводятся в очагах заболевания, приводят к значительным экономическим потерям для лесного хозяйства, так как здоровые деревья, обладающие высокими лесохозяйственными показателями могут превратиться в сухостой вследствие заражения корневой губкой [23, 27, 34, 38]. Согласно существующим стандартам, при появлении новых участков сухостоя назначается новая рубка. Этот процесс будет повторяться до тех пор, пока все больные деревья в очаге не будут удалены. Зачастую постепенно вырубается весь древостой на выделе [22, 62].

Проведение санитарных рубок должно сопровождаться обработкой пней, предотвращающей их заселение *Heterobasidion* sp. Для этого используются как химические, так и биологические средства биоконтроля и их комбинация.

Идея применения химических средств впервые была выдвинута в 1975 году И. Ришбетом [60]. Он полагал, что обработка свежих срезов пней деревьев позволит предотвратить прорастание спор и распространение возбудителя. Но, несмотря на внедрение в инструкцию 1979 года и активное применение на практике, заметных результатов она не принесла. Эксперименты по искусственному заражению корневой губкой выявили следующее: гниль активнее распространяется от корней к стволу, а не наоборот, что свидетельствует о сомнительной перспективе методики обработки пней химпрепаратами [17, 21, 35, 36].

Проводились исследования по обработке пней пропиконазолом [69]. Высокую эффективность показало применение мочевины в еловых и сосновых насаждениях (в среднем 99,5 и 85,3 % соответственно) [56]. В опытах с видом *H. occidentale* обработка мочевиной вместе с боратами уменьшила площадь заражения поверхности пня на 84 и 91 %, соответственно, по сравнению с контролем. Использование боратов без мочевины также значительно снизила количество пней, инфицированных патогеном. Результаты лабораторных исследований соответствовали закономерностям, выявленным в полевом эксперименте [65].

Предпосадочная обработка корней и почвы, а также подроста фунгицидами в очагах заражения оказывает положительный результат только на начальных этапах роста саженцев [7, 11]. Тем не менее, с учетом экологии патогена предлагается для большей эффективности борьбы с его распространением уделять внимание также и лесной подстилке [32, 38]. Однако следует признать, что использование химических препаратов в лесу технически

трудоемко, а из-за кратковременного действия экономически невыгодно [14, 33, 35].

В некоторых зарубежных странах активно применяют не только химические, но и биологические методы борьбы, которые в последние годы вызывают всё больший интерес вследствие их эффективности и отсутствия вреда лесным экосистемам [2, 7, 14, 19, 27, 41].

Ряд исследований показал, что методы борьбы с использованием организмов, подавляющих / предотвращающих рост патогена, способны обеспечить высокий уровень защиты лесных насаждений. Данный эффект достигается за счёт использования таких природных механизмов регуляции численности, как конкуренция, хищничество или паразитизм, в чем и проявляется биологический контроль одного организма над другим. Применение биопрепаратов, которые содержат штаммы полезных грибов или микроорганизмов, способствует созданию условий, при которых патогены не смогут эффективно расти и развиваться, что не только снижает риск возникновения новых очагов заболевания, но и может улучшить состояние в действующих очагах путем повышения общей устойчивости насаждения [45].

Первые исследования в области использования биологических методов борьбы с *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. провел в 1951 году английский ученый Д. Ришбет. Он предложил использовать сапротрофный гриб флебиопсис гигантский (*Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jilich). Ришбет установил, что флебиопсис может эффективно колонизировать свежие спилы деревьев, при этом предотвращая развитие патогенных грибов, которые способны вызвать корневую гниль. Применение *Phlebiopsis gigantea* позволило значительно снизить тяжесть течения заражения корневой губкой в лесных насаждениях, смогло привести к частичному улучшению здоровья и устойчивости лесов [45]. Д. Ришбет смог разработать способ создания инокулята из оидий гриба, выращиваемого на кубиках сосновой

древесины, которые помещались в воду для получения суспензии. В разбавленном виде полученный препарат наносили на свежие спилы пней.

В 1968 году компания Ecological Laboratories Ltd. совместно с Д. Ришбетом, начала производство жидкого биологического препарата, который представлял собой полиэтиленовые пакеты с инокулятом флебиопсиса гигантского в объеме от 1 до 2 миллилитров [45].

В настоящее время разработаны и используются и другие смеси, в состав которых входят оидии флебиопсиса гигантского – базидиомицета, относящегося к группе дереворазрушающих сапротрофов [8, 44]. Однако эффективность от применения препарата сильно варьирует.

В лесонасаждениях Британии площадь государственных лесных территорий, обработанных данным препаратом достигла 62 тысяч гектаров. Наблюдения показали, что после обработки пней биосредством скорость распространения и развития заражения корневой губкой стала снижаться, что говорит об эффективности препарата. Данная практика была рекомендована для применения во всех хвойных лесах Британии [45].

В ряде стран, аналогично Британии, провели опыты по изучению и использованию биологических методов для борьбы с корневой губкой. В исследованиях, проведенных в Центральной Финляндии в насаждениях сосны обыкновенной и ели обыкновенной, подвергнутых прореживанию и сплошным рубкам на осушенных торфяниках эффективность *P. gigantea* сильно варьировала для обеих древесных пород: от полной защиты до отрицательного контрольного эффекта (то есть на обработанных пнях было больше случаев заражения гетеробазидиями, чем в контроле) [56]. В Калифорнии применение на пнях в пихтовом насаждении смесью двух собранных на месте штаммов *P. gigantea* предотвращала колонизацию пней видом *H. occidentale* (68 % по сравнению с контролем) [57].

В США, Канаде, ряде скандинавских и европейских государств, а также на Украине, в Белоруссии и России результаты опытов подтвердили эффективность применения биопрепаратов с использованием флебиопсиса гигантского [11, 61, 62]. Исследования показали, что использование гриба-антагониста способствует снижению тяжести заражения корневой губкой, что стало важным шагом в борьбе с патогеном и сохранении здоровья лесов.

Понимание возможности использования местных штаммов привело к разработке препаратов на их основе. Так, например, в Польше был разработан препарат Pg-IBL, применение которого показало эффективные результаты: по сравнению с лесонасаждениями, в которых препарат не использовался, в обработанных наблюдалось снижение гибели деревьев более чем на 40 %, а также повышение прироста деревьев [61, 62].

Эксперименты в области биозащиты от корневой губки начали проводиться еще в СССР, но, к сожалению, исследования, начатые во ВНИИЛМе, по ряду причин не были закончены [11]. Известно, что литовский ученый А.П. Василяускас смог выделить штамм флебиопсиса гигантского, который в течение двух недель способен был полностью подавить рост опытных *H. annosum* (Fr.) Bref. Препарат, созданный на основе данного штамма, по своим свойствам не уступал зарубежным аналогам [7].

В 70–80-х годах прошлого столетия советскими учеными Н.И. Федоровым, Н.И. Стайченко, Ю.М. Полешук и др. были выделены новые белорусские штаммы *P. gigantea*, которые отличались повышенной активностью [29]. Ученые разработали питательную среду и техническую инструкцию по созданию биопрепарата, которая заключалась в проращивании флебиопсиса на твердой питательной среде, с дальнейшим смывом оидий с наполнителем и сушкой полученного препарата [28]. Полевые испытания показали, что приживаемость флебиопсиса, которым про-

водилась обработка одновременно с рубками ухода, в первые 3 месяца составляла более 90 %. Дополнительно было исследовано влияние абиотических факторов на выживаемость штамма и установлены минимальные значения среднесуточной температуры (3–5 °С) и относительной влажности воздуха (40–50 %). Идеальным периодом обработки препаратом является период рубки, так как самая активная приживаемость *P. gigantea* наблюдалась на свежих пнях в первые 7–8 дней [29]. К сожалению, данные результаты не получили широкого применения.

В настоящее время исследования в области создания эффективного биопрепарата на основе флебиопсиса гигантского ведутся в России и странах СНГ. Например, в 2005 году в Белоруссии сотрудниками кафедры лесозащиты БГТУ изучался вопрос о сроках и способах внесения в древесину пней биопрепаратов, созданных на основе грибов-антагонистов корневой губки. Результаты показали, что приживаемость и площадь покрытия *P. gigantea* возрастает на свежих пнях, а также при прикрытии обработанного среза свежесрубленных пней дисками, выпиленными из этих же пород; на старых пнях, в зависимости от степени гниения древесины, результаты ниже в 2–3 раза [30].

