

КОММУНИКАЦИЯ ВНУТРИ ИНВАЗИОННОГО ТАНДЕМА: УССУРИЙСКИЙ ПОЛИГРАФ *POLYGRAPHUS PROXIMUS* (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) – ФИТОПАТОГЕННЫЙ ГРИБ *GROSMANNIA AOSHIMAE* (ASCOMYCOTA: HYPOCREOMYCETIDAE)

© 2026 Пашенова Н.В.^{а,1}, Демидко Д.А.^{а,2}, Перцовая А.А.^{б,3}, Ефременко А.А.^{а,4},
Анискина А.А.^{а,5}, Баранчиков Ю.Н.^{а,6}

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН — обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, 660036, Россия

^бООО «Инсайт-Проект», Красноярск, 660036, Россия

e-mail: ¹pasnat@ksc.krasn.ru, ²sawer_betle@mail.ru, ³pertsovaya@mail.ru, ⁴efremenko2@mail.ru,
⁵aniskina_a@ksc.krasn.ru, ⁶baranchikov_yuri@yahoo.com

Поступила в редакцию 06.03.2026. После доработки 28.04.2026. Принято к публикации 01.05.2026

В лабораторных и полевых экспериментах исследовали участие гриба *Grosmannia aoshimae* – специфического ассоцианта уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) – в химической коммуникации жуков в популяциях переносчика. Получены свидетельства привлекательности летучих веществ, производимых мицелием *G. aoshimae*, для взрослых жуков переносчика как на стадии выбора деревьев для заселения, так и на стадии определения места втачивания при непосредственном контакте с растительными тканями. Кроме того, обнаружено, что при колонизации деревьев аттрактивность также проявили терпены пихты сибирской (*Abies sibirica*) и летучие вещества, произведённые ассоциированными грибами чёрного пихтового усача (*Monochamus urussovi*) из рода *Leptographium*, но воздействие этих веществ на жуков *P. proximus* было менее эффективным. Высказаны предположения о возможном подразделении химических сигнальных веществ, производимых *G. aoshimae*, на две группы: 1) химически модифицированные грибом монотерпены хозяина; 2) летучие продукты, продуцируемые *de novo* зрелым мицелием, достигшим фазы вторичного биосинтеза. Летучие вещества первого типа могут играть преобладающую роль на стадии первичного выбора и заселения новых деревьев во время массового лёта жуков *P. proximus*. Сигнальные вещества второго типа важны для потомства переносчика, особенно для молодых жуков, чтобы привлечь их для дополнительного питания на участки флоры, колонизированной мицелием, где повышено содержание азота и снижена концентрация защитных веществ хозяина. Отмечена важность исследования химических коммуникаций между короедами, симбионтными грибами и растением–хозяином, поскольку это необходимо для разработки способов мониторинга и контроля популяций вредителей–ксилофагов.

Ключевые слова: короеды, хвойные, офиостомовые грибы, химические сигнальные взаимодействия.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-143-157

Введение

Офиостомовые грибы – представители родов *Grosmannia* Goid., *Endoconidiophora* Munch. и *Ophiostoma* Syd. & P.Syd. – с высоким постоянством присутствуют в ходах короедов, повреждающих хвойные и лиственные породы. Для физиологически опасных короедов на хвойных известны примеры специфической связи с определёнными видами грибов, и это доказывает, что офиостомовые грибы являются важным компонентом микробных сообществ, обитающих в ходах

короедов, и выполняют определённую функцию в данной экологической нише [Frago et al., 2012; Zaman et al., 2023].

В течение некоторого периода офиостомовые грибы считались ключевым фактором, помогающим физиологически опасным видам короедов преодолевать защиту заселяемого растения-хозяина. Эта гипотеза, основанная на обнаружении у ряда офиостомовых грибов фитопатогенных свойств и адаптации к развитию в тканях живого хозяина, эволюционировала от полного признания [Paine et

al., 1997] до скепсиса [Six, Wingfield, 2011] и констатации необходимости новых экспериментальных проверок [Селиховкин и др., 2025]. Тем не менее общепризнана важность офиостомовых грибов для развития потомства короедов (улучшение питательного субстрата за счёт детоксикации защитных веществ хозяина и обогащения растительных тканей азотсодержащими соединениями) [Bleiker, Six, 2007; Wadke et al., 2016; Zhao et al., 2018; Tanin et al., 2021 и др.]. Исследования функционального значения офиостомовых грибов привели к рассмотрению других возможных биоценологических взаимодействий, в том числе участие грибов в химической коммуникации короедов-переносчиков за счёт способности продуцировать сигнальные биологически активные вещества. Показано, что фитопатогенные офиостомовые грибы способны использовать защитные вещества хозяина – фенолы, летучие соединения терпенового ряда – в качестве источников углерода, а в случае с терпенами, преобразовывая их в продукты, которые могут действовать на короедов как аттрактанты и репелленты. Кроме того, было выяснено, что сами грибы могут синтезировать летучие соединения, вызывающие определённые реакции короедов [Zhao et al., 2018; Kandasamy et al., 2021, 2023; Zaman et al., 2023; Koski et al., 2024].

Исследования «коммуникативной функции» офиостомовых грибов пока охватывают ограниченное количество ассоциаций агрессивных короедов и связанных с ними грибов-первопоселенцев, что недостаточно для формулирования общих закономерностей участия грибов в химической «сигнальной системе» переносчиков. Работы в этой области продолжаются. Особо следует отметить, что определённый интерес в этом отношении представляют инвазийные короедо-грибные ассоциации, не имевшие длительной коэволюции с новым кормовым растением.

Примером такой ассоциации является уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandford) и переносимый им фитопатогенный гриб-первопоселенец *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka. Данная агрессивная ассоциация, обнаруженная в Сибири в первую декаду

XXI века, быстро распространяется по территории Российской Федерации в западном направлении, повреждая пихту сибирскую (*Abies sibirica* Ledeb.) – нового и крайне восприимчивого хозяина [Пашенова и др., 2017; Ponomarev et al., 2024]. О лесохозяйственной важности этого инвазийного тандема говорит в частности впечатляющий рост публикаций между 2000 и 2024 гг. о разных сторонах этой проблемы: 395 авторов опубликовали более 450 работ [Кривец и др., 2025; Баранчиков, Кривец, 2025].

Оказавшись в новом местообитании многочисленный поначалу «десант» жука-пришельца заселяет ослабленные (как правило, угнетённые, с малым диаметром ствола) деревья пихты сибирской [Кривец и др., 2015]. Для наращивания численности популяции требуется обычно значительное время, порой до нескольких десятков лет [Баранчиков и др., 2014]. При эруптивной плотности популяции жуки начинают атаковать и здоровые деревья пихт. Первые атаки, как правило, пихты отражают, заливая жуков-первопоселенцев смолой. При этом, однако, жуки успевают внести во флоэму атакованного дерева споры фитопатогенного гриба. Расширяющийся во флоэме грибной некроз деревьев пихт также поначалу изолируют тканями перидермы [Астраханцева и др., 2014]. Однако возможно, что наличие грибного мицелия повышает привлекательность дерева для последующих атак короедов. Эксперименты с культурами гриба *G. aoshimae* показали связь между фитопатогенной активностью (т.е. толерантностью к защитным веществам хозяина и высокой скоростью распространения гриба во внутренней коре), с одной стороны, и интенсивностью тёмной окраски грибного мицелия, с другой [Пашенова и др., 2016]. Различия в пигментации отражают различия физиологии культур грибов и, как следствие, могут быть связаны со спектром продуктов грибного биосинтеза, в том числе продуктов, важных для коммуникации переносчика.

