

УДК 630.44

УСТОЙЧИВОСТЬ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ К ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ ПРИАНГАРЬЯ

Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: kuz.ksc@krasn.ru

Обобщены результаты исследований восприимчивости к грибным патогенам 84 климатипов сосны обыкновенной, произрастающих в географических культурах Приангарья. Показано развитие болезней, вызванных обыкновенным и снежным шютте, ценангиевым некрозом и грибами-ржавчинниками за 30-летний период. Выявлено, что при испытании одних и тех же климатипов на разных экологических фонах проявляется неодинаковая сопротивляемость к патогенам. На бедных сухих почвах (песчаная почва) географические культуры сосны подвержены обыкновенному и снежному шютте, ценангиевому некрозу, а на более богатых и влажных почвах (темно-серая лесная) выявлены грибы-ржавчинники (*Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. и *Peridermium pini* (Pers.) Lew. et Kleb.). Высокая толерантность к патогенам выявлена у северных климатипов сосны обыкновенной: подвидов «северная лапландская» и «сибирская» южно-таежной подзоны.

Results of studying resistance of 84 Scots pine climatypes, growing in provenance trial of the Priangarie region, to fungi pathogens have been generalized. Dynamics of diseases caused by pathogens shutte, cenangium necrosis, rust fungi has been shown during the 30-year period. It was revealed that dissimilar resistance to pathogens is shown at testing one and the same climatypes on different ecological background. Scots pine in provenance trial is subjected to common shutte, cenangium necrosis on poor dry soils (sand soil), but it is subjected to rusts (*Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. и *Peridermium pini* (Pers.) Lew. et Kleb.) on the more rich and moist soils (dark grey forest soil). A high tolerance to pathogens has been found in Scots pine northern climatypes: subspecies “northern lapponica” and “siberian” of the southern taiga subzone.

ВВЕДЕНИЕ

Сосна разного географического происхождения в экспериментах очень сильно различается по восприимчивости к патогенам. Высокую устойчивость к шютте (*Lophodermium pinastri* Chev. и *Phacidium infestans* Karst.) часто отмечают у потомств сосны северного, низкую – у потомств южного и юго-восточного происхождений [6-10; 12; 13; 17-20].

Грибы-ржавчинники (*Cronatium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. и *Peridermium pini* (Pers.) Lew. et Kleb.) являются наиболее опасными представителями рода *Cronatium*, вызывающими заболевание ветвей и стволов различных видов сосны, называемое пузырчатой ржавчиной или раком-серянкой. Анализ генетической изменчивости подтверждает, что эти ржавчинники относятся к одному виду [16]. Болезнь распространена в средневозрастных и припевающих сосновых древостоях на территории России, в странах Западной Европы и Северной Америке [1; 2; 4; 5; 19]. Ареал данного вида патогена совпадает с ареалом сосны обыкновенной. В России самое северное местонахождение этого патогена выявлено в Мурманской области на границе лесной зоны и лесотундры (между 69 и 70 град. с.ш.). Повсеместно встречается в северной и средней подзонах тайги [5-7]. Широко распространен этот патоген в Финляндии [14, 15].

В опытах, проведенных в Западной Европе и в России, выявлена разная устойчивость сосны к грибам – ржавчинникам, отмечается, что восприимчивость к поражению сосны пузырчатой ржавчиной

наследуется [11]. Одним из эффективных методов селекции сосны на устойчивость против этих патогенов является метод прямого отбора не подвергающихся заболеванию отдельных форм, индивидов и популяций. В этом плане удобным объектом являются географические культуры, представляющие одновозрастное внутривидовое разнообразие на однородном экологическом фоне и позволяющие выявить устойчивые особи и климатипы к патогенам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являются географические культуры сосны обыкновенной, созданные в 1976 году на песчаной (тип леса сосняк толокнянковый) и темно-серой лесной почвах (тип леса сосняк разнотравный) в Приангарье (Богучанский лесхоз Красноярского края). В географических культурах испытывается 84 климатических экотипа сосны обыкновенной (далее в тексте их называем климатипами), место происхождений которых находится от Скандинавского п-ва до Охотского моря (от 50°10' до 69°40' с.ш. и от 26°28' до 138°00' в.д.). В эксперименте климатипы представляют четыре подвида (географические расы) сосны обыкновенной [11]: сосна северная, или лапландская (*P. sylvestris* subsp. *lapponica* Fries); сосна обыкновенная лесная (*P. sylvestris* subsp. *sylvestris* L.); сосна сибирская (*P. sylvestris* subsp. *sibirica* Ledeb.); сосна кулундинская, или степная (*P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukaczew). Таксационные характеристики потомств сосны разного географического происхождения различаются между собой в пределах каждого экспериментального участка и существен-

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ № 07-04-00292 и № 06-04-48052.