Препараты на основе *P. gigantea* в различных экологических условиях обладают ограниченной эффективностью или вовсе её не имеют, в связи с чем поиск более надежных биологических методов в настоящее время является более чем актуальным. Так, показана хорошая эффективность коммерческого препарата Rotstop® штамма *P. gigantea* (MUT 6212) для *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus pinea* и *P. sylvestris* в зараженных лесных насаждениях против местных видов *Heterobasidion* на пнях их предпочтительных хозяев и впервые – против инвазивного североамериканского *H. irregulare* на пнях *P. pinea*. Однако в зависимости от вида патогена и растения-хозяина эффективность штамма флебиопсиса гигантского может быть слабой [55].

Вызывает опасение способность сапротрофного гриба *P. gigantea* приобретать некротрофические свойства в результате адаптации к живым тканям древесины. Инокуляция 10-летних саженцев *P. sylvestris*, *P. gigantea* и *H. annosum* приводила к сильным некротическим поражениям ксилемы [64], то есть гриб-антагонист может заселять не только пни, но и поражать растения. Однако некротрофическая способность *P. gigantea* в сравнении с *H. annosum* ограничена и со временем ослабевает [64].

Улучшение свойств биоконтроля штаммов *P. gigantea* проводится путем гибридизации наиболее активных по своей способности к образованию бесполов спор, скорости роста мицелия, в том числе в древесине, и конкурентоспособности против *H. annosum* *in vitro*. Такие исследования были проведены в Финляндии на примере заражения ели обыкновенной. Показано, что штаммы-потомки *P. gigantea* в целом обладали лучшими свойствами и эффективностью в борьбе с инфекцией, чем родительские формы. Выделен о-орселлинальдегид среди вторичных метаболитов флериопсиса гигантского, определяющий его противогрибковую активность [49]. Это также позволяет предположить, что существует потенциал для улучшения биорегулирующих свойств биоконтроля путем селекции [65].

Проведенные в США многолетние исследования по оценке разнообразия грибов, заселяющих пни, показали с помощью метода высокопроизводительного секвенирования, что *P. gigantea* был наиболее распространенным грибом на недавно вырубленных пнях в естественном ареале красной сосны (выделен из 90 % всех пней), в то время как в неместном ареале его доля составила всего 33 %. Эти результаты помогают продемонстрировать, что в естественных условиях произрастания красной сосны присутствует большее количество природного биологического агента. При увеличении времени отбора проб после рубок присутствие флериопсиса гигантского снижа-

ется. Были выявлены грибы *Capronia kleinmondensis*, *Resinicium bicolor*, *Hypochnicium cremicolor*, которые также оказались пионерными видами, заселяющими сосновые пни вскоре после вырубki, но на гораздо более низком уровне. Кроме того, была обнаружена разнообразная группа грибов, вызывающих гниение древесины, и наблюдались различия между участками, где красная сосна произрастает в своем ареале, по сравнению с местами интродукции [69].

Среди других грибов, проявляющих высокий антагонизм к корневой губке, можно выделить еловую кожистую губку (*Hirschioporus abietinus* (Dicks.) Donk.). Данный сапротрофный ксилотроф отличается способностью к быстрому формированию плодовых тел и интенсивной споруляции на участках, не заселенных корневой губкой, что снижает активность прорастания видов *Heterobasidion*. Но ученые Н.И. Федоров и Ю.М. Полещук установили, что еловая кожистая губка обладает более низкой скоростью роста, чем корневая губка, к тому же *Hirschioporus* имеет слабую дереворазрушающую способность, что также снижает эффективность в борьбе с распространением и развитием *Heterobasidion annosum* на пнях [28].

Среди других потенциальных грибов-антагонистов изучались: опёнок летний (*Kuehneromyces mutabilis* Kumm.), трутовик окаймлённый (*Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst), траметес или диплотовус желтеющий (*Trametes flavescens* Bres.), вешенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus* Kumm.) и зимний гриб или опёнок зимний (*Flammulina velutipes* Karst). Наиболее перспективными оказались вешенка и траметес, скорость роста мицелия которых выше, чем у корневой губки, а за счёт активных дереворазрушающих свойств названные грибы почти за 2 месяца полностью подавляли ее рост [20].

В России распространен гриб-антагонист корневой губки триходерма вириде (*Trichoderma viridae* sp.), являющийся одним из сапрофитов, который наиболее активно проявляет свои ан-

тагонизм относительно *H. annosum*. Это почвенный гриб класса несовершенных грибов рода *Trichoderma*. В конидиальной стадии триходерма за счёт более активного роста, развития и выделения антибиотических биофунгицидов способна подавлять патоген вне зависимости от степени тяжести заражения [8]. Опыты показали, что мицелий корневой губки за две недели полностью зарастает ее мицелием [20].

Экологические особенности роста триходермы заключаются в низкой скорости деструкции, при этом не допускается рост абсолютно никаких иных ксилотрофов, что влечет за собой ряд негативных последствий. Важным сдерживающим фактором для распространения триходермы является температура: ниже 15 °С активность практически прекращается, в отдельных случаях — вплоть до гибели гриба. В этих условиях полной угнетения роста патогенов не происходит, и антагонист вытесняется более жизнеспособными грибами, в том числе и корневой губкой [20].

Биопрепараты, полученные на основе триходермы, использовались как профилактическая мера в молодых сосняках. В Белоруссии разработан метод локализации очага путем обработки пней после полного удаления зараженных деревьев, а также здоровых в прилегающей к очагу полосе шириной около 5 метров. Результаты показали значительное снижение скорости увеличения очаговых вспышек [24]. Для большей действенности препаратов, ввиду зависимости от температурного режима, требуется периодически искусственно вносить её в почву [9].

При разработке методов биологического контроля также были изучены возможности применения грибов *Hypholoma fasciculare*, *Phanerochaete velutina*, *Vuilleminia comedens*, суспензия конидиев и фильтрата культуры *Verticillium bulbillosum*, однако наилучшим эффектом обладает обработка *Trichoderma harzianum*. Другие методы лечения показали более ограниченный в качественном и количественном отношении результат. Воздействие *T. harzianum* на микоценозы пней со временем

усиливалось. Другие грибы и средства (например, субстрат с мицелием базидиомицетов *Hypholoma fasciculare*, *Phanerochaete velutina* и *Vuilleminia comedens*, а также суспензия конидиев и фильтрат культуры *Verticillium bulbillosum*) имеют слишком кратковременное действие. Вместе с тем обработка *Verticillium bulbillosum* оказывала наименьшее влияние на естественную микофлору [69].

Многие корневые грибковые эндофиты, обитающие на в лесных насаждениях, потенциально влияют на здоровье и развитие болезней определенных древесных пород. Следовательно, скрининг этой группы организмов на способность к биоконтролю имеет важное значение для оценки их способности защищать своих хозяев от инвазий. Для различных видов хвойных были идентифицированы эндогенные грибы, являющимися антагонистами *Heterobasidion parviporum*: для *Picea abies* — это *Fusarium* sp., *Dactylonectria* sp.; для *Picea glauca* — *Pyrenochaeta* sp., для *Picea omorika* — *Penicillium* sp., *Fungal* sp., *Ilyonectria* sp., для *Pinus jereyi* — *Fusarium* sp., *Pyrenochaeta* sp., *Cladosporium* sp. [59].

Другой перспективной экологической группой организмов биоконтроля являются грибы-микоризообразователи. Микориза оказывает на фитопатоген как прямое антагонистическое действие, так и опосредованное — через стимуляцию роста растений за счет улучшения обеспечения основными элементами питания [40]. Микориза способна поставлять до 80 % фосфора и до 25 % азота от общей потребности растения [13]. Микоризные сообщества ускоряют разложение лесной подстилки икратно увеличивают поглощение этих элементов питания. Положительные эффекты достигаются с одной стороны за счет увеличения всасывающей поверхности, с другой стороны за счет перевода недоступных форм элементов в доступные для питания растений, в том числе нерастворимых или сложных органических соединений [3].

Доказана защитная функция микоризообразователей, в основе которой лежат следующие механизмы.

1. Утилизация микобионтом корневых экссудатов, привлекающих патогены в корневую систему; создание механического барьера для патогена в виде микоризного чехла.