Офиостомовые грибы, ассоциированные со стволовыми вредителями, продолжают удерживать интерес исследователей, поскольку понимание характера их взаимодействия с переносчиком и хозяином может быть

важно для мониторинга и контроля вспышек численности стволовых вредителей [Davis et al., 2013, 2019; Kandasamy et al., 2016, 2019; Koski et al., 2024]. Цель нашей работы заключалась в проверке участия офиостомового гриба *G. aoshimae* в химическом сигнальном взаимодействии жуков его специфического переносчика – уссурийского полиграфа.

Материалы и методика

Объектами исследования служили жуки полиграфа из двух очагов его массового размножения в пихтовых древостоях Козульского и Емельяновского районов Красноярского края. Для работы использовали чистые культуры грибов *G. aoshimae*, *Leptographium* sp. и *L. sibiricum* K. Jacobs & M.J. Wingf., которые были изолированы согласно стандартным процедурам из поврежденных уссурийским полиграфом тканей пихты сибирской [Методы..., 1982]. Гриб *G. aoshimae* был представлен тёмноокрашенными культурами, быстро распространявшимися во флоэме пихты сибирской (A3, A4, A7), и светлоокрашенными, слабоагрессивными культурами (A2, A19). Условия хранения и подготовка культур для инокулирования деревьев и их фрагментов (чурбаков) описаны в работе [Пашенова и др. 2017]. В ходе исследования было выполнено 4 эксперимента в полевых и лабораторных условиях.

Полевой эксперимент с улавливанием жуков на ловчие пояса. Предварительные испытания были проведены во время массового лета уссурийского полиграфа в мае-июне 2011 г. В пихтаче разнотравном (Козульский район, 56°12' с.ш., 91°12' в.д.), граничившем с очагом вредителя, выбрали 12 деревьев с диаметром стволов 20–22 см, без признаков нападения короеда. В опытных вариантах деревья инокулировали чистыми культурами грибов *G. aoshimae* (A4) и *Leptographium* sp. (G02). Для этого в стволах на высоте около 1.5 м стерильным пробочным сверлом пробивали 8 лунок (диаметр – 6 мм). Лунки располагали в 2 ряда на расстоянии 4 см друг от друга, в шахматном порядке. В лунки поместили агаровые блоки с мицелием грибов. Контроль был представлен двумя вариантами: ствол без лунок (К) и ствол с лунками без инокулиро-

вания (МП, механическое поранение). Лунки закрывали пробками коры, образовавшимися при их пробивке, и на стволе над лунками на высоте 1–2 см установили ловчие пояса шириной 30 см из полиэтиленовой плёнки с нанесённым на неё энтомологическим клеем (аэрозоль производства Tanglefoot Co., USA). В контроле без механических повреждений коры (К) пояса установили на высоте 1.5 м. Каждый из четырёх вариантов был представлен тремя повторностями (деревьями). Инокулирование и установка ловчих поясов было проведено 20 мая 2011 г. Учёт жуков на ловчих поясах проводили еженедельно с 25 мая по 16 июня в течение четырёх недель.

Полевой эксперимент с улавливанием жуков в ловушки. Расширенный эксперимент был выполнен в 2019 г. в пихтаче разнотравном, поражённом уссурийским полиграфом (Емельяновский район, 56°11' с.ш., 92°12' в.д.). В этих экспериментах использовали 2 культуры гриба *G. aoshimae* (A3 и A19) и культуру гриба *L. sibiricum* (G13). Культуры *G. aoshimae* были изолированы в одно и то же время, но различались по агрессивности и интенсивности пигментации мицелия при росте на плотной питательной среде: A3 – тёмные, почти чёрные колонии, при инокулировании в ствол формировали некрозы флоэмы с длиной 40–60 мм; A19 – светло-серые колонии с тёмными пятнами и полосами, вызывали некрозы с длиной 20–40 мм. Культура *L. sibiricum* (G13) была отобрана потому, что по скорости распространения во флоэме пихты сибирской приближалась к агрессивной культуре *G. aoshimae* (A3).

Колонии грибов на агаровой среде использовали для инокулирования чурбаков размерами (8–11)×(10–15) см, напиленных из здоровых деревьев пихты сибирской. Для инокулирования на нижнем (по росту ствола) конце чурбака стерильным скальпелем прорезали и приподнимали все слои коры до древесины, формируя кольцевую канавку шириной 7–10 мм. Канавка располагалась на расстоянии 1 см от нижнего конца чурбака. Инокулом в виде полосок агаровой среды с мицелием соответствующего гриба закладывали в канавку по всей её длине, прикрывали вырезанной полоской коры и

сверху фиксировали скотчем. Контроль был представлен чурбаками с ненарушенной корой, без инокулирования грибами. Инокулирование выполняли 21 марта, после чего для распространения мицелия во флоэме чурбаки инкубировали при комнатной температуре в пластиковом боксе, поддерживая влажность около 80%, в течение 30 суток.

Затем чурбаки покрывали тонкой металлической сеткой (чтобы предотвратить их заселение жуками и соответственно вторичное заражение грибами) и вставляли в стандартные пластиковые крыловые ловушки для короедов (конструкция ВНИИХСЗР, г. Москва). В контрольные ловушки (К) помещали чурбаки без инокулирования. Кроме того, в эксперименте был представлен «пустой» контроль (Кч) – ловушки, не содержащие чурбаки. Повторности в вариантах были неравны: 6, 9, 9, 9 и 7 ловушек, соответственно для К, Кч, G13, A3 и A19. Ловушки вывесили 21 мая в пихтаче разнотравном, поражённом уссурийским полиграфом, и сняли 10 июня после прохождения пика лёта жуков полиграфа. За время экспонирования расположение ловушек дважды меняли местами случайным образом, чтобы исключить влияния на улов характеристик местообитания [Баранчиков и др., 2023]. Подсчитывали суммарное число попавших в ловушку жуков.

Лабораторный эксперимент по изучению привлекательности заражённой грибами флоэмы пихты сибирской для жуков уссурийского полиграфа. Для выполнения

работ были подготовлены чурбаки длиной 17–22 см и диаметром 5–7 см, напиленные из срубленного ранней весной (до начала вегетации) ствола молодой пихты сибирской. Торцы чурбаков покрыли слоем парафина для замедления усыхания тканей.

Инокулирование чурбаков выполняли чистыми культурами грибов *G. aoshimae* (A2 светлоокрашенная и A7 тёмноокрашенная) и *L. sibiricum* (G13). Инокулирование культурами грибов проводили, как описано выше (см. Полевой эксперимент с улавливанием жуков в ловушки). Контролем служили окольцованные чурбаки без инокулирования грибами. Каждый вариант инокулирования был представлен десятью повторностями (чурбаками). После инокулирования чурбаки в вертикальном положении помещали в пластиковый бокс (рис. 1), где поддерживалась влажность около 80%, и инкубировали при комнатной температуре 18 суток.

По окончании инкубирования чурбаки были использованы для подсадки жуков уссурийского полиграфа, отродившихся в лабораторных условиях из бревён пихты сибирской, заселённой короедом в природе. Для этого в тёмные боксы помещали по 2–5 самцов полиграфа, горизонтально располагая вокруг них на равном расстоянии 4 чурбака (3 варианта инокуляции и контроль, рис. 2). Расстояние от центра квадрата до каждого чурбачка составляло 10–12 см. Расположение контрольных и опытных чурбаков в боксах произвольно изменялось при каждой подсадке. Чурбаки



Рис. 1. Инкубирование чурбаков после заражения культурами грибов.