но различаются между участками. В возрасте 30 лет средняя высота климатипов на песчаной почве варьирует от 2,9 до 6,6 м, на темно-серой лесной от 8,1 до 12,8 м. Средний диаметр - : на песчаной почве - от 2,9 до 8 см, на темно-серой лесной - от 8,1 до 18,7 см. В течение 30-летнего периода жизни потомства сосны перенесли несколько заболеваний. Идентификация этих заболеваний была проведена специалистом фитопатологом Института леса им В.Н. Сукачева Г.Н. Лебковой. В период развития каждого заболевания оценка жизненного состояния деревьев проводилась методом глазомерного учета степени повреждений почек, хвои, побегов, стволов у всех деревьев. Например, поврежденные деревья ценангиевым некрозом дифференцировались на три группы. К первой группе относились деревья со слабым повреждением хвои в кроне, которое выразилось пожелтением и покраснением до 30% хвои. Деревья второй группы характеризовались повреждением средней степени, покраснение наблюдалось у 50% хвои в кроне. У третьей группы деревьев с сильным повреждением наблюдалась элиминация хвои, достигающая 90%. У деревьев этой группы в последующие два года после окончания болезни отсутствовал прирост верхушечного и боковых побегов верхних мутовок. Небольшая часть таких деревьев поддерживала свое жизненное состояние за счет двух – трех нижних мутовок с зеленой здоровой хвоей.

Цель данной работы – обобщить результаты исследований восприимчивости сосны обыкновенной в географических культурах к патогенам для объективной селекции перспективных климатипов и уточнения лесосеменного районирования в регионе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первое заболевание, наблюдаемое у сосны разного географического происхождения, было вызвано обыкновенным шютте (*Lophodermium pinastri* Chev. в стадии *Leptostroma pinastri* Desm.) в двух-летнем возрасте на питомнике. У сеянцев вначале наблюдалось пожелтение, затем усыхание хвои и полная их элиминация. Интенсивность элиминации в географических посевах варьировала от 1 до 38%, у сеянцев контрольного варианта (богучанский климатип) составляла 4%. На второй год развития

болезни отпад сеянцев усилился и достигал 20% у контроля и 42% у потомств, место происхождения которых было значительно отдаленно от пункта испытания в западном и юго-западном направлениях. В основном к этой группе относились потомства сосны из центральных районов России (Московская, Владимирская, Тамбовская области), Урала и Поволжья (Саратовская и Свердловская области, Татарстан, Удмуртия, Башкортостан). Наибольший отпад сеянцев (до 85%), наблюдался у западных и южных потомств сосны (Гомельская, Ровенская, Киевская и Сумская области).

Второе сильное повреждение географических культур сосны было вызвано снежным шютте (*Phacidium infestans* Karst.) и наблюдалось в возрасте восьми лет на участке с песчаной почвой. В это время культуры на песчаной почве существенно уступали в росте культурам на темно-серой лесной почве. Пределы колебания средней высоты 8-летних потомств разных климатипов на песчаной почве составляли 28–70 см, на темно-серой лесной – 49–95 см. Характер повреждений снежным шютте был различным. У сильно поврежденных деревьев наблюдалось засыхание верхушечной почки и элиминация более 50% хвои в кроне. У деревьев со средней тяжестью повреждений элиминация хвои варьировала от 20 до 40%. У слабо поврежденных деревьев элиминация хвои не превышала 20%.