2. Выделение микобионтами биологически активных веществ, подавляющих развитие патогена. Ингибиторное влияние выделяемых микоризообразователем летучих веществ показано для *Suillus*, *Rhizopogon*, *Lactarius* на *Phytophthora*, *Pythium*, *Fusarium* [52]. Подобное воздействие возможно и на возбудителей заболеваний листьев [39]. К числу установленных активных веществ, участвующих в подавлении роста патогена, относятся 2,4-диацетилфлороглюцин (DAPG), оказывающий значительное ингибирующее действие на фитопатогенные грибы с минимальной действующей концентрацией 3,12–25 мкг/мл. Существует мнение, что наряду с выделением отдельных активных веществ, способствующих угнетению патогена, в микоризосфере устанавливается химическое равновесие, препятствующее развитию патогена. Возможно составление многовидовых микоризных ассоциаций (например, *Glomus monosporus*, *G. clarum* или *G. deserticola*), эффективность которых варьирует в зависимости от используемого изолята. В эксперименте на пальмах по противодействию *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis* достигалось снижение тяжести заболевания до 77 %, усиление роста побегов, увеличение количества листьев и накопление биомассы.

3. Индукция собственных защитных реакций растения. Происходит стимуляция выработки ферментов полифенолоксидаза и пероксидаза, специфических изоформ – хитиназы и глюканазы, каталазы и аскорбатпероксидазы – до значительного уровня. В тканях микоризованных растений локально повышается концентрация активных форм кислорода.

4. Выработка корневых экссудатов, которые способствуют привлечению в ризосферу растения-хозяина популяций микроорганизмов, выполняющих защитные функции.

Синергетический эффект взаимодействия бактериальной ризосферной микрофлоры зависит от почвенных условий и растения-хозяина [18]. Подобные эффекты показаны для ассоциаций микоризы *Glomus mosseae* с ризосферными бактериями-антагонистами флуоресцентных псевдомонад *Pseudomonas putida*.

Микориза в лесных сообществах влияет не только непосредственно на ризосферу и растение, но и способна осуществлять связь между компонентами фитоценоза разных ярусов, объединяя их в единую систему с общим оборотом питательных веществ, принимая участие в циклах биогенных элементов.

Относительно противодействия возбудителю корневой губки найдены положительные примеры высокой антагонистической активности микоризообразователя EMF *Meliniomyces bicolor*, что дало возможность эффективно защитить саженцы ели [70]. Защитная роль микоризного гриба *Tricholoma vaccinum* подтверждена в отношении *Botrytis cinerea* и *Heterobasidion annosum* при их совместном культивировании, что проявляется в снижении роста патогена, повышении выживаемости еловых деревьев и уменьшении симптомов на хвое при симбиозе с *T. vaccinum* [71].

Очевидно, что колонизированные микоризой растения находятся в лучшем положении, чем неколонизированные. Однако некоторые исследования показывают несоответствие этому утверждению, поскольку защитный эффект зависит еще от многих других факторов, таких как динамика почвенного сообщества и его питательный статус в сочетании с несколькими другими факторами окружающей среды.

В качестве средств биоконтроля лесных грибковых патогенов *Heterobasidion* spp. предлагается использовать бактерии *Pseudomonas protegens* (штамм DSMZ 13134) [55], *Streptomyces* sp. (штамм AcH 505) [58]. *Pseudomonas protegens* вырабатывают множество вторичных метаболитов, одним из которых является Pyoluteorin (PLT) – вещество активного в

отношении генотипов всех четырех видов гетеробазидионов, присутствующих в Европе, включая инвазивный *H. irregulare*. Однако со временем такая противогрибковая активность снижается, что может быть препятствием для использования этой молекулы в качестве пестицида против *Heterobasidion* spp. Важно, что активность выработки PLT увеличивается при низких положительных температурах [55]. Среди вторичных метаболитов культуральных фильтратов *Bacillus subtilis* A18 наибольшую биологическую активность в отношении гетеробазидионных видов показали липопептиды фенгицинового типа. *B. subtilis* A18 является мощным биоконтролирующим средством против гетеробазидионных инфекций ран на деревьях и пнях [58]. Похожим эффектом обладает бесклеточный фильтрат (CFF) *P. protegens* DSMZ 13134, отобранной в зоне инвазии *H. irregulare* в Италии, причем его активность сопоставима с Rotstop® на основе штамма *P. gigantea* [55].

Летучие органические соединения и биогенный аммиак, образующийся в результате разложения белка бактериями, играют важную роль в ингибировании роста гриба. Происходит пагубное воздействие на рибосомы и синтез белка, в то время как клетки пытаются реагировать, активируя защитные механизмы, что требует много энергии, отвлекаемой от роста и развития (затраты на приспособленность) [55]. Однако грибной патоген может выработать устойчивость к метаболитам бактерий и ускорить заселение корней растений [55, 58].

Грибы видового комплекса *Heterobasidion* s. l. содержат широко распространенное и разнообразное сообщество микровирусов, состоящее из более чем 16 видов *Partitiviridae*, *Narnaviridae* и одного таксономически неустановленного вируса, относящегося к вирусу термоустойчивости *Curvularia* [67]. Альфа-партитивирус *Heterobasidion partitivirus* 13 из *Heterobasidion annosum* (HetPV13-an1) является основным возбудителем тяжелого фенотипического истощения гриба-хозяина, вирус вызывает замедление роста на естественных суб-

страдах и может быть использован при разработке методов биоконтроля, ограничивающих распространение гетеробазидионных видов [67]. Также было показано, что вирус HetRV1 может передаваться не только внутри вида, но и при контакте мицелия между комплексами *H. annosum* и *H. insulare* [68].

Вторичные метаболиты высших растений также обладают фунгицидным действием и могут быть использованы для разработки средств биологического контроля по отношению к *Heterobasidion*. Например, лютик едкий (*Ranunculus acris*), некоторые виды змееголовника, дуб красный (*Quercus rubra*), черемуха обыкновенная (*Prunus padus*) и др. Некоторые виды цмина (*Helichrysum* sp.) отличаются высокими показателями подавления роста патогена. На Алтае, в очагах корневой губки, подрост пихты сохраняется в непосредственной близости от амфоры кустарниковой (*Amorpha fruticosa*), чёрной смородины (*Ribes nigrum*), караганы древовидной (*Caragana arborescens*) и ивы козьей (*Salix caprea*) [7, 18].

В качестве меры защиты при прорастании семян разрабатываются искусственные оболочки, которые могут обладать как фунгицидной активностью, так и способностью к стимуляции роста, что перспективно с точки зрения лесовосстановления. Например, предлагается дражирование семян составом, включающим хитин, метилцеллюлозу и споры *Trichoderma viride* (рост патогенов в эксперименте снизился более чем на 40 %) [66]. Изучение биокомпонентов высших растений развивается не так активно, как изучение грибов-антагонистов, тем не менее создание эффективных биологических препаратов против корневой губки на растительной основе обладает огромным научным и практическим потенциалом.

Заключение

Корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) является опаснейшим патогеном, наносящим существенный вред хвойным насаждениям. Лесохозяйственные мероприятия, направленные на локализацию очагов

заражения, имеют малую эффективность. Разработка биологических методов в настоящее время является одним из приоритетных направлений в области борьбы с патогеном и включает в себя использование антагонистов из ряда грибов, бактерий и вирусов, приводящих к истощению гриба, а также микоризации и растений, обладающих фунгицидной активностью.