выдерживали в боксах при комнатной температуре в течение 10–12 часов, после чего осматривали, фиксируя наличие втачившихся жуков и расстояние мест втачивания от инокуляционной канавки. После завершения эксперимента чурбаки зачищали от внешнего слоя коры и, используя стандартный метод реинфекции грибов из растительных тканей на агаровую среду [Методы..., 1982], определяли локализацию жизнеспособного мицелия грибов в разных частях чурбаков.

Лабораторный эксперимент по оценке влияния офиостомовых грибов на состав летучих компонентов луба пихты сибирской. Оценку влияния грибов-ассоциантов полиграфа на состав летучих компонентов смолы выполняли в лабораторных условиях. Поздней осенью были заготовлены чурбаки из ствола незаселённой уссурийским полиграфом пихты сибирской. Чурбаки, доставленные в лабораторию, имели диаметр 18–23 см и длину 50–60 см. Три чурбака были подвергнуты механическому поранению (контроль) и инокулированию культурами грибов *G. aoshimae* (A7, тёмноокрашенная) и *Leptographium* sp. G08. Инокулюм (мицелий на агаровых блоках) вносили в лунки, диаметром 6 мм, пробитые в коре до поверхности ксилемы [Пашенова и др., 2017]. На каждом чурбаке было выполнено по три «инокуляционных ряда», состоящих из контрольной (пустой) лунки и двух лунок с инокулюмом разных грибов, расстояние между соседними лунками 5–7 см. «Инокуляционные ряды» были расположены на чурбаках сверху вниз на расстоянии 15–18 см и сдвинуты по спирали так, чтобы избежать перекрытия рядов. Чурбаки выдерживали в вертикальном положении в течение 30 суток при комнатной температуре для распространения мицелия во флоэме и образования некротических зон вокруг инокуляционных лунок. После этого осторожно зачищали внешнюю кору и рядом с границей некроза высекали диски луба (диаметр – 15 мм). Диски помещали в обжимные вials Agilent объёмом 20 мл.

Определение компонентного состава образцов выполняли на хромато-масс-спектрометре Agilent 5975C-7890A фирмы Agilent (США) с использованием парофазного про-

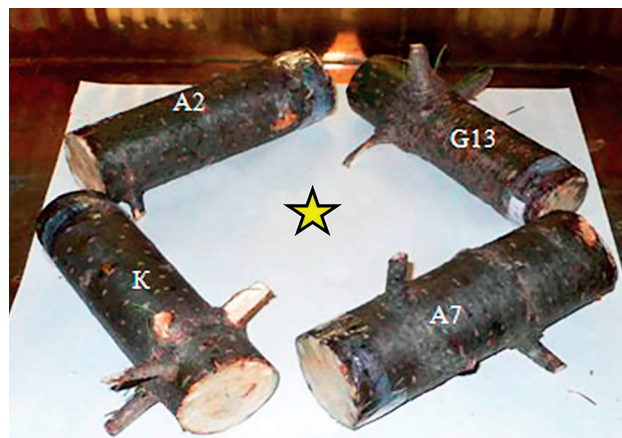


Рис. 2. Схема эксперимента по подселению жуков уссурийского полиграфа на пихтовые чурбаки, инокулированные офиостомовыми грибами: *Grosmannia aoshimae* (A2, A7), *Leptographium sibiricum* (G13), контроль без инокулирования (K); звездочкой отмечено место выпуска жуков.

боотборника HeadSpace Sampler G 1888. Применяли 30-метровую кварцевую колонку HP-5 (сополимер 5%-дифенил-95%-диметилсилоксан) с внутренним диаметром 0.25 мм. Газ-носитель – гелий с постоянным потоком 1.1 мл/мин. Температура колонки: начальный изотермический участок 50 °С (10 мин), подъём температуры со скоростью 4 °С /мин от 50 до 200 °С. Параметры парофазного пробоотборника: температура термостата – 100 °С, температура петли – 110 °С, температура HS-интерфейса – 115 °С, время выдержки образца в термостате пробоотборника – 7 мин. Температура испарителя – 280 °С, температура ионизационной камеры – 170 °С, энергия ионизации – 70 эВ. Идентификацию компонентов проводили методом сравнения полученных масс-спектров с соответствующими данными библиотеки масс-спектров NIST05a. L.

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакетов программ Excel 2007 и Statistica 8. Достоверность различия средних показателей оценивали по критерию Стьюдента и непараметрическому критерию Манна – Уитни, порог доверительной вероятности $P = 0.05$.

Результаты и их обсуждение

Данные учётов предварительного эксперимента с ловчими поясами приведены в табл. 1 и на рис. 3. Из-за малой повторности

Таблица 1. Результаты учёта жуков на ловчих поясах, расположенных на деревьях пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа

Вариант инокулирования деревьев пихты сибирской	Среднее количество жуков на одно дерево, $x \pm m^*$, (шт.)	Общее количество жуков по трем повторностям, шт.
Контроль: стволы без повреждений.	2.7±1.3	8
Стволы с механическим повреждением без инокуляции.	9.3±2.9	28
Механическое поранение с инокуляцией <i>G. aoshimae</i> .	13.3±7.7	40
Механическое поранение с инокуляцией <i>Leptographium</i> sp.	9.7±2.9**	29

*m – стандартная ошибка средней арифметической; **достоверные различия с контролем по критерию Манна – Уитни при $P \leq 0.05$.

($n = 3$) и большого варьирования различия средних показателей выглядели маловыразительными в отличие от общего количества жуков, уловленных в каждом варианте, табл. 1. Как можно видеть, наименьшее общее количество жуков было учтено за месяц на ловчих поясах, установленных на неповреждённых деревьях. На деревьях с механическим поранением, а также инокулированных грибом *Leptographium* sp. G02 количество жуков было примерно одинаково. Наибольшее число жуков (40 штук) было обнаружено на деревьях, инокулированных грибом *G. aoshimae* A4. Вследствие большого варьирования результатов между повторностями достоверность различий по непараметрическому критерию Манна – Уитни подтвердилась только для вариантов «контроль – инокуляция *Leptographium* sp. G02».

В ходе учёта было обнаружено, что на деревьях неповреждённых и с механическим поранением наибольшая часть отловленных жуков (60–80%) пришлось на 1-ю неделю учёта. В варианте с инокулированием деревьев культурой *Leptographium* sp. G02 около 50% от общего количества жуков также было учтено в 1-ю неделю (см. рис. 3). Иное наблюдали при инокулировании стволов культурой *G. aoshimae*: в 1-ю неделю на ловчих поясах трёх деревьев суммарно учли только 20% жуков, а наибольшее их количество (28 и 45%) пришлось на 2-ю и 3-ю неделю учёта (см. рис. 3).

То, что деревья с механическим поранением и свободным истечением смолы привлек-

ли 80% от суммарного количества отловленных в этом варианте жуков полиграфа всего лишь через 5 дней после начала эксперимента, указывает на вероятное наличие достаточно сильного аттрактанта (-ов) для этого короеда-инвайдера среди летучих терпеновых соединений раневой смолы пихты сибирской. (Особо следует пояснить результаты в варианте К, где поранения не было и свободное истечение смолы отсутствовало. Отмеченную здесь высокую долю уловленных в 1-ю неделю жуков (60%) следует объяснить случайностью, поскольку суммарное количество отловленных жуков в этом варианте было минимальным (8 шт.) и выглядит случайным само по себе).