Наблюдения за динамикой заболевания снежным шютте показали, что степень и доля поврежденных деревьев в культурах зависит от географического происхождения сосны. Повреждение, охватившее от 50 до 100% деревьев в блоке, наблюдалось в основном у климатипов из центральных (Московская, Владимирская, Горьковская, Костромская, Брянская, Тамбовская, Воронежская, Пензенская, Рязанская области), западных районов ареала сосны (Латвия, Ровенская, Псковская, Гомельская области), южных (Сумская, Киевская, области), а также Казахстана (Семипалатинская область) и некоторых южных и лесостепных районов Сибири (Омская, Новосибирская области, Алтайский край, юг Красноярского края). Большая часть деревьев у этих климатипов характеризовалась сильным повреждением, выразившимся в элиминации верхушечной почки и более 60% хвои в кроне (табл.1).

Таблица 1 – Повреждение сосны обыкновенной в географических культурах снежным шютте

№ климатипа	Происхождение (лесхоз, область, край)	Всего деревьев по климатипу, шт.	Доля деревьев (%) с разной степенью повреждений хвои			Здоровые, %
			сильное (> 50%)	среднее (от 20 до 50 %)	слабое (до 20 %)	
1	2	3	4	5	6	7
1	Печенгский, Мурманская	219	0	0	25	75
2	Кандалакшский, Мурманская	218	1	10	7	82
3	Плесецкий, Архангельская	555	12	26	8	54
5	Пинежский, Архангельская	413	1	6	50	43
4	Тотемский, Вологодская	641	18	27	20	35
6	Чупинский, Карелия	595	9	17	57	17
7	Пряжинский, Карелия	647	41	37	18	4
8	Сортовальский, Карелия	436	21	18	27	34
9	Пудожский, Карелия	125	24	29	22	25
10	Великолукский, Псковская	33	50	20	23	7

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
11	Куровский, Московская	86	55	21	12	12
12	Ковровский, Владимирская	115	50	17	17	16
13	Городецкий, Нижегородская	900	48	18	14	20
14	Костромской, Костромская	1248	50	17	23	10
15	Гаваньский,, Брянская	17	100	0	0	0
16	Челнавский, Тамбовская	60	75	5	20	0
17	Воронежский, Воронежская	46	60	5	19	16
18	Никольский, Пензенская	1199	60	17	17	6
19	Зеленодольский, Татарстан	1564	34	22	24	20
20	Вольский, Саратовская	27	50	8	36	6
21	Мелекесский, Ульяновская	164	77	12	6	5
22	Камский, Татарстан	480	51	18	23	8
24	Воткинский, Удмуртия	1060	25	23	18	34
23	Слободской, Кировская	548	38	24	33	5
25	Дюртюлинский, Башкортостан	286	64	15	19	2
27	Белорецкий, Башкортостан	171	18	47	29	6
29	Ревдинский, Свердловская	680	40	26	32	2
31	Курганский, Курганская	506	24	26	12	38
26	Авзянский, Башкортостан	290	14	34	19	33
33	Сургутский, Тюменская	814	—	1	36	63
32	Заводоуковский, Тюменская	955	14	31	30	25
28	Бузулукский, Оренбургская	150	82	5	12	1
34	Тарский, Омская	619	28	45	14	13
35	Кыштовский, Новосибирская	1260	10	20	40	30
36	Сузунский, Новосибирская	942	19	33	25	23
37	Болотнинский, Новосибирская	952	10	38	31	21
39	Колпашевский, Томская	500	3	23	56	18
38	Гурьевский, Кемеровская	965	16	28	35	21
40	Ракитовский, Алтай	944	52	13	24	11
41	Чемальский, Алтай	831	49	24	3	9
42	Богучанский, Красноярский	3775	2	11	22	65
44	Абазинский, Красноярский	579	11	27	21	41
45	Минусинский, Красноярский	1876	18	26	25	31
43	Проспихинский, Красноярский	1089	1	17	22	60
46	С.-Енисейский, Красноярский	635	7	2	0	91
47	Енисейский, Красноярский	153	1	1	13	85
48	Балгазынский, Тыва	934	7	9	19	65
49	Усть-Кутский, Иркутская	606	3	11	—	86
50	Зиминский, Иркутская	869	6	20	28	46
51	Вихоревский, Иркутская	398	4	5	37	54
52	Катангский, Иркутская	588	1	2	26	71
53	Мамский, Иркутская	271	4	9	64	23
54	Заудинский, Бурятия	1054	2	7	49	42
55	Кяхтинский, Бурятия	1181	1	4	28	67
56	Могочинский, Читинская	731	0	2	16	82
57	Олекминский, Саха	360	0	0	9	91
58	Якутский, Саха	511	0	1	9	90
59	Свободненский, Амурская	1091	0	2	18	80
60	Урушинский, Амурская	1098	24	38	24	14
30	Тавдинский, Свердловская	1172	10	40	22	28
61	Аянский, Хабаровский	1210	0	1	5	94
62	Долонский, Семипалатинская	269	62	19	0	19
63	Корткеросский, Коми	437	2	4	6	88
83	Крестецкий, Крестецкая	136	9	1	15	72
64	Эльвасский, Эстония	471	26	15	15	44
65	Яунелгавский, Латвия	393	52	10	20	18
67	Ленинский, Гомельская	8	17	0	47	36
66	Дубровицкий, Ровенская	110	33	29	17	21
69	Свесский, Сумская	90	52	7	41	0
70	Солотчинский, Рязанская	136	14	31	17	38
71	Сурский, Ульяновская	660	25	9	40	26
72	Оханский, Пермская	516	5	20	65	10
73	Боровлянский, Алтай	500	54	17	19	10
74	Н.-Енисейский, Красноярский	354	0	1	12	87
75	Ачинский, Красноярский	300	3	19	47	31
76	Даурский, Красноярский	390	4	6	4	86
78	Канский, Красноярский	493	5	12	31	52
77	Ермаковский, Красноярский	389	4	6	18	72