Разработка универсального средства борьбы с возбудителями заболевания корне-

вой губки осложнено видоспецифичностью и различной эффективностью и экологическими свойствами организмов-антагонистов, связанных с ареалом штаммов. Технологии борьбы с корневой губкой должны разрабатываться на региональной основе и с использованием как лесохозяйственных, так и химико-биологических методов борьбы с патогеном.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24–26–20120, <https://rscf.ru/project/24–26–20120/>.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Адамович, И. Ю. Особенности микотрофности сеянцев *Pinus sylvestris* L. в насаждениях, поврежденных *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref / И. Ю. Адамович // Успехи современной науки. – 2017. – Т. 5, № 2. – С. 227–229.
2. Алексеев, И.А. Лесохозяйственные меры борьбы с корневой губкой / И.А. Алексеев. – М. : Лесная пром-сть, 1969. – 76 с.
3. Алещенкова, З. Влияние арбускулярных микоризных грибов на рост и развитие растений / З. Алещенкова, Г. Сафонова, Е. Соловьева, А. Федоренчик // Наука и инновации. – 2011. – № 96. – 5 с.
4. Анкудинов, А.М. Болезни сосны и дуба и борьба с ними в питомниках и культурах : Сборник работ / А.М. Анкудинов, А.А. Власов, В.Н. Шафранская / М-во лесного хоз-ва СССР, ВНИИ лесного хоз-ва. – М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1951. – 131 с.
5. Беляев, И.А. Корневая губка и меры борьбы с ней / И.А. Беляев // Лесное хозяйство. – 1939. – № 6. – С. 57–61.
6. Бирнбаум, А. Повреждение грибом *Polyporus annosus* (корневой губкой) сосновых насаждений урочища Червоный бор, Червоноборского лесничества, Ломжинской губернии / А. Бирнбаум // Лесной журнал. – 1914. – № 3. = С. 427–440.
7. Василяускас, А.П. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов / А.П. Василяускас. – Вильнюс : Мокслас, 1989. – 175 с.
8. Высоцкий, А.А. Корневая губка в насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Проблемы и пути решения / А.А. Высоцкий, О.М. Корчагин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2018. – Вып. 224. – С. 176–192.
9. Высоцкий, А.А. Рекомендации по применению штаммов грибов-антагонистов корневой губки для инокуляции посадочного материала сосны обыкновенной в питомниках / А.А. Высоцкий, М.Ю. Нечаева. – Воронеж, 2010. – 48 с.
10. Гартиг, Р. Болезни деревьев / Р. Гартиг. – М. : Типо-литография Товарищества И.Н. Кушнерев и Ко, 1894. – 266 с.
11. Гундаева, Е.И. Эффективность биологических и химических мер профилактики борьбы с корневой губкой / Е.И. Гундаева // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними. – М. : ВНИИЛМ, 1981. – С. 84–86.
12. Казадаев, С.А. Зараженность сосняков Воронежского заповедника корневой губкой и опытные работы по защите их от усыхания / С.А. Казадаев // Труды Воронежского заповедника. – 1957. – Вып. 7. – С. 133–146.

13. Камельчук, Я.С. Микоризные грибы: современные представления значимости их в минеральном питании растений и как натуральных биоудобрений / Я.С. Камельчук // Вестник Полесского государственного университета. Серия природоведческих наук. – 2020. – № 1. – С. 24–39.
14. Катичева, Н.В. Значение химического и биологического методов в общей системе мер борьбы с корневой губкой в сосновых насаждениях / Н.В. Катичева // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – М., 1974. – Т. 1. – С. 70–73.
15. Комаровский, П.О. Основы устойчивости культур сосны на дюнных всхолмлениях Бузулукского бора / П.О. Комаровский // Лесное хоз-во. – 1953. – № 1. – С. 25–29.
16. Коптев, С.В. Эффективность рубок ухода в хвойных насаждениях Европейского севера России / С.В. Коптев, Н.А. Буньков // Лесное хозяйство: актуальные проблемы и пути их решения : Сборник научных статей по материалам Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, посвященной 70-летию Владимира Петровича Бессчетнова и 30-летию высшего лесного образования в Нижегородской области, Нижний Новгород, 25 ноября 2022 года – Нижний Новгород : ФГБОУ ВО «Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия», 2022. – С. 13–16.
17. Ладейщикова, Е.И. Устойчивость хвойных пород и перспективы селекции сосны / Е.И. Ладейщикова // Корневая губка. Поиск эффективных мер защиты хвойных насаждений от болезни. – Харьков : Прапор, 1974. – С. 15–22.
18. Лабутова, Н.М. Взаимоотношения эндомикоризных грибов с микроорганизмами ризосферы / Н.М. Лабутова // Микология и фитопатология. – 2009. – Т. 43, № 1. – С. 3–19.
19. Негруцкий, С.Ф. Корневая губка / С.Ф. Негруцкий. – М. : Агропромиздат, 1986. – 196 с.
20. Негруцкий, С.Ф. Исследования возможности применения грибов рода *Trichoderma* (Fr.) для биологической борьбы с корневой губкой / С.Ф. Негруцкий, П.А. Сычев, К.И. Тохтарь // Защита леса от вредных насекомых и болезней : Доклады всесоюзной науч.-техн. конф. «Применение новых химических и биологических методов борьбы с вредителями и болезнями леса»: в 2 т. / Московский лесотех. ин-т; редкол. : А.И. Воронцов [и др.]. – М., 1971. – Т. 1 – С. 107–110.
21. Новиков, Н.А. Поражение еловых насаждений БССР корневой губкой, некоторые вопросы её биоэкологии и разработка мероприятий по борьбе с ней : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н.А. Новиков. – Минск, 1973. – 23 с.
22. Правила назначения и проведения мероприятий по защите сосны и ели от корневых гнилей, вызываемых корневой губкой и опенком: ТКП 224–2009. – Введ. 14.10.09. – Минск : Минлесхоз, 2009. – 25 с.
23. Разработка технологии интегрированной борьбы с главнейшими вредителями и болезнями лесных пород: разработка системы интегрированной борьбы с корневой губкой в сосновых насаждениях Белоруссии : отчет о ПИР (промежут.) / БТИ им. С.М. Кирова; рук. темы Н.И. Федоров. – Минск, 1983. – 81 с. – № ГР 81011541.
24. Полещук, Ю.М. Возможности биологического способа защиты насаждений от корневой губки / Ю.М. Полещук // Труды БГТУ. Сер. I, Лесное хозяйство. – 1997. – Вып. V. – С. 27–29.
25. Семенкова, И.Г. Обзор зарубежных исследований по корневой губке / И.Г. Семенкова // Вопросы лесозащиты. – М. : МЛТИ, 1963. – Т. 1. – 128 с.
26. Стороженко, В.Г. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В.Г. Стороженко, М.А. Бондарцева, В.А. Соловьев, В.И. Крутов. – М. : изд-во «Наука», 1992. – 221 с.
27. Тимофеев, А.А. К вопросу формирования устойчивости хвойных растений к корневому патогену *Heterobasidion annosum* s. s. (Fr.) Bref. (Brefeld) / А.А. Тимофеев, Е.А. Литвинова, Д.В. Голубев, Ю.А. Литовка // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения. – Красноярск : Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнева», 2021. – С. 297–299.

28. Фёдоров, Н.И. К вопросу получения биопрепарата на основе пениофоры гигантской / Н.И. Фёдоров, Ю.М. Полещук, Н.И. Стайченко // Защита хвойных насаждений от корневых гнилей : тезисы докладов зональной науч.-произв. конф. Белоруссии и республик Прибалтики, Минск, 9–10 сентября 1981 г. / БТИ им. С.М. Кирова. – Минск, 1981. – С. 79–81.
29. Фёдоров, Н.И. Опыт применения биопрепарата пениофоры гигантской для защиты сосновых молодняков БССР от корневой губки / Н.И. Фёдоров [и др.] // Защита хвойных насаждений от корневых гнилей : тезисы докладов зональной науч.-произв. конф. Белоруссии и республик Прибалтики, Минск, 9–10 сентября 1981 г. БТИ им. С. М. Кирова – Минск, 1981. – С. 78–79.
30. Фёдоров, Н.И. Эффективность инокуляции пней антагонистом корневой губки грибом *Phlebiopsis gigantea* при проведении выборочных санитарных рубок в сосновых культурах / Н.И. Фёдоров, В.Б. Звягинцев // Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов в системе устойчивого развития : материалы Междунар. науч.-практ. конф., Гомель, 5–7 сентября 2007 г. / Институт леса НАН Беларуси. – Гомель, 2007. – С. 221–224.
31. Харченко, Н.А. Биоэкологические особенности корневой губки / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко, В.А. Анохин // Проблемы повышения экологических функций леса. – Воронеж : Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова, 2000 – С. 95–127.
32. Харченко, Н.А. Корневая губка и ее связь со структурой и развитием корневых систем сосны обыкновенной в условиях Центрального Черноземья / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко, И.В. Кузнецов. – Воронеж : ГОУ ВПО «Воронежская гос. лесотехническая акад.», 2010. – 126 с.
33. Черных, А.Г. Изучение возможности использования химических реагентов в борьбе с корневой губкой / А.Г. Черных // Лесоводство и агролесомелиорация : сб. науч. тр. – Киев : Урожай, 1975. – Вып. 40. – С. 48–52.
34. Черных, А.Г. Сезонные колебания в рассеивании спор корневой губки / А.Г. Черных // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – М. : Московский лесотехнический институт, 1971. – Т. 3. – С. 157–158.
35. Шемякин, И.Я. Опыт борьбы с корневой губкой и направление дальнейших исследований / И.Я. Шемякин // Вопросы лесозащиты. – М., 1963. – С. 139–140.
36. Arnerup, J. Variation in growth of *Heterobasidion parviporum* in a full-sib family of *Picea abies* / J. Arnerup, G. Swedjemark, M. Elfstrand [et al.] // Scand. J. Forest Res. – 2010. – № 25. – P. 106–110. – DOI: <https://doi.org/10.1080/02827581003730799>.
37. Berglund, M. Infection and growth of *Heterobasidion* spp. in *Picea abies*: control by *Phlebiopsis gigantea* stump treatment / M. Berglund. – Institute: Sveriges Lantbruksuniversitet (Sweden), 2005. – 1 p.
38. Dalman, K. Evolutionary history of the conifer root rot fungus *Heterobasidion annosum* sensu lato / K. Dalman, A. Olson, J. Stenlid // Mol. Ecol. – 2010. – № 19. – P. 4979–4993. –DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04873.x>.
39. Feldmann, F. Concurrent development of arbuscular mycorrhizal colonization and powdery mildew infection on three *Begonia hiemalis* cultivars / F. Feldmann, C. Boyle / Gleichzeitige Entwicklung von arbuskulärer mykorrhiza und echtem Mehltau auf drei *Begonia hiemalis* Sorten. Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz // J. Plant Diseases. Protect. – 1998. – P. 121–129.
40. Finlay, R.D. Mycorrhizal symbiosis: myths, misconceptions, new perspectives and research priorities / R.D. Finlay // Mycologist. – 2005. – Vol. 19, № 3. – P. 90–95.
41. Gaitnieks, T. Development of *Heterobasidion* spp. Fruit bodies on decayed *Picea abies* / T. Gaitnieks, L. Bruna, A. Zaluma [et al.] // Forest Ecology And Management. – 2021. – № 482 – P. 11. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118835>.
42. Garbelotto, M. Biology, epidemiology, and control of *Heterobasidion* species worldwide / M. Garbelotto, P. Gonthier // Ann. Rev. Phytopathol. – 2013. № 51. – P. 39–59. – DOI: [10.1146/annurev-phyto-082712-102225](https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102225). Epub 2013 May 1. PMID: 23642002.