В вариантах с инокулированием стволов культурами грибов логично предположить,

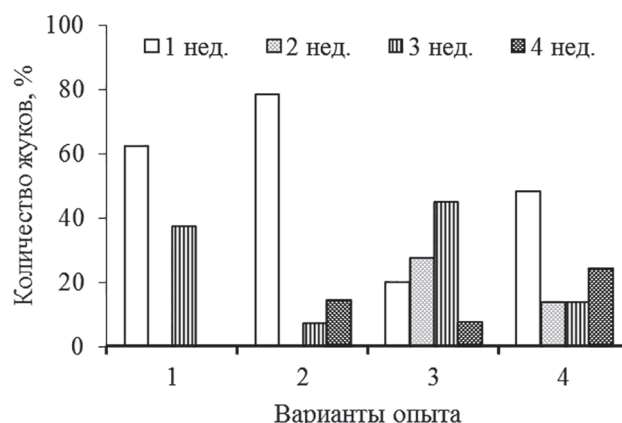


Рис. 3. Доля (%) жуков уссурийского полиграфа, обнаруженных на ловчих поясах в течение четырёх недель учёта: 1 – контроль, деревья без поранений; 2 – деревья с механическими поранениями; 3 и 4 – деревья, инокулированные культурами *G. aoshimae* и *Leptographium* sp. G02 соответственно.

что за 5 дней (время первого учёта) внесённый грибной мицелий не мог значительно распространиться в проводящих тканях ствола, хотя мог начать метаболизировать смолу, заполняющую лунки, пробитые в коре для инокулирования. Но даже в этом случае концентрация модифицированных грибами терпенов, вероятно, оставалась достаточно низкой, и в качестве основных сигнальных веществ для жуков на этом этапе продолжали оставаться терпены раневой смолы хозяина. Полученные данные позволяют предположить, что во 2-ю и 3-ю недели после инокулирования стволов культура *G. aoshimae* A4 достаточно распространилась в проводящих тканях ствола и начала продуцировать летучие соединения, привлекающие жуков полиграфа, и/или производить такие соединения, метаболизируя защитные вещества хозяина. Сравнительно меньшее суммарное количество жуков и характер недельного распределения их улова в варианте инокулирования стволов культурой *Leptographium* sp. G02 могут быть связаны с тем, что концентрация или тип аттрактивных соединений (синтезируемых *de novo* и/или произведённых грибом из защитных веществ хозяина), хотя и оказывали некоторое воздействие, но были недостаточно эффективными для массового привлечения жуков полиграфа.

Скорость химического преобразования компонентов смолы и спектр продуктов могли различаться у использованных грибов, с

чем, возможно, и связаны различия как в суммарном количестве отловленных жуков, так и в распределении отловленных жуков по неделям учёта. В этой связи следует отметить, что грибы рода *Leptographium* Lagerb. & Mell. не были известны ранее в качестве специфических микоассоциантов полиграфа, а используемая культура *Leptographium* sp. G02 могла случайно попасть в гнезда этого вредителя в результате его колонизации деревьев пихты совместно с другими ксилофагами, например чёрным пихтовым усачом (*Monochamus urussovi* Fisch.).

Несомненно, что неоднозначность описанных выше результатов связана с ограниченной повторностью и невозможностью в полевых условиях учесть все факторы, влияющие на течение эксперимента. Поэтому в 2019 г. эксперимент был повторен в изменённом виде: с использованием ловушек, куда в качестве приманки помещали чурбаки, в которых развивались грибные культуры в течение 30 суток. В данном варианте был значительно снижен эффект летучих терпеновых соединений из свежей раневой смолы, выделяющейся при распиловке и поранении чурбаков во время инокулирования. В эксперименте, кроме того, была увеличена повторность в каждом варианте. Результаты приведены в табл. 2.

В этом эксперименте также наблюдали значительное варьирование количества жуков между повторностями (ловушками) одного

Таблица 2. Средний суммарный улов жуков уссурийского полиграфа в ловушках, содержащих чурбаки пихты, инокулированные офиостомовыми грибами

Вариант инокулирования	Число ловушек	Среднее число жуков/ловушку ($\bar{x} \pm m$)*, шт.
<i>Grosmannia aoshimae</i> , (A3) (тёмная культура)	9	138.8 ± 121.2 a
<i>Grosmannia aoshimae</i> , (A19) (светлая культура)	7	43.4 ± 23.6 a
<i>Leptographium sibiricum</i> , (G13)	9	51.6 ± 20.2 a
Контроль, с чурбаком без инокулирования (Кч)	9	7.9 ± 3.8 б
Контроль, пустой (К)	6	5.1 ± 0.9 б

* Отсутствие достоверных различий средних ($P \geq 0.05$; критерий Стьюдента) при попарном сравнении показано одинаковыми буквами, в остальных случаях $P < 0.05$.

варианта. Поэтому достоверность различий подтвердилась только между контрольными (К и Кч) и опытными – содержащими культуры грибов – вариантами (А3, А19 и G13). Различия внутри двух этих групп были недостоверными. Однако, как и в первом эксперименте, ловушки с неповреждёнными чурбаками были наименее привлекательны для жуков полиграфа, и суммарное количество жуков не отличалось от «пустых» ловушек. Это подтверждает предположение, что здоровые деревья пихты сибирской без механических повреждений слабо привлекают имаго вредителя.

Несмотря на отсутствие достоверных различий между средними показателями в опытных вариантах с грибной инокуляцией, результаты позволяют констатировать на уровне тенденции, что чурбаки, колонизированные тёмноокрашенной культурой *G. aoshimae* А7, обладали наибольшей привлекательностью для жуков полиграфа: количество отловленных жуков в расчёте на ловушку было примерно в три раза больше, чем в вариантах со светлоокрашенной культурой того же вида и культурой *L. sibirica* G13 (см. табл. 2). Два последних варианта были близки по показателю среднего количества жуков на одну ловушку. Однако причины пониженного аттрактивного эффекта этих культур могут иметь различную природу.

Поскольку в данном эксперименте поставались исключить аттрактивность летучих компонентов смолы хозяина, то эту роль могли исполнять либо летучие продукты преобразования грибами защитных веществ хозяина, либо летучие соединения, синтезируемые грибами *de novo*. Есть основания полагать, что аттрактивность при первичном выборе уссурийским полиграфом стволов для заселения в большей мере связана именно с трансформацией грибными культурами защитных веществ хозяина.

Агрессивность тёмноокрашенных культур *G. aoshimae* выражается в повышенной скорости её распространения в тканях ствола [Пашенова и др., 2016]. А это предполагает как более высокую толерантность фитопатогена к защитным веществам хозяина, так и способность химической модификации по-

следних для снижения токсического эффекта [Zhao et al., 2018; Kandasamy et al., 2023]. Нельзя исключать, что интенсивно пигментированные культуры *G. aoshimae* способны химически преобразовывать защитные вещества терпенового ряда с образованием продуктов аттрактивного действия, а у светлоокрашенных культур эта способность может быть снижена или утрачена. Косвенно это подтверждает положительная корреляция между размерами некрозов флоэмы и эффективностью разложения терпеновых метаболитов, которая была показана в ранних работах [Hammerbacher et al., 2013].