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
79	Туруханский, Красноярский	83	0	0	20	80
82	Баргузинский, Бурятия	392	2	8	0	90
80	Нерчинский, Читинская	260	0	0	9	91
81	Читинский, Читинская	559	0	0	2	98

Устойчивыми к снежному шютте оказались в основном климатипы сосны Сибири и три климатипа с европейского севера. Более 80% здоровых деревьев отмечено у потомств сосны Красноярского края, Якутии, Иркутской и Читинской областей, а также Мурманской области и Коми.

Заболевание географических культур сосны снежным шютте сказалось на их сохранности и росте. В связи с элиминацией более 50% хвои и усыханием верхушечных почек центрального и боковых побегов у деревьев сосны не толерантных климатипов происходило замещение центрального побега за счет живого побега нижней мутовки. В дальнейшем растение приобретало кустистую форму. Такая форма ствола наблюдается на участке с типом леса сосняк толокнянковый (почва песчаная) у потомства сосны подвидов сосна обыкновенная из европейской части России и сосна кулундинская из ленточных и степных боров Казахстана и Южной Сибири.

В 23-25 - летнем возрасте (1997-99 гг.) в географических культурах, произрастающих на песчаной почве, было зафиксировано повреждение хвои, вызванное ценангиевым некрозом. Возбудителем этого заболевания являлся гриб *Cenangium abietis* (Pers.) Pehm.. Повреждение выражалось в пожелтении и покраснении хвои молодых побегов деревьев сосны. Таксационные характеристики в этом возрасте у климатипов на участке варьировали: средняя высота от 2,7 до 6,5 м, диаметр от 2,2 до 7,9 см.

Дифференцировка деревьев сосны обыкновенной по степени поврежденности хвои выявила климатипы с различной резистентностью к патогену. Лучшей резистентностью отличались климатипы из районов европейского севера (Карелия, Мурманская и Архангельская области) и Сибири (Красноярский край, Иркутская и Читинской области, Республика Саха). От 50 до 90% деревьев этих климатипов имели здоровую или слабо поврежденную хвою (рис. 1). К менее устойчивым климатипам, с сильной и средней степенью повреждения хвои, относились потомства сосны из Прибалтики, центральных районов России, ряда районов Поволжья и Урала, а также из южных районов Сибири. Доля пораженных деревьев, с сильной и средней степенью повреждения хвои, варьировала у них от 50 до 80%.

Самая низкая устойчивость характерна для потомств сосны из Пензенской, Воронежской, Сумской, Оренбургской, Владимирской областей. У этой группы климатипов наблюдался массовый характер (80-100% деревьев) повреждений хвои сильной и средней степени.