43. Gonthier, P. Relative abundance and potential dispersal range of intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in pure and mixed forests / P. Gonthier, M. Garbelotto, G.C. Varese, G. Nicolotti // *Can. J. Bot.* – 2001. – № 79. – P. 1057–65
44. Hansson, D. Secondary metabolite comparison of the species within the *Heterobasidion annosum* s. l. complex / D. Hansson [et al.] // *Phytochem.* – 2014. – № 108. – P. 243–251. –DOI: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.08.028>.
45. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control / Library of Congress Cataloging-in-Publication Data: edited by: S. Woodward [et al.]. – Cambridge : University Press, 1998. – 589 p.
46. Hu, Y. Elfstrand M, Stenlid J, Durling MB, Olson Å. The conifer root rot pathogens *Heterobasidion irregulare* and *Heterobasidion occidentale* employ different strategies to infect Norway spruce / Y. Hu, M. Elfstrand, J. Stenlid [et al.] // *Sci. Rep.* – 2020. – Apr. 3. – № 10 – № (1). – P. 5884. – DOI: 10.1038/s41598-020-62521-x; PMID: 32246017; PMCID: PMC7125170.
47. Hu, Y. Understanding virulence of *Heterobasidion annosum* s.l., a root rot pathogen of conifers / Y. Hu // *Environmental Science, Biology.* – 2015. – 67 p. ISBN: 978-91-576-8434-9.
48. Kallio, T. Aerial distribution of the root-rot fungus *Fomes annosus* (Fr.) Cooke in Finland / T. Kallio // *Acta For. Fenn.* – 1970. – № 107. – P. 1–55.
49. Kälvä, D. Secondary Metabolites from the Root Rot Biocontrol Fungus *Phlebiopsis gigantea* / D. Kälvä, A. Menkis, A. Broberg // *Molecules.* – 2018. – June 12. – № 23 (6). – P. 1417. – DOI: 10.3390/molecules23061417; PMID: 29895730; PMCID: PMC6100525.
50. Liu, J. Characterization of *Heterobasidion occidentale* transcriptomes reveals candidate genes and DNA polymorphisms for virulence variations / J. Liu [et al.] // *Microbial. Biotechnol.* – 2018. – № 11. – P. 537–550. – DOI: 10.1111 / 1751-7915.13259.
51. Lockman, B. A First Generation *Heterobasidion* Hybrid Discovered in *Larix lyallii* in Montana / B. Lockman, S. Mascheretti, S. Schechter, M. Garbelotto // *Plant Dis.* – 2014. – Jul. – № 98 (7). – P. 1003. – DOI: 10.1094/PDIS-12-13-1211-PDN. PMID: 30708909;
52. Martín-Pinto, P. *In vitro* effects of four ectomycorrhizal fungi, *Boletus edulis*, *Rhizopogon roseolus*, *Laccaria laccata* and *Lactarius deliciosus* on *Fusarium* damping off in *Pinus nigra* seedlings / P. Martín-Pinto, J. Pajares, J. Díez // *New Forests.* – 2006. – № 32. – P. 323–334. –DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-006-9006-7>.
53. Orosina, W.J. Biology, ecology, and epidemiology of *Heterobasidion annosum* / W.J. Orosina, FW.Jr. Cobb // In: Orosina, William J.; Scharpf, Robert F., technical coordinators. 1989. Proceedings of the symposium on research and management of annosus root disease (*Heterobasidion annosum*) in western North America; April 18–21, 1989; Monterey, CA. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-116. Berkeley, CA: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture; P. 26–34.
54. Pitkänen, T.P. Detecting structural changes induced by *Heterobasidion* root rot on Scots pines using terrestrial laser scanning / T.P. Pitkänen, T. Piri, A. Lehtonen, M. Peltoniemi // *Forest Ecology and Management.* – 2021. – Vol. 492. Helsinki, 10 p. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119239>.
55. Pellicciaro, M. Comparative Efficacy of State-of-the-Art and New Biological Stump Treatments in Forests Infested by the Native and the Alien Invasive *Heterobasidion* Species Present in Europe / M. Pellicciaro, G. Lione, S. Ongaro, P. Gonthier // *Pathogens.* – 2021. – Oct. 2. – № 10. – P. 1272. – DOI: 10.3390/pathogens10101272. PMID: 34684221; PMCID: PMC8539811.
56. Piri, T. Efficacy of Biological and Chemical Control Agents against *Heterobasidion* Spore Infections of Norway Spruce and Scots Pine Stumps on Drained Peatland / T. Piri, M. Saarinen, L. Hamberg [et al.] // *J. Fungi (Basel).* – 2023. – Mar. 11. – № 9 (3). – P. 346. – DOI: 10.3390/jof9030346. PMID: 36983514; PMCID: PMC10053854.