В варианте G13, где в ловушки помещали чурбаки, инокулированные культурой *L. sibiricum*, средний показатель отловленных жуков был близок к варианту А19 со светлоокрашенной культурой *G. aoshimae*, но заметно ниже варианта А3 (тёмноокрашенная культура). В отличие от эксперимента с ловушками в 2011 г., где предполагалось, что использованный гриб *Leptographium* sp. G02 не является ассоциантом уссурийского полиграфа, вид *L. sibirica* известен как специфический ассоциант чёрного пихтового усача, который, вероятно, попал в ходы уссурийского полиграфа случайно при совместном поселении вредителей на одних и тех же деревьях. Хотя представители родов *Grosmannia* и *Leptographium* связаны онтогенетически – многие виды рода *Leptographium* являются анаморфами видов из рода *Grosmannia* [Jacobs, Wingfield, 2013], – это не исключает физиологических различий культур, относящихся к разным видам, в том числе различий спектра летучих веществ, синтезируемых или появляющихся при преобразовании грибами защитных веществ хозяина.

В табл. 3 приведены данные, демонстрирующие изменения состава летучих терпеновых соединений пихты сибирской при колонизации чурбаков культурами *G. aoshimae* А4 и *Leptographium* sp. G08. Можно видеть, что при механическом поранении состав различных групп терпенов в участках прилегающей флоэмы продолжает оставаться достаточно разнообразным даже спустя 30 суток выдержки чурбаков при комнатной температуре. Но в образцах флоэмы, колонизированной гри-

бами, относительное содержание идентифицированных монотерпенов снизилось в 4–5 раз по сравнению с вариантом механического поранения, что доказывает их утилизацию и/или химическую модификацию грибами.

Допуская большое количество факторов, обуславливающих случайное варьирование представленных в табл. 3 показателей, тем не менее можно видеть, что *G. aoshimae* A4 и *Leptographium* sp. G08 различались при утилизации терпенов пихты сибирской. Общим для обеих культур было то, что они понижали относительное содержание подавляющего большинства идентифицированных компонентов. Исключение представляли только сесквитерпены кадинен и α -фарнезен, чье относительное содержание увеличивалось в вариантах с обоими грибами. Оба гриба метаболизировали монотерпены, снижая их разнообразие, но *Leptographium* sp. G08 был, как можно видеть, более эффективен в этом отношении: после 30 суток экспонирования чурбаков: из 6 компонентов, обнаруженных

вблизи механического поранения, в варианте *G. aoshimae* A4 идентифицировали 4, а в варианте *Leptographium* sp. G08 только 2 компонента. Однако культура *G. aoshimae* A4 превосходила *Leptographium* sp. G08 по активности утилизации α -пинена: падение относительного содержания в 4 раза против 2 раз соответственно. Похожие изменения можно видеть и в отношении сесквитерпенов пихты сибирской (см. табл. 3).

По мнению некоторых авторов, короеды и их микросимбионты в процессе совместной эволюции должны были выработать «понятную» для обоих партнёров систему химических сигналов [Zhao et al., 2019]. С этой точки зрения жуки уссурийского полиграфа могли не реагировать на летучие вещества, синтезируемые грибами из рода *Leptographium*, поскольку те не являлись специфическими симбионтами этого вредителя и не эволюционировали вместе с ним. Однако из данных, приведённых в табл. 2, видно, что в варианте с культурой *L. sibiricum* G13 всё-таки имел

Таблица 3. Относительное содержание (%) идентифицированных летучих компонентов в участках луба вблизи некрозов, образовавшихся в течение 30 суток после инокулирования грибами чурбаков пихты сибирской

Компонент	Вариант инокулирования		
	Механическое поранение	<i>G. aoshimae</i> A4	<i>Leptographium</i> sp. G08
Монотерпены			
Camphene	6.47	–	–
Δ -3-Carene	3.92	0.9	–
β -Phellandrene	5.64	1.17	–
α -Pinene	11.22	2.58	5.30
β -Pinene	4.09	1.38	1.28
Tricyclene	1.07	–	–
Сесквитерпены			
β -Bisabolene	1.11	–	–
Cadinene	0.57	5.80	1.77
α -Caryophyllene	2.62	–	0.63
Caryophyllene	5.54	–	1.39
α -Farnesene	0.31	0.89	0.73
Humulen	–	–	1.26
Longifolene	0.71	0.99	–
α -Muurolene	–	0.95	–
Эфиры			
Isobornyl formate Methyl thymyl ether	4.78	–	1.52
	0.60	–	–
Кетоны			
Camphor	6.44	0.73	–
Минорные компоненты	14.44	1.59	–
Всего	69.54	16.98	13.88

место некоторый аттрактивный эффект, сходный с вариантом светлоокрашенной культуры *G. aoshimae* (A19). В это связи следует отметить, что для жуков короеда-типографа *Ips typographus* L. оказались привлекательными продукты деструкции защитных летучих веществ нескольких видов хвойных, произведённые как специфическими микросимбионтами данного вида, так и микросимбионтами американского короеда *Dendroctonus rufipennis* Kirby [Tanin et al., 2021]. Это позволяет предположить, что продукты деструкции терпенов пихты сибирской культурой *L. sibiricum* G13 могли обладать частичной привлекательностью для уссурийского полиграфа. Таким образом, продемонстрированные выше качественные и количественные отличия в спектрах терпеновых соединений хозяина, происходящие при развитии грибов в чурбаках пихты сибирской, позволяют выдвинуть несколько объяснений варьирования привлекательности чурбаков, инокулированных разными видами грибов, но очевидно, что проверка этих предположений нуждается в дополнительных исследованиях.

В отличие от экспериментов с ловушками, выбор чурбаков жуками полиграфа в лабораторных условиях не показал отчётливой аттрактивности агрессивной культуры *G. aoshimae* (A7). Из 62 жуков-самцов, использованных для подсадки, вточились только 30. При этом на первый взгляд можно даже

предположить, что в этом случае жуки избегали чурбаков, инокулированных культурами *G. aoshimae*. На это указывает распределение количества «заселённых» чурбаков (9, 8, 4 и 6) и вточившихся жуков (9, 8, 6, 7) для вариантов К, G13, A2, A7 соответственно (табл. 4).

Вместе с тем было обнаружено, что, достигнув чурбаков, инокулированных культурами *G. aoshimae*, жуки предпочитали втачиваться в зоны, содержащие активный мицелий этого гриба. Так, жизнеспособный мицелий тёмноокрашенной культуры (A7) был обнаружен в центральной и верхней части чурбаков, а в нижней части, вблизи инокуляционной канавки, он уже был замещён сапротрофными грибами. Светлоокрашенная культура (A2) продвигалась в чурбаках медленно и ко времени проведения теста с жуками достигла только середины чурбаков. В соответствии с локализацией в чурбаках активного мицелия *G. aoshimae* располагались и места втачивания жуков: расстояние точек втачивания от инокуляционной канавки в среднем составляло 11.6 ± 1.2 (A7) и 2.2 ± 0.4 см (A2) (см. табл. 4, рис. 4).

В контроле преобладающее место втачивания приходилось на середину чурбаков – 7.2 ± 1.0 см от инокулюма. Микологический анализ показал, что в отсутствие офиостомовых грибов по флоэме контрольных чурбаков от торцов к центру начали продвижение сапротрофные грибы – представители родов

Таблица 4. Распространение мицелия и расположение мест втачивания жуков полиграфа в инокулированных офиостомовыми грибами чурбаках пихты сибирской

Вариант инокулирования чурбаков	Заселённых чурбаков, шт.	Встречаемость (%) * мицелия грибов на расстоянии от инокулюма:			Среднее расстояние точки втачивания жуков от места поранения / инокуляции ($x \pm m$, см)
		0–5 см	6–11 см	12–18 см	
Контроль (поранение без инокуляции)	9	–	–	–	7.2 ± 1.0 (9)**
<i>Grosmannia aoshimae</i> (A2)	4	56	33	0	2.2 ± 0.4 *** (6)
<i>G. aoshimae</i> (A7)	6	10	60	50	11.6 ± 1.2 *** (7)
<i>Leptographium sibiricum</i> (G13)	8	100	100	33	5.8 ± 2.2 (8)

* Доля образцов флоэмы из исследуемой зоны, показавшая при реизоляции присутствие живого гриба.