Таким образом, наиболее высокая резистентность к ценангиевому некрозу наблюдалась у потомств сосны обыкновенной подвидов «северная лапландская» и «сибирская» южно-таежной подзо-

ны. Низкая устойчивость к патогену характерна для потомств сосны подвидов – кулундинской, обыкновенной и сибирской из южных районов Сибири. Так как исследуемые 84 климатипа сосны обыкновенной находятся в одинаковых климатических и экологических условиях, то можно сделать вывод, что наблюдаемая дифференциация сосны по устойчивости к патогенам обусловлена генетическими особенностями, эволюционно закрепленными в потомстве в местах их происхождения.

В последние 15 лет в географических культурах на участке с темно-серой лесной почвой наблюдаются повреждения, вызванные грибами- ржавчинниками (*Cronatium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint u *Peridermium pini* (Pers.)Lew. et Kleb.). Следствием этих повреждений являются язвы на стволах деревьев. Локализация язв чаще наблюдается на высоте 0,5-1,0 м от поверхности почвы, реже их локализация достигает 1,5-2,0 м.

В эксперименте наблюдается четкое различие в резистентности потомств сосны обыкновенной разных климатипов к смоляному раку. Поражаются этим патогеном деревья различного роста и развития. Максимальное поражение деревьев этим патогеном у сосны в географических культурах составляет 10%, минимальное - 0,21%. У контрольного климатипа (Богучанский лесхоз Красноярского края) число поврежденных деревьев не превышает 1,0%. К климатипам с максимальной долей пораженных деревьев (от 4 до 10%) относятся потомства сосны из степных, лесостепных районов европейской части России, юга Урала, Казахстана и юга Сибири (челнавский, бузулукский, дюртюлинский, курганский, долонский, кяхтинский, ракицкий, минусинский). Меньшая встречаемость пораженных деревьев (1-4%) отмечается у климатипов из южно-таежной подзоны).

О приуроченности к лесорастительным условиям пузырчатой ржавчины сведения в литературе фрагментарны и разноречивы. По данным одних авторов массовое распространение гриба в молодых насаждениях сосны наблюдается лишь в неблагоприятных условиях произрастания, главным образом в сосняке лишайниковом. По данным других – ущерб от этого патогена отмечен в сосновых культурах, созданных в лесах с более богатыми условиями произрастания [7]. В нашем эксперименте это заболевание встречается только в более влажном и более богатом типе леса (сосняк разнотравный, почва темно-серая лесная). Поражаются грибами-ржавчинниками деревья различного роста и развития. С повышением возраста географических культур число поврежденных деревьев у нерезистентных к этому патогену климатипов, в основном из южных районов ареала сосны, увеличивается.

Для оценки сходства и различий климатипов к патогенам использовали кластерный анализ. Выде-