57. Poloni, A.L. Efficacy of Chemical and Biological Stump Treatments for the Control of *Heterobasidion occidentale* Infection of California *Abies concolor* / A.L. Poloni, M. Garbelotto, C.A. Lee, R.C. Cobb // Pathogens. – 2021. – Oct 27. – № 10–11. – P. 1390. – DOI: 10.3390/pathogens10111390. PMID: 34832546; PMCID: PMC8621004.
58. Prigigallo, M.I. *Basidiomycetes* Are Particularly Sensitive to Bacterial Volatile Compounds: Mechanistic Insight Into the Case Study of *Pseudomonas protegens* Volatilome Against *Heterobasidion abietinum* / M.I. Prigigallo, A. De Stradis, A. Anand [et al.] // Front Microbiol. – 2021. – May 31. – № 12. – P. 684664. – DOI: 10.3389/fmicb.2021.684664. PMID: 34220771; PMCID: PMC8248679.
59. Rigerte, L. New R-Based Methodology to Optimize the Identification of Root Endophytes against *Heterobasidion parviporum* / L. Rigerte, K. Blumenstein, E. Terhonen // Microorganisms. – 2019. – Apr. 6. – № 7– № (4). – P. 102. – DOI: 10.3390/microorganisms7040102. PMID: 30959873; PMCID: PMC6517935.
60. Rishbeth, I. Stump inoculation: a biological control of *Fomes annosus* / I. Rishbeth // The American Phytopath. Soc., Minnesota, 1975. – P. 158–162.
61. Sierota, Z.H. Dry weight loss of wood after the inoculation of Scots pine stumps with *Phlebiopsis giganlea* / Z.H. Sierota // European Journal of Forest Pathology. – 1997. – Vol. 27, № 3. – P. 179–185.
62. Sierota, Z.H. Costs and effects of biological control of root rot in Poland / Z.H. Sierota // Root and butt rots : proceeding of the 10th International conference on root and butt rots, Canada, September, 2001 / Laurentian Forestry Centre; ed. G. Laflamme [et al.]. – Quebec, 2001. – P. 194–196.
63. Stenlid, J. Regional differentiation in *Heterobasidion annosum* / J. Stenlid // Proc. Int. Conf. Root Butt Rots, 8th, Wik and Haikko, August 9–16, 1993, 1994. – P. 243–248. Uppsala : Swed. Univ. Agric. Sci.
64. Sun, H. Response of living tissues of *Pinus sylvestris* to the saprotrophic biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea* / H. Sun, L. Paulin, E. Alatalo, F.O. Asiegbu // Tree Physiol. – 2011. – Apr. – № 31 № (4). – P. 438–451. – DOI: 10.1093/treephys/tpr027. PMID: 21551358.
65. Sun, H. Use of a breeding approach for improving biocontrol efficacy of *Phlebiopsis gigantea* strains against *Heterobasidion* infection of Norway spruce stumps / H. Sun, K. Korhonen, J. Hantula [et al.] // FEMS Microbiol Ecol. – 2009. – Aug. – № 69 № (2). – P. 266–273. – DOI: 10.1111/j.1574-6941.2009.00711.x. Epub 2009. May 9. PMID: 19496817.
66. Turkan, S. New seed coating containing *Trichoderma viride* with anti-pathogenic properties / S. Turkan, A. Mierek-Adamska, M. Kulasek [et al.] // Peer J. – 2023. – Jun. 1. – № 11. – P. e15392. – DOI: 10.7717/peerj.15392. PMID: 37283892; PMCID: PMC10239620.
67. Vainio, E.J. *Heterobasidion Partitivirus 13* Mediates Severe Growth Debilitation and Major Alterations in the Gene Expression of a Fungal Forest Pathogen / E.J. Vainio, J. Jurvansuu, R. Hyder [et al.] // J. Virol. – 2018. – Feb. 12. – № 92– № (5). – P. e01744–17. – DOI: 10.1128/JVI.01744–17. PMID: 29237832; PMCID: PMC5809736.
68. Vainio, E.J. Species of *Heterobasidion* host a diverse pool of partitiviruses with global distribution and interspecies transmission / E.J. Vainio, J. Hakanpää, Y.C. Dai [et al.] // Fungal Biol. – 2011. – Dec. – № 115 (12). – P. 1234–1243. – DOI: 10.1016/j.funbio.2011.08.008. Epub. 2011. Sep. 10. PMID: 22115442
69. Varese, G.C. Long-term effects on other fungi are studied in biological and chemical stump treatments in the fight against *Heterobasidion annosum* coll. / G.C. Varese, P. Gonthier, G. Nicolotti // Mycologia. – 2003. – May-Jun. – № 95 (3). – P. 379–387. – PMID: 21156626.
70. Velmala, S.M. Ectomycorrhizal fungi increase the vitality of Norway spruce seedlings under the pressure of *Heterobasidion* root rot in vitro but may increase susceptibility to foliar necrotrophs / S.M. Velmala, I. Vuorinen, A. Uimari [et al.] // Fungal Biol. – 2018. – Feb.-Mar. – № 122 (2–3). – P. 101–109. – DOI: 10.1016/j.funbio.2017.11.001. Epub. 2017. Nov. 20. PMID: 29458713.

71. Wagner, K. The Ectomycorrhizospheric Habitat of Norway Spruce and *Tricholoma vaccinum*: Promotion of Plant Growth and Fitness by a Rich Microorganismic Community / K. Wagner, K. Krause, R. Gallegos-Monterrosa [et al.] // *Front Microbiol.* – 2019. – Feb. 20. – № 10. – P. 307. – DOI: 10.3389/fmicb.2019.00307. PMID: 30842767; PMCID: PMC6391851.

REFERENCES

1. Adamovich I.Yu. Features of mycotrophy of seedlings *Pinus sylvestris* L. in plantings damaged by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. *Advances in modern science [Uspekhi sovremennoj nauki]*, 2017, vol. 5, no. 2, pp. 227–229. (In Russian).
2. Alekseev I.A. Forestry measures to control root sponge. Moscow, Forestry industry, 1969, 76 p. (In Russian).
3. Aleshchenkova Z., Safonova G., Solovieva E., Fedorenchik A. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and development. *Science and Innovation [Nauka i innovatsii]*, 2011, no. 96, pp. 5. (In Russian).
4. Ankudinov A.M., Vlasov A.A., Shafranskaya V.N. Diseases of pine and oak and their control in nurseries and crops. Collection of works. Ministry of Forestry of the USSR, All-Russian Research Institute of Forestry. Moscow, Leningrad, Goslesbumizdat, 1951, 131 p. (In Russian).
5. Belyaev I.A. Root sponge and measures to combat it. *Forestry [Lesnoe khozyajstvo]*, 1939, no. 6, pp. 57–61. (In Russian).
6. Birnbaum A. Mushroom damage *Polyporus annosus* (root sponge) of pine stand of the Chervoniy Bor tract, Chervonoborsky forestry, Lomzha province. *Forest Journal [Lesnoj zhurnal]*, 1914, no. 3, pp. 427–440. (In Russian).
7. Vasilyauskas A.P. Root sponge and ecosystem stability of coniferous forests. Vilnius, Mokslas, 1989, 175 p. (In Russian).
8. Vysotsky A.A., Korchagin O.M. Root sponge in stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Problems and solutions. *Bulletin of the St. Petersburg Forest Technical Academy [Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii]*, 2018, no. 224, pp. 176–192. (In Russian).
9. Vysotsky A.A., Nechaeva M.Yu. Recommendations for the use of strains of root sponge antagonist fungi for inoculation of Scots pine planting material in nurseries. Voronezh, 2010, 48 p. (In Russian).
10. Gartig R. Diseases of trees, 1894, 266 p.
11. Gundaeva E.I. The effectiveness of biological and chemical preventive measures against root sponge. *Supervision of forest pests and diseases and improvement of forest control measures [Nadzor za vreditelyami i boleznymi lesa i sovershenstvovaniye mer bor'by s nimi]*. Moscow, All-Russian Research Institute of Forestry and Mechanization of Forestry [VNIILM], 1981, pp. 84–86. (In Russian).
12. Kazadaev S.A. Infection of pine forests of the Voronezh Nature Reserve with root sponge and experimental work to protect them from desiccation. *Proceedings of the Voronezh Nature Reserve [Trudy Voronezhskogo zapovednika]*, 1957, vol. 7, pp. 133–146. (In Russian).
13. Kamelchuk Ya. S. Mycorrhizal fungi: modern concepts of their importance in the mineral nutrition of plants and as natural biofertilizers. *Bulletin of Polesie State University. Natural Sciences Series [Vestnik Poleskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya prirodovedcheskikh nauk]*, 2020, no. 1, pp. 24–39. (In Russian).
14. Katicheva N. V. The importance of chemical and biological methods in the overall system of measures to control root sponge in pine plantations. *Protecting forests from harmful insects and diseases [Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh i bolezney]* Moscow, 1974, vol. 1, pp. 70–73. (In Russian).
15. Komarovskiy P.O. Fundamentals of the sustainability of pine crops on the dune hills of the Buzuluk forest. *Forestry [Lesnoe khoz-vo]*, 1953, no. 1, pp. 25–29. (In Russian).