** Здесь и ниже в скобках указано общее число вточившихся жуков.

*** Достоверные различия с контролем по непараметрическому критерию Манна – Уитни при $P \leq 0,05$.

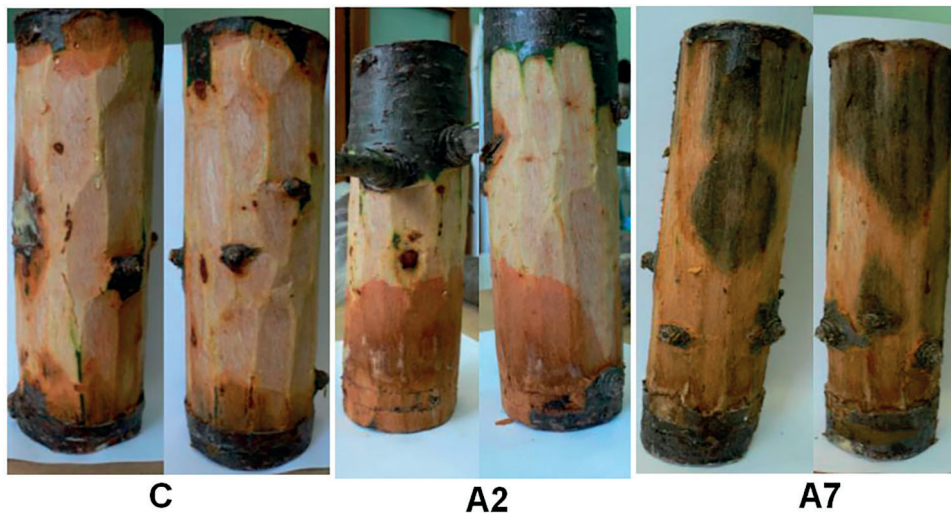


Рис. 4. Продвижение мицелия гриба *G. aoshimae* (тёмные участки луба) во флоэме чурбаков пихты сибирской через четырёх недели после инокулирования (инокулюм помещали в нижней части чурбаков): С – контроль, механическое поранение без инокуляции; А2 – неагрессивная и А7 – агрессивная культуры гриба.

Trichoderma Pers., *Sydowia* Bres., *Penicillium* Link. и проч. При этом центральная часть контрольных чурбаков, где отмечено основное количество втачиваний, представляла собой зону, свободную от заселения сапротрофами (см. рис. 4).

Тенденция расположения мест втачиваний в варианте G13 была близка к контролю, но в этом варианте отмечен и самый большой разброс значений (в среднем 5.8 ± 2.2 см от инокуляционной канавки). Реизоляция показала, что мицелий *L. sibiricum* G13 продвигался в чурбаках очень неравномерно: ко времени тестирования он в среднем достигал середины чурбаков, но не «окольцовывал» равномерно чурбак, а тянулся в виде «язычков», в некоторых случаях достигая даже верхнего края. При этом из нижней части чурбаков, возле инокуляционной канавки, также изолировали жизнеспособный мицелий гриба, а в центральных областях чурбака оставались зоны, где этот гриб отсутствовал. Такая диффузная локализация активного мицелия *L. sibiricum* G13 отвечала большому разбросу точек втачивания жуков по поверхности чурбаков и позволила предположить, что жуки при прямом контакте с чурбаками могли выбирать для втачивания либо зоны, колонизированные грибом, либо подобно контрольному варианту зоны, чистые от распространения мицелия. Выполненная реизоляция *L. sibiricum* из мест вта-

чивания жуков не дала однозначного ответа на этот вопрос, и предположение об одинаковой аттрактивности «при близком контакте» грибов *L. sibiricum* и *G. aoshimae* для уссурийского полиграфа требует дальнейших исследований.

Объяснение результатов данного эксперимента возможно, если исходить из высказанного ранее предположения о том, что у специфического микросимбионта уссурийского полиграфа гриба *G. aoshimae* есть по крайней мере 2 типа летучих продуктов, играющих роль аттрактантов для переносчика на разных этапах его жизненного цикла на пихте сибирской. Следует подчеркнуть, что речь идёт не о двух конкретных веществах, а о двух спектрах летучих компонентов, различие которых может быть связано как с качественным составом, так и с количественными соотношениями компонентов [Zhao et al., 2019].

Первый тип веществ – это химически модифицированные грибом терпены раневой смолы пихты; производятся фитопатогеном во время колонизации им тканей хозяина (трофофаза). Они действуют на стадии выбора жуками деревьев для колонизации. Второй тип веществ – летучие метаболиты самого гриба, продуцируемые зрелым мицелием, захватившим определённый участок субстрата и перешедшим в фазу несбалансированного роста (идиофаза). Действуют эти метаболиты на стадии развития потомства, привлекая от-

родившихся жуков переносчика к оптимальному для дополнительного питания субстрату – тканям ствола, где вследствие развития гриба снижен уровень защитных веществ хозяина и увеличено содержание азотистых соединений. Эти предположения основаны на опубликованных результатах. Показано многообразие функций оксигенированных монотерпенов хозяина в жизнедеятельности короедов [Francke, Vité, 1983; Pettersson, Boland, 2003; Kandasamy et al., 2021], в том числе в коммуникации переносчика на стадии выбора деревьев [Kandasamy et al., 2023; Zaman et al., 2023]. Имеются сведения о продуцировании *de novo* мицелием офиостомовых грибов летучих сигнальных веществ (бициклические кетали и другие алифатические и ароматические компоненты) [Francke, Schröder, 1999; Kandasamy et al., 2019, 2023; Zhao et al., 2019]. Описаны способность молодых жуков различать офиостомовые грибы разных видов, а также случаи выбора потомством переносчика для питания более старых участков семейных гнезд, потому что там развитие специфических микоассоциантов достигало стадии идиофазы, сопровождающейся синтезом летучих сигнальных веществ *de novo* [Bleiker, Six, 2007; Zhao et al., 2019].

Возвращаясь к лабораторному эксперименту с посадкой жуков, можно предположить, что чурбаки, инокулированные *G. aoshimae*, продуцировали мало сигнальных веществ первого типа для привлечения жуков. Слабо агрессивная культура (A2) недостаточно активно метаболизировала терпены хозяина, а агрессивная тёмноокрашенная культура (A7), наоборот, проявила очень высокую активность так, что в течение трёх недель колонизировала флоэму и истощила остаточный защитный потенциал чурбаков, в том числе терпены раневой смолы. (Следует учесть, что пихтовый тонкомер (5–7 см в диаметре), из которого готовили чурбаки для эксперимента, уступал по потенциалу остаточных защитных реакций чурбакам большего диаметра, подготовленным для ловушек.) Но также нельзя исключать, что из-за близкого расположения в закрытом объёме чурбаков с разными вариантами инокулирования (см. рис. 2) была высокая вероятность того,

что все продуцируемые летучие компоненты смешивались, что могло просто дезориентировать жуков и кажущееся предпочтение чурбаков из вариантов K и G13 могло быть случайностью.