лено два больших кластера. Климатипы первого

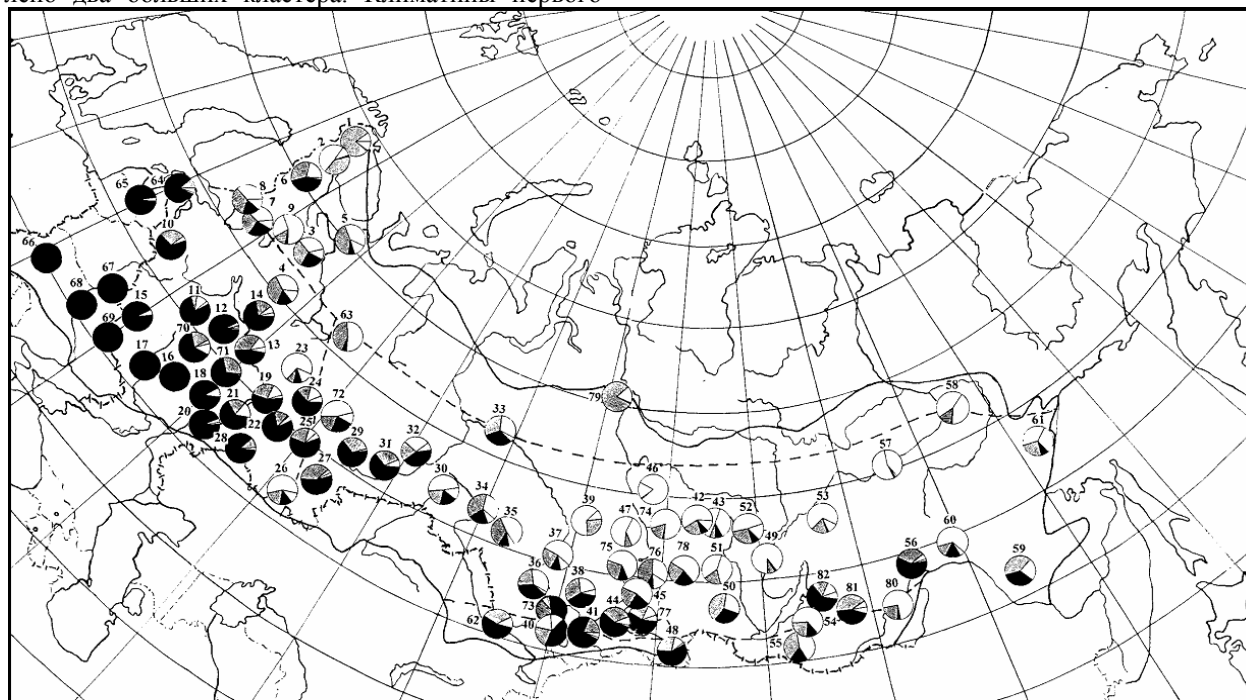


Рисунок 1 – Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к ценангиевому некрозу в географических культурах Богучанского лесхоза Красноярского края (1-82 – номера климатипов; черным цветом – сильное повреждение, серым – среднее, белым – слабое)