16. Koptev S.V., Bunkov N.A. The effectiveness of logging maintenance in coniferous plantations of the European North of Russia. *Forestry: current problems and ways to solve them : A collection of scientific articles based on the materials of the All-Russian (national) Scientific and Practical Conference dedicated to the 70th anniversary of Vladimir Petrovich Besschetnov and the 30th anniversary of higher forestry education in the Nizhny Novgorod region, Nizhny Novgorod, November 25, 2022 [Lesnoye khozyaystvo: aktual'nyye problemy i puti ikh resheniya : Sbornik nauchnykh statey po materialam Vserossiyskoy (natsional'noy) nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 70-letiyu Vladimira Petrovicha Besschetnova i 30-letiyu vysshego lesnogo obrazovaniya v Nizhegorodskoy oblasti, Nizhny Novgorod, 25 noyabrya 2022 goda]*. Nizhny Novgorod, FGOU VO "Nizhny Novgorod State Agricultural Academy", 2022, pp. 13–16. (In Russian).
17. Ladeyshchikova E.I. Stability of coniferous species and prospects of pine breeding. *In book: The root sponge. Search for effective measures to protect coniferous plantations from disease [Kornevaya gubka. Poisk effektivnykh merzashchity khvoynykh nasazhdeniy ot bolezni]*. Kharkov, Prapor, 1974, pp. 15–22. (In Russian).
18. Labutova N.M. The relationship of endomycorrhizal fungi with microorganisms of the rhizosphere. *Mycology and phytopathology [Mikologiya i fitopatologiya]*, 2009, vol. 43, no. 1, pp. 3–19. (In Russian).
19. Negrutsky S.F. Root sponge. Moscow, Agropromizdat, 1986, 196 p. (In Russian).
20. Negrutsky S.F., Sychev P.A., Tokhtar' K.I. Studies of the possibility of using fungi of the genus *Trichoderma* (Fr.) for biological control of root sponge. *Protection of forests from harmful insects and diseases: reports of the All-Union Scientific and Technical Conference. Conference "Application of new chemical and biological methods of combating forest pests and diseases", in 2 vol., Moscow Forestry Institute; editorial board: A.I. Vorontsov [et al.] [Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh i bolezney. Doklady vsesoyuznoy nauch.-tekhn. konf. «Primeneniye novykh khimicheskikh i biologicheskikh metodov bor'by s vreditelyami i boleznyami lesa», v. 2 t. Moskovskiy lesotekh. in-t; redkol.: A.I. Vorontsov [i dr.]*, Moscow, 1971, vol. 1, pp. 107–110. (In Russian).
21. Novikov N.A. The defeat of spruce plantations of the BSSR by a root sponge, some issues of its bioecology and the development of measures to combat it. Extended abstract of candidate's thesis. Minsk, 1973, 23 p. (In Russian).
22. Rules for the appointment and conduct of measures to protect pine and spruce from root rot caused by root sponge and sawdust: TKP 224–2009. Introduction 14.10.09. Minsk, Minleskhov, 2009, 25 p. (In Russian).
23. Development of integrated control technology for major pests and diseases of forest species: development of an integrated control system for root sponge in pine plantations in Belarus. PIR report (interval). BTI named after S.M. Kirov; Topic Leader N.I. Fedorov. Minsk, 1983, 81 p. № GR 81011541. (In Russian).
24. Poleshhuk Yu.M. The possibilities of a biological method for protecting plantings from root sponges. *Proceedings of BSTU. Series I, Forestry [Trudy BGTU. Ser. I, Lesnoe khozyaystvo]*, 1997, iss. 5, pp. 27–29. (In Russian).
25. Semenkova I.G. Review of foreign research on root sponge. *Forest protection issues*. Moscow, 1963, vol. 1, 128 p. (In Russian).
26. Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Soloviev V.A., Krutov V.I. Scientific foundations of forest resistance to wood-destroying fungi. Moscow, Science, 1992, 221 p. (In Russian).
27. Timofeev A.A., Litvinova E.A., Golubev D.V., Litovka Yu.A. On the issue of the formation of resistance of coniferous plants to the root pathogen *Heterobasidion annosum* s. s. (Fr.) Bref. (Brefeld). *In Book: Forestry and chemical complexes – problems and solutions [Lesnoy i khimicheskyy kompleksy – problemy i resheniya]*. Krasnoyarsk, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Reshetnev Siberian State University of Science and Technology" 2021, pp. 297–299. (In Russian).
28. Fedorov N.I., Poleshhuk Yu.M., Stajchenko N.I. On the issue of obtaining a biopreparation based on *Peniophora gigantea*. *Protection of coniferous plantations from root rot. Abstracts of reports of the zonal*

- scientific conference Belarus and the Baltic Republics, Minsk, September 9–10 [Zashchita khvoynykh nasazhdeniy ot kornevykh gniley, tezisy dokladov zonal'noy nauch.-proizv. konf. Belorussii i respublik Pribaltiki, Minsk, 9–10 sentyabrya], 1981. BTI named after S.M. Kirov, Minsk, 1981, pp. 79–81. (In Russian).
29. Fedorov N.I., Poleshuk Yu.M., Smolyak Yu.L., Yakimov N.I. The experience of using the biologics of giant peniophora to protect young pine trees of the BSSR from root sponge. *Protection of coniferous plantations from root rot. Abstracts of reports of the zonal scientific conference Belarus and the Baltic Republics, Minsk, September 9–10 [Zashchita khvoynykh nasazhdeniy ot kornevykh gniley, tezisy dokladov zonal'noy nauch.-proizv. konf. Belorussii i respublik Pribaltiki, Minsk, 9–10 sentyabrya]*, 1981. BTI named after S.M. Kirov, Minsk, 1981, pp. 78–79. (In Russian).
 30. Fedorov N.I., Zvyagintsev V.B. Effectiveness of inoculation of stumps by the root sponge antagonist fungus *Phlebiopsis gigantea* when carrying out selective sanitary logging in pine crops. *Rational use and reproduction of forest resources in the system of sustainable development. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference, Gomel, September 5–7, 2007. Institut lesa NAN Belarusi. Gomel [Ratsional'noye ispol'zovaniye i vosproizvodstvo lesnykh resursov v sisteme ustoychivogo razvitiya. Materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Gomel', 5–7 sentyabrya 2007 g. Institut lesa NAN Belarusi. Gomel']*, 2007, pp. 221–224. (In Russian).
 31. Kharchenko N.A., Kharchenko N.N., Anokhin V.A. Bioecological features of the root sponge. In book: *Problems of increasing the ecological functions of the forest [Problemy povysheniya ekologicheskikh funktsiy lesa]*. Voronezh, G.F. Morozov Voronezh State Forestry University, 2000, pp. 95–127. (In Russian).
 32. Kharchenko N.A., Kharchenko N.N., Kuznetsov I.V. The root sponge and its relation to the structure and development of the root systems of the common pine in the conditions of the Central Chernozem region. Voronezh, Voronezh State Forestry Academy, 2010, 126 p. (In Russian).
 33. Chernykh A.G. Study of the possibility of using chemical reagents in the fight against root sponge. *Forestry and agroforestry. Collection of scientific tr. [Lesovodstvo i agrolesomelioratsiya. Sb. nauch. tr.]*. Kiev, Harvest [Uroschai], 1975, vol. 40, pp. 48–52. (In Russian).
 34. Chernykh A.G. Seasonal fluctuations in the dispersal of root sponge spores. In book: *Protection of forests from harmful insects and diseases [Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh i bolezney]*. Moscow, Moscow Forestry Engineering Institute, 1971, vol. 3, pp. 157–158. (In Russian).
 35. Shemyakin I.Ya. The experience of dealing with root sponge and the direction of further research. *Forest protection issues [Voprosy lesozashchity]*. Moscow, 1963, pp. 139–140. (In Russian).
 36. Arnerup J., Swedjemark G., Elfstrand M., Karlsson B., Stenlid J. Variation in growth of *Heterobasidion parviporum* in a full-sib family of *Picea abies*. *Scand. J. Forest Res.*, 2010, no. 25, pp. 106–110. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827581003730799>.
 37. Berglund M. Infection and growth of *Heterobasidion* spp. in *Picea abies*: control by *Phlebiopsis gigantea* stump treatment. Institute, Sveriges Lantbruksuniversitet (Sweden), 2005. – 1 p.
 38. Dalman K., Olson A., Stenlid J. Evolutionary history of the conifer root rot fungus *Heterobasidion annosum* sensu lato. *Mol. Ecol.*, 2010, no. 19, pp. 4979–4993. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04873.x>.
 39. Feldmann F., Boyle C. Concurrent development of arbuscular mycorrhizal colonization and powdery mildew infection on three *Begonia hiemalis* cultivars. Gleichzeitige Entwicklung von arbuskulärer Mykorrhiza und echtem Mehltau auf drei *Begonia hiemalis* Sorten. *Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz. J. Plant Dis. Protect.*, 1998, pp. 121–129.
 40. Finlay R.D. Mycorrhizal symbiosis: myths, misconceptions, new perspectives and research priorities. *Mycologist*, 2005, vol. 19, no. 3, pp. 90–95.
 41. Gaitnieks T., Bruna L., Zaluma A., Burnevica N., Klavina D., Legzdina L. Development of *Heterobasidion* spp. Fruit bodies on decayed *Picea abies*. *Forest Ecology And Management*, 2021, no. 482, p. 11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118835>.