После достижения непосредственного контакта с поверхностью чурбаков стимуляция жуков могла происходить за счёт сигнальных веществ второго типа. В случае агрессивной культуры A7 жуки предпочитали втачиваться в той части чурбака, где во флоэме присутствовал живой мицелий, который ко времени посадки жуков уже завершал колонизацию доступного в чурбаке субстрата и переходил к фазе несбалансированного роста и вторичного биосинтеза. В случае неагрессивной культуры (A2) после трёх недель роста во флоэме субстратный ресурс ещё не был исчерпан (передний край колонии находился в середине чурбаков), но преобладающее расположение места втачивания было приурочено к более старой части колонии (2.2 см от инокулюма), где физиологические процессы были снижены по сравнению с активно растущим краем, а мицелий также вступил в идеофазу. В контрольных чурбаках выбор жуками для втачивания участков коры, свободных от сапротрофных микромицетов, соответствует опубликованным данным о том, что сапротрофные виды офиостомовых грибов и микромицеты, в частности представители р. *Trichoderma*, не продуцировали летучие вещества, привлекающие короёда-типографа [Kandasamy et al., 2023]. Остаётся неясным отношение уссурийского полиграфа к сигнальным веществам культуры *L. sibiricum* G13, и этот вопрос нуждается в дополнительных исследованиях.

Заключение

Выполненные исследования показали, что специфический фитопатогенный гриб-симбионт уссурийского полиграфа – гриб *G. aoshimae* обладает аттрактивным действием в отношении своего переносчика. Полученные результаты позволили предположить существование летучих сигналов двух типов, действующих на разных этапах жизненного цикла переносчика. Получено подтверждение, что на этапе поиска деревьев для засе-

ления *G. aoshimae* способен усиливать их привлекательность. Но, начиная развиваться в проводящих тканях после переноса его короедом в ствол, мицелий гриба ещё не имеет достаточных энергетических и пластических ресурсов для синтеза сигнальных веществ *de novo*, и продуцирование веществ с аттрактивным эффектом, скорее всего, он производит за счёт трансформации летучих терпенов хозяина. Следует подчеркнуть, что, согласно полученным данным, кроме «преобразованных» грибом веществ, аттрактивными свойствами обладают компоненты раневой смолы пихты сибирской и даже продукты их модификации другими видами грибов, не являющихся специфическими симбионтами полиграфа, однако их воздействие на жуков заметно слабее.

При близком контакте с пихтовыми чурбаками жуки уссурийского полиграфа при втачивании показали предпочтение участков флоремы, колонизированной мицелием *G. aoshimae*. При этом жуки выбирали зоны, где располагался зрелый мицелий, вступивший в фазу вторичного биосинтеза и продуцирования разнообразных метаболитов. Это предполагает, что на близком расстоянии важную коммуникационную роль играют синтезированные *de novo* вторичные метаболиты гриба. Вместе с тем нельзя исключать, что обе группы сигнальных веществ могут действовать совместно, различаясь на определённых стадиях развития переносчика и связанного с ним микробоценоза по спектру летучих веществ и соотношению их долей.

Очевидно, что исследования коммуникационной роли офиостомовых грибов необходимо продолжить из-за многообещающей перспективы контроля популяций стволовых вредителей через манипулирование связанными с ними грибами и/или микробиомами в целом. Но необходимо учитывать сложность этой тематики и многообразие короедо-грибных ассоциаций на хвойных. В подобных ассоциациях, различающихся по особенностям жизненных циклов переносчиков, условиям окружающей среды, кругу растений-хозяев и по видовому составу связанных с ними грибов, коммуникационная роль офиостомовых грибов не обязательно должна подчиняться

единому универсальному алгоритму. В разных ассоциациях возможны вариации спектра продуцируемых «сигнальных» веществ, их происхождения и специфичности, времени их максимального продуцирования и проявления активности на той или иной стадиях развития переносчика.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В.М. Петько и Н.С. Бабичеву за помощь при выполнении работ на первых этапах исследования.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания № FWES-2024-0029 «Болезни и вредители основных лесобразующих пород и экономически значимых сельскохозяйственных растений России в условиях глобальных изменений окружающей среды».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

- Астраханцева Н.В., Пашенова Н.В., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka – ассоциантом уссурийского полиграфа // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2014. Вып. 207. С. 142–153
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Ефременко А.А. Самцы инвазийного короеда *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) как источник агрегационного феромона: результат полевого эксперимента // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023. Вып. 244. С. 200–212 (<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2023.244.200-212>). Проверено 10.11.2025.
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Вестник Московского университета леса. Лесной Вестник. 2014. Т. 18, № 6. С.132–138.
- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. Указатель и онлайн библиотека публикаций об инвазии уссурийского полиграфа в леса Евразии // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы 4-й Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 7–11 апреля 2025 г. / ред. Ю.Н. Баранчиков. М.; Красноярск: ИЛ СО РАН, 2025. С. 29–30.