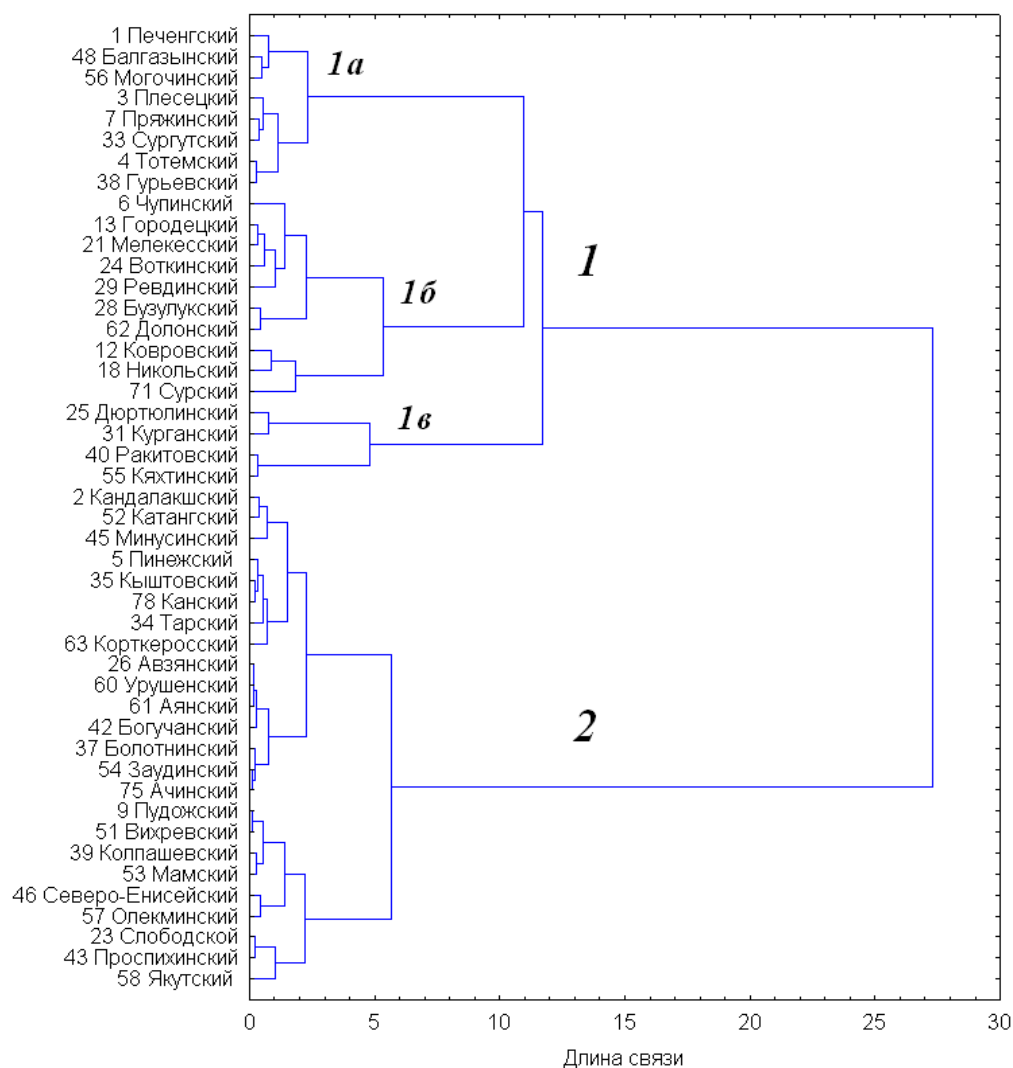


Рисунок 2 – Дендрограмма сходства климатипов сосны по устойчивости к патогенам (Номер климатипа совпадает с номером на карте-схеме (рис.1). Длина связи – евклидово расстояние)

кластера отличаются более низкой устойчивостью к патогенам. Представляют этот кластер в основном климатотипы сосны из центральных и южных регионов России, Поволжья и Урала. Три климатотипа с европейского севера (печенгский, плесецкий, пряжинский) выделены в группу «1а» с относительно большей устойчивостью к снежному шютте и грибам-ржавчинникам. Группу «1в» составляют климатотипы, у которых наблюдается наибольший процент пораженных деревьев всеми патогенами. Климатотипы второго кластера отличаются лучшей сопротивляемостью к наблюдаемым патогенам.

Этот кластер составляют климатотипы сосны подвидов сосна сибирская и сосна северная лапландская.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты оценки устойчивости 84 климатотипов сосны обыкновенной к грибным заболеваниям в пределах разных экспериментальных участков показывают генетическую неоднородность вида, обособленную влиянием эколого-климатических факторов мест происхождения. На разных экологических фонах в географических культурах у одних и тех же климатотипов сосны обыкновенной, проявляется неодинаковая устойчивость к патогенам. На бедных сухих почвах (тип леса сосняк толокнянковый, песчаная почва) географические культуры сосны подвержены обыкновенному и снежному шютте, ценангиевому некрозу, на более богатых и влажных почвах (темно-серая лесная, тип леса сосняк разнотравный) выявлены грибы-ржавчинники, возбудители смоляного рака (пузырчатая ржавчина или рак-серянка).

Известно, что в естественных сосняках фацидоз (*Phacidium infestans*) встречается начиная с северной границы леса. В северной подзоне тайги имеются благоприятные условия для развития и распространения патогенов. Их негативное действие усиливается с повышением широты местности, по мере ухудшения почвенно-климатических условий и усугубляется значительной продолжительностью зимнего периода с устойчивым снежным покровом. В географических культурах Приангарья у северных климатотипов сосны обыкновенной, подвидов северная лапландская и сибирская из южно-таежной подзоны выявлена более высокая устойчивость к патогенам. Можно предположить, что у потомств сосны северных популяций выработалась сопротивляемость к патогенам. У климатотипов сосны из западных, центральных и южных районов ареала, (подвидов кулундинская и обыкновенная) в местах их происхождения, не сформировалась резистентность к грибным заболеваниям, поэтому в пункте испытания (в условиях Приангарья) они являются более уязвимыми к патогенам.