42. Garbelotto M., Gonthier P. Biology, Epidemiology, and Control of *Heterobasidion* Species Worldwide. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 2013, No. 51, pp. 39–59. DOI: 10.1146/annurev-phyto-082712–102225. Epub 2013 May 1. PMID: 23642002.
43. Gonthier, P. Relative abundance and potential dispersal range of intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in pure and mixed forests. *Can. J. Bot.*, 2001, No. 79, pp. 1057–65.
44. Hansson, D. Secondary metabolite comparison of the species within the *Heterobasidion annosum* s. l. complex. *Phytochem.*, 2014, No. 108, pp. 243–251. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.08.028>.
45. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. Edited by: S. Woodward, J. Stenlid, R. Karjalainen, A. Hüttermann. Cambridge: University Press, 1998. 589 p.
46. Hu, Y. Elfstrand M, Stenlid J, Durling MB, Olson Å. The conifer root rot pathogens *Heterobasidion irregulare* and *Heterobasidion occidentale* employ different strategies to infect Norway spruce. *Sci. Rep.*, 2020, Apr. 3, No. 10, No. (1), p. 5884. DOI: 10.1038/s41598–020–62521-x; PMID: 32246017; PMCID: PMC7125170.
47. Hu, Y. Understanding virulence of *Heterobasidion annosum* s.l., a root rot pathogen of conifers. *Environmental Science, Biology*, 2015, 67 p. ISBN: 978–91–576–8434–9.
48. Kallio, T. Aerial distribution of the root-rot fungus *Fomes annosus* (Fr.) cooke in Finland. *Acta For. Fenn.*, 1970, No. 107, pp. 1–55.
49. Kälvä, D. Secondary Metabolites from the root rot biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*. *Molecules*, 2018, June 12, No. 23 (6), p. 1417. DOI: 10.3390/molecules23061417; PMID: 29895730; PMCID: PMC6100525.
50. Liu, J. Characterization of *Heterobasidion occidentale* transcriptomes reveals candidate genes and DNA polymorphisms for virulence variations. *Microbial. Biotechnol.*, 2018, No. 11, pp. 537–550. DOI: 10.1111/1751–7915.13259.
51. Lockman, B. A First generation *Heterobasidion* hybrid discovered in *Larix lyallii* in Montana. *Plant Dis.*, 2014, July, No. 98 (7), p. 1003. DOI: 10.1094/PDIS-12–13–1211-PDN. PMID: 30708909.
52. Martín-Pinto, P. *In vitro* effects of four ectomycorrhizal fungi, *Boletus edulis*, *Rhizopogon roseolus*, *Laccaria laccata* and *Lactarius deliciosus* on *Fusarium* damping off in *Pinus nigra* seedlings. *New Forests*, 2006, No. 32, pp. 323–334. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056–006–9006–7>.
53. Otrosina, W.J. Biology, ecology, and epidemiology of *Heterobasidion annosum*. In: Otrosina, William J.; Scharpf, Robert F., technical coordinators. Proceedings of the symposium on research and management of Annosus root disease (*Heterobasidion annosum*) in Western North America; April 18–21, 1989; Monterey, CA. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-116. Berkeley, CA: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, USDA; pp. 26–34.
54. Pitkänen, T.P. Detecting structural changes induced by *Heterobasidion* root rot on Scots pines using terrestrial laser scanning. *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 492, Helsinki, 10 p. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119239>.
55. Pellicciaro, M. Comparative efficacy of state-of-the-art and new biological stump treatments in forests infested by the native and the alien invasive *Heterobasidion* species present in Europe. *Pathogens*, 2021, October 2, No. 10, No. (10), p. 1272. DOI: 10.3390/pathogens10101272. PMID: 34684221; PMCID: PMC8539811.
56. Piri, T. Efficacy of biological and chemical control agents against *Heterobasidion* spore infections of Norway spruce and Scots pine stumps on drained peatland. *J. Fungi (Basel)*, 2023, March 11, No. 9 (3), p. 346. DOI: 10.3390/jof9030346. PMID: 36983514; PMCID: PMC10053854.
57. Poloni, A.L. Efficacy of chemical and biological stump treatments for the control of *Heterobasidion occidentale* infection of California *Abies concolor*. *Pathogens*, 2021, October 27, No. 10, No. (11), p. 1390. DOI: 10.3390/pathogens10111390. PMID: 34832546; PMCID: PMC8621004.

58. Prigigallo, M.I. Basidiomycetes are particularly sensitive to bacterial volatile compounds: mechanistic insight into the case study of *Pseudomonas protegens* volatilome against *Heterobasidion abietinum*. *Front Microbiol.*, 2021, May 31, No. 12, p. 684664. DOI: 10.3389/fmicb.2021.684664. PMID: 34220771; PMCID: PMC8248679.
59. Rigerte, L. New R-Based methodology to optimize the identification of root endophytes against *Heterobasidion parviporum*. *Microorganisms*, 2019, April 6, No. 7, No. (4), p. 102. DOI: 10.3390/microorganisms7040102. PMID: 30959873; PMCID: PMC6517935.
60. Rishbeth, I. Stump inoculation: a biological control of *Fomes annosus*. *The American Phytopath. Soc.*, Minnesota, 1975, pp. 158–162.
61. Sierota, Z.H. Dry weight loss of wood after the inoculation of Scots pine stumps with *Phlebiopsis gigantea*. *European Journal of Forest Pathology*, 1997, Vol. 27, No. 3, pp. 179–185.
62. Sierota, Z.H. Costs and effects of biological control of root rot in Poland. In: Laurentian forestry centre; Ed.: G. Laflamme et al. Root and butt rots: Proceeding of the 10th International conference on root and butt rots, Canada, Sept. 2001, Quebec, pp. 194–196.
63. Stenlid, J. Regional differentiation in *Heterobasidion annosum*. Proc. int. conf. root butt rots, 8th, Wik & Haikko, Aug. 9–16, 1993, 1994, Uppsala: Swedish Univ. Agric. Sci., pp. 243–248.
64. Sun, H. Response of living tissues of *Pinus sylvestris* to the saprotrophic biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*. *Tree Physiol.*, 2011, April, No. 31, No. (4), pp. 438–451. DOI: 10.1093/treephys/tpr027. PMID: 21551358.
65. Sun, H. Use of a breeding approach for improving biocontrol efficacy of *Phlebiopsis gigantea* strains against *Heterobasidion* infection of Norway spruce stumps. *FEMS Microbiol Ecol.*, 2009, August, No. 69, No. (2), pp. 266–273. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2009.00711.x. Epub 2009 May 9. PMID: 19496817.
66. Turkan, S. New seed coating containing trichoderma viride with anti-pathogenic properties. *Peer J.*, 2023, June 1, No. 11, p. e15392. DOI: 10.7717/peerj.15392. PMID: 37283892; PMCID: PMC10239620.
67. Vainio, E.J. *Heterobasidion partitivirus* 13 mediates severe growth debilitation and major alterations in the gene expression of a fungal forest pathogen. *J. Virol.*, 2018, February 12, No. 92, No. (5), p. e01744–17. DOI: 10.1128/JVI.01744-17. PMID: 29237832; PMCID: PMC5809736.
68. Vainio, E.J. Species of *Heterobasidion* host a diverse pool of partitiviruses with global distribution and interspecies transmission. *Fungal Biol.*, 2011, December, No. 115 (12), pp. 1234–1243. DOI: 10.1016/j.funbio.2011.08.008. Epub 2011 September 10. PMID: 22115442.
69. Varese, G.C. Long-term effects on other fungi are studied in biological and chemical stump treatments in the fight against *Heterobasidion annosum* Coll. *Mycologia*, 2003, May–June, No. 95 (3), pp. 379–387. PMID: 21156626.
70. Velmala, S.M.; Vuorinen, I.; Uimari, A. Tuula, P. Ectomycorrhizal fungi increase the vitality of Norway spruce seedlings under the pressure of *Heterobasidion* root rot *in vitro* but may increase susceptibility to foliar necrotrophs. *Fungal Biology*, 2018, February-March, No. 122 (2–3): pp. 101–109. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2017.11.001>. PMID: 29458713. Epub November 20, 2017.
71. Wagner, K.; Krause, K.; Gallegos-Monterrosa, R., Sammer, D., Kovacs, A. T., Kothe, E. The ectomycorrhizospheric habitat of Norway spruce and *Tricholoma vaccinum*: promotion of plant growth and fitness by a rich microbiomic community. *Frontiers in Microbiology*, 2019, February 20, Vol. 10, Article 307. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00307>. PMID: 30842767; PMCID: PMC6391851.