- Кривец С.А., Ефременко А.А., Баранчиков Ю.Н. Инвазия уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford в пихтовые леса Евразии. Русско-английский указатель публикаций 2000–2024 гг. 2-е изд., исправленное и дополненное. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2025. 116 с.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пашенова Н.В., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Уссурийский полиграф в лесах Сибири. Распространение, биология, экология, выявление и обследование повреждённых насаждений: метод. пособие / под ред. С.А. Кривец и Ю.Н. Баранчикова. Томск; Красноярск: УМИУМ, 2015. 48 с.
- Методы экспериментальной микологии / И.А. Дудка, С.П., Вассер, И.А. Элланская и др. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
- Пашенова Н.В., Перцовая А.А., Баранчиков Ю.Н. Связь пигментации и фитопатогенной агрессивности *Grosmannia aoshimae* – грибного ассоцианта уссурийского полиграфа // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: мат. Всероссийской конференции, Москва, 2016. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. С. 178–179.
- Пашенова Н.В., Кононов А.В., Устьянцев К.В., Блинов А.Г., Перцовая А.А., Баранчиков Ю.Н. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 80–95.
- Селиховкин А.В., Рысс А.Ю., Шабунин Д.А., Антонь В.В., Мартирова М.Б., Мандельштам М.Ю. Взаимосвязи дендрофильных насекомых, грибов, нематод и их роль в ослаблении и гибели растений-хозяев // Сибирский лесной журнал. 2025. № 1. С. 3–15. DOI: 10.15372/SJFS20250101. Проверено 10.11.2025.
- Bleiker K.P., and Six D.L. Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: potential implications of multiple associates on host population dynamics // *Environ. Entomol.* 2007. Vol. 36. P. 1384–1396. ([https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1384:DBOFAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1384:DBOFAT]2.0.CO;2)). Accessed 10.11.2025.
- Davis T.S., Crippen T.L., Hofstetter R.W., Tomberlin J.K. Microbial volatile emissions as insect semiochemicals // *J. Chem. Ecol.* 2013. No. 39. P. 840–859.
- Davis T.S., Stewart J.E., Mann A., Bradley Cl., Hofstetter R.W. Evidence for multiple ecological roles of *Leptographium abietinum*, a symbiotic fungus associated with the North American spruce beetle // *Fungal Ecology*. 2019. No. 38. P. 62–70. (<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.04.008>). Accessed 10.11.2025.
- Frago E., Dicke, Godfray H.C.J. Insect symbionts as hidden players in insect-plant interactions // *Trends Ecol. Evol.* 2012. No. 27. P. 705–711.
- Francke W., Schröder W. Bicyclic acetals in systems of chemical communication // *Curr. Org. Chem.* 1999. No. 3. P. 407–43.
- Francke W. P., Vité J. Oxygenated terpenes in pheromone systems of bark beetles // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1983. No. 96. P. 146–156. (<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1983.tb03655.x>). Accessed 10.11.2025.
- Hammerbacher A., Schmidt A., Wadke N., Wright L.P., Schneider B., Bohlmann J., Brand W.A., Fenning T.M., Gershenzon J., Paetz C. A common fungal associate of the spruce bark beetle metabolizes the stilbene defenses of Norway spruce // *Plant Physiol.* 2013. No. 162. P. 1324–1336.
- Jacobs K., Wingfield M.J. An overview of *Leptographium* and *Grosmannia* // *The Ophiostomatoid fungi: expanding frontiers*, CBS Biodiversity Series 12 /K.A. Seifert, Z.W. de Beer, M.J. Wingfield eds. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, The Netherlands, 2013. P. 47–56.
- Kandasamy D.K., Gershenzon J., Andersson M.N., Hammerbacher A. Volatile organic compounds influence the interaction of the Eurasian spruce bark beetle (*Ips typographus*) with its fungal symbionts // *The ISME Journal*. 2019. No. 13 (7). P. 1788–1800.
- Kandasamy D., Gershenzon J., Hammerbacher A. Volatile organic compounds emitted by fungal associates of conifer bark beetles and their potential in bark beetle control // *J. Chem. Ecol.* 2016. No. 42. P. 952–969.
- Kandasamy D.K., Zaman R., Nakamura Y., Zhao T., Hartmann H., Andersson M.N., Hammerbacher A. and Gershenzon J. Bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes. *bioRxiv preprint*. 2021. 58 p. (<https://doi.org/10.1101/2021.07.03.450988>). Accessed 10.11.2025.
- Kandasamy D.K., Zaman R., Nakamura Y., Zhao T., Hartmann H., Andersson M.N. et al. Conifer-killing bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes // *PLoS Biol.* 2023. No. 21(2): e3001887. (<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001887>). Accessed 10.11.2025.
- Koski T.M., Zhang B., Wickham J.D., Bushley K.E., Blanchette R.A., Kang L., Sun J. Chemical interactions under the bark: bark-, ambrosia- and wood-boring beetles and their microbial associates // *Rev Environ Sci Biotechnol.* 2024. No. 23. P. 923–948. (<https://doi.org/10.1007/s11157-024-09709-z>). Accessed 10.11.2025.
- Paine T.D., Raffa K.F., Harrington T.C. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungus, and live host conifers // *Ann. Rev. Entomol.* 1997. Vol. 42. P. 179–206.
- Petterson E.M., Boland W. Potential parasitoid attractants, volatile composition throughout a bark beetle attack // *Chemoecology*. 2003. No. 13. P. 27–37. (<https://doi.org/10.1007/s000490300003>). Accessed 10.11.2025.
- Ponomarev V.I., Tolkach O.V., Klobukov G.I., Efremenko A.A., Pashenova N.V., Demidko D.A., Kirichenko N.I., Baranchikov Yu.N. The potential threats posed by the invasive bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) to a natural park in the Middle Urals (Russia) // *Acta Biologica Sibirica*. 2024. No. 10. P. 661–675. (<https://doi.org/10.5281/zenodo.12672511>). Accessed 10.11.2025.
- Six D.L., Wingfield M.J. The role of phytopathogenicity in bark beetle – fungus symbiosis: a challenge to the classic paradigm // *Ann. Rev. Entomol.* 2011. Vol. 56. P. 255–272.

- Tanin S.M., Kandasamy D.K., and Krokene P. Fungal interactions and host tree preferences in the spruce bark beetle *Ips typographus* // *Front. Microbiol.* 2021. No. 12:695167. (<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.695167>). Accessed 10.11.2025.
- Wadke N., Kandasamy D.K., Vogel H., Lah L., Wingfield B. D., Paetz C. et al. The bark-beetle-associated fungus, *Endoconidiophora polonica*, utilizes the phenolic defense compounds of its host as a carbon source // *Plant Physiol.* 2016. No. 171. P. 914–931. (<https://doi.org/10.1104/pp.15.01916>). Accessed 10.11.2025.
- Zaman R., May C., Ullah A., Erbilgin N. Bark beetles utilize ophiostomatoid fungi to circumvent host tree defenses // *Metabolites.* 2023. Vol. 13, no. 239. P. 1–18. (<https://doi.org/10.3390/metabo13020239>). Accessed 10.11.2025.
- Zhao T., Ganji S., Schiebe Ch., Bohman B., Weinstein Ph., Krokene P., Borg-Karlson A.-K., Unelius C. R. Convergent evolution of semiochemicals across Kingdoms: bark beetles and their fungal symbionts // *The ISME Journal.* 2019. Vol. 13, no. 6. P. 1535–1545.
- Zhao T., Kandasamy D.K., Krokene P., Chen J., Gershenzon J., Hammerbacher A. // Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior // *Fungal Ecology.* 2018. No. 38. P. 71–79. (<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.06.003>). Accessed 10.11.2025.

**COMMUNICATION WITHIN AN INVASIVE TANDEM:
FOUR-EYED FIR BARK BEETLE *POLYGRAPHUS PROXIMUS*
(COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) – PHYTOPATHOGENIC
FUNGUS *GROSMANNIA AOSHIMAE* (ASCOMYCOTA:
HYPOCREOMYCETIDAE)**

©2026 Pashenova N.V.^{a1} Demidko D.A.^{a2}, Pertsovaya A.A.^{b3}, Efremenko A.A.^{a4},
Aniskina A.A.^{a5}, Baranchikov Yu.N.^{a6}

^a V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk 660036, Russia

^b “Inside-Proekt”, Krasnoyarsk, 660036, Russia

e-mail: ¹pasnat@ksc.krasn.ru, ²sawer_bettle@mail.ru, ³pertsovaya@mail.ru, ⁴efremenko2@mail.ru,

⁵aniskina_a@ksc.krasn.ru, ⁶baranchikov_yuri@yahoo.com

In laboratory and field experiments, the role of the fungus *Grosmannia aoshimae* – the specific fungal symbionts of the four eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* – in chemical communication of beetles within vector populations was investigated. The evidences of the attractiveness of volatiles produced by the *G. aoshimae* mycelium were obtained that affected adult vector beetles both at the stage of choosing trees for colonization and at the stage of determining the boring site during a direct contact with plant tissues. In addition, it was found that terpenes of Siberian fir (*Abies sibirica*) and volatiles produced by *Leptographium* mycoassociates of the black fir longhorn beetle (*Monochamus urussovii*) also demonstrated attractiveness during tree colonization by bark beetles. However, the influence of these substances on *P. proximus* beetles was less effective. It was supposed that semiochemicals produced by the *G. aoshimae* may be subdivided into two groups: 1) host monoterpenes chemically modified by the fungus; 2) volatiles produced *de novo* by mature mycelium that has reached the secondary biosynthesis phase. Volatiles of the first type may play a predominant role at the stage of primary selection and colonization of new trees during the mass flight of *P. proximus* beetles. Semiochemicals of the second type are important for the vector offspring, especially for young beetles to attract them for maturation feeding to the phloem areas colonized by the fungus, where the nitrogen content has increased and the concentration of host defensive substances has reduced. The importance of studying chemical communications between bark beetles, their fungal symbionts, and the host plant is noted, since this is necessary for developing methods for monitoring and control of xylophagous pest populations.

Key words: bark beetles, conifers, ophiostomatoid fungi, chemical signaling interactions.