Оценка устойчивости географических культур к грибным болезням характеризует выживаемость растений, этот показатель является одним из важных, на основании которого судят о целесообразности использования того или иного климатотипа в лесном хозяйстве региона. Поэтому при селекции перспективных климатотипов по стволковой продуктив-

ности необходимо строго учитывать их устойчивость к патогенам и тем самым более обоснованно решать вопросы о перемещении инорайонных семян, особенно с юга ареала.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Азбукина, З.М. Ржавчинные грибы Дальнего Востока / З.М. Азбукина. - М., 1974. - 527 с.
2. Азбукина, З.М. Распространение и значение ржавчинных грибов в лесных экосистемах российского Дальнего Востока / З.М. Азбукина // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. - Владивосток: Дальнаука. - 2001. - С. 186-188.
3. Ирошников, А.И. Дифференцированное поражение грибами-ржавчинниками потомства локальных популяций сосны обыкновенной в географических культурах / А.И. Ирошников // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. - Владивосток: Дальнаука, 2001. - С. 219-221.
4. Купревич, В.Ф. Флора споровых растений СССР. Т.4: Ржавчинные грибы. Вып. 1. Сем. Мелампсоровые / В.Ф. Купревич, В.Г. Траншель. - М.; Л., 1957. - 420 с.
5. Крутов, В.И. Пузырчатая ржавчина – болезнь сосновых молодняков на вырубках Севера / В.И. Крутов // Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР: Тез докл. - Петрозаводск, 1972. - С. 127-128.
6. Крутов, В.И. О паразитной микрофлоре искусственных фитоценозов сосны на вырубках Карельской АССР и Мурманской области / В.И. Крутов // Микология и фитопатология. - 1979. - Т.13. - Вып. 4 - С. 342-349.
7. Крутов, В.И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского севера СССР / В.И. Крутов. - Петрозаводск, 1989. - 206 с.
8. Пихельгас Э.И. Географические опытные культуры сосны обыкновенной в Эстонской ССР // Географические опыты в лесной селекции Прибалтики. - Рига: Зинатне. 1982. - С. 73-81.
9. Проказин, А.Е. Происхождение сеянцев сосны обыкновенной и устойчивость их к шютте А.Е. Проказин, Б.Н. Куракин // Лесное хозяйство. - 1983. - № 2. - с. 51-53.
10. Ромедер, Э. Генетика и селекция лесных пород / Э. Ромедер, Г. Шенбах. - М., 1962. - 267 с.
11. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин. - М.: Наука, 1964. - 190 с.
12. Björkman, E. Breeding for resistance to disease in forest trees (Cancer on conifers, foliage disease of forest trees) / E. Björkman // Unasylva. - 1964. - V.18. - № 73-74. - P. 73-76.
13. Björkman, E. Die Prüfung forstlicher Baumarten auf Resistenz gegen parasitäre Pilze / E. Björkman // Europ. J. Forest Pathol. - 1972. - 2. - № 4. - S. 229-237.
14. Buchwald, N. Lists of parasitical fungi and hosts of such fungi. Denmark, Finland, Norway, Sweden. 1. Pinus, Populus, Quercus / N. Buchwald et al // Medd. Norsk. Inst. Skogforsk. - 1961. - Dd.17. - Hf.1. - №59. - P. 1-36.
15. Cervinkova, H. Choroby lesnich drevin ve Finsku / H. Cervinkova // Lesnictví. - 1978. - 24. - №11. - P. 1007-1011.
16. Hantula, J. Analyses of genetic variation suggest that pine rusts *Cronartium flaccidum* and *Peridermium pini* belong to the same species / J. Hantula et al // Mycological Research. - 2002. - V.106. - P. 203-209.
17. Karlman, M. Damage to *Pinus contorta* in northern

- Sweden with special emphasis on pathogens / M. Karlman. - *Studia Forestalia Suecica*. - 1986. - №.176. - 42 pp.
18. Kujala, V. Über die Kleinpilze der Koniferen in finland (Ascomycetes, Fungi imperfecti, Uredinales) / V. Kujala // *Commun. Inst. Forest Fenn.* - 1950. - 38, 4. - P. 5-121.
19. Maloy, O.C. White pine blister rust control in North America: a case history / O.C. Maloy // *Annual Review of Phytopathology*. - V.35. - P. 87-109.
20. Martinsson, O. Testing Scots Pine for resistance to *Lophodermium Needle Cast* / O. Martinsson. - *Studia Forestalia Suecica*. - 1979. - №.150. - 63 pp.
21. Rummukainen, U. Lumikariste / U. Rummukainen // *Käytännön maamies*. - 1981. - №7. - S. 48-50.
-

Поступила в редакцию 21 февраля 2007 г.
Принята к печати 26 ноября 2007 г.