

5. National Ecological Network EECONET–Poland / Anna Liro (ed.). – Warsaw: Foundation IUCN Poland, 1995.
6. Opstal A.J.F.M. van. The Architecture of the Pan European Ecological Network: Suggestions from the Concept and Criteria. Wageningen, NL: IKCN. Rapport IKC Natuurbeheer. – 1999. – № 37.
7. The Slovak Approach to ecological networks / P. Sabo, M. Koreň, J. Šteffek [et al] // In: P. Novicki, G. Bennet, D. Middleton, e.a. (eds.) «Perspectives on ecological networks». ECNC publications series on Man and Nature. – 1996. – Vol.1 – P. 31–47.



УДК 57.086.83

И.П. Филиппова

АДВЕНТИВНОЕ ПОЧКООБРАЗОВАНИЕ У СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ НА СРЕДАХ С ЦИТОКИНИНАМИ*

В статье представлены результаты исследований по адвентивному почкообразованию у сибирских видов хвойных. Адвентивные почки получены у *Picea obovata*, *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris* на среде $\frac{1}{2}$ MS с цитокининами. Самое большое количество почек образовано на зрелых зародышах после индукции с 6-БАП в концентрации 2 мг/л в течение четырех недель. Почки деревьев имели слабый органогенный потенциал. Развитие адвентивных почек было достигнуто переносом эксплантов на среду без цитокининов.

Ключевые слова: *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, 6-бензиламинопурин (6-БАП), адвентивные почки.

I.P. Filippova

ADVENTIVE BUD FORMATION OF THE SIBERIAN CONIFEROUS SPECIES ON THE MEDIA WITH CYTOKININS

The research results of adventive bud formation of the Siberian coniferous species are given in the article. The adventive buds of *Picea obovata*, *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris* are received on the $\frac{1}{2}$ MS medium with cytokinins. The greatest number of buds is formed on the mature germs after induction with 6-BAP in concentration of 2 mg/l within four weeks. The tree buds had weak organogenic potential. Adventive bud development has been achieved by the explant transfer on the medium without cytokinins.

Key words: *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, 6-benzylaminopurine (6-BAP), adventitious buds.

Введение. Хвойные одни из самых экономически важных древесных видов в мире. Средний ежегодный прирост потребления древесины составляет около 2 %. Кроме того, леса имеют также и уникальную экологическую значимость [1]. Семеношение хвойных происходит с периодичностью 2–5 лет, при этом количество полнозернистых семян может составлять всего 3 % [2]. Такой современный метод, как культура тканей *in vitro*, может играть важную роль в программах лесовосстановления, как альтернатива семенному размножению. Поэтому сделано немало усилий в последние десятилетия, чтобы применить возможные для покрытосеменных методы *in vitro* к хвойным растениям.

Цель исследований. Получение адвентивного почкообразования эксплантов трех видов хвойных на средах с цитокининами.

Материалы и методы исследований. Почки деревьев, собранные в разные сроки, и зрелые зиготические зародыши *Picea obovata*, *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris* стерилизовали в 3% растворе «Белизна» и промывали три раза в стерильной воде. Культивировали на среде $\frac{1}{2}$ MS с добавлением цитокининов в течение 7, 14, 21 и 28 суток, затем переносили на среду без гормонов ($\frac{1}{2}$ MS-0) [3]. Культуры содержали при 16-часовом фотопериоде и температуре 23 ± 2 °C. Коэффициент размножения подсчитывался после индукционного периода +30 суток на среде $\frac{1}{2}$ MS-0, как количество адвентивных почек на эксплант.

Результаты исследований и их обсуждение. На первом этапе изучение способности к направленному органогенезу проводилось с использованием терминальных и латеральных почек ауксибластов взрослых деревьев лиственницы сибирской и ели сибирской на среде с цитокининами. В качестве контроля служили экспланты, посаженные на среду без регуляторов роста.

* Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 08-04-00613.

Размеры эксплантов почек ели сибирской и лиственницы сибирской, взятые с деревьев в октябре и феврале и посаженные на среду ½ MS с цитокининами и ½ MS-0, одинаковы и составляют в среднем 1,5 мм в длину и 2 мм – в ширину у основания. В мае почки начинают удлиняться и достигают 4 мм в длину. Анатомическое изучение эксплантов показало, что почки состоят из центральной паренхимной части, апикального купола и примордииев хвоинок. Листовые примордии в почке не показывают тканевой дифференциации, но характер будущих тканей можно определить по различиям в форме клеток. Анастомозирующие тяжи прокамбия, сформировавшиеся в оси почки по периферии от сердцевины, продолжаются в листовых примордиях. Самые дистальные примордии хвоинок более маленькие, чем проксимальные листовые примордии. В основании почки расположена корона. Дифференцированные ткани обнаружены только в короне. Боковые стороны короны состоят из прозенхимных клеток с группами трахеид, которые в почке переходят в прокамбий, встречаются также и смоляные ходы.

Почки ели и лиственницы, собранные в октябре или мае, на среде без гормонов (½ MS-0) начинают удлиняться после 10 суток в культуре. Через 5 недель из них развиваются одиночные побеги до 1 см длиной. На среде с цитокинином длина почек на этот период составляет всего 4–5 мм. После переноса эксплантов на среду ½ MS-0 еще через 5 недель было отмечено развитие единичных адVENTивных почек в верхушке эксплантов, которые в течение следующих пересадок медленно развивались в адVENTивные побеги. Почки, взятые от деревьев в феврале, в течение этого периода увеличились всего в два раза и не образовали адVENTивных почек. Хороший рост почек-эксплантов, взятых от исследуемых деревьев видов хвойных в октябре и мае, на среде ½ MS-0 был достигнут, по нашему мнению, потому, что материал не находился в состоянии глубокого покоя по сравнению с февралем.

Результаты экспериментов, представленные в табл. 1, показывают, что на коэффициент размножения из почек взрослых деревьев лиственницы сибирской и ели сибирской влияют сроки сбора почек и тип цитокинина. Наиболее эффективным оказался 6-БАП (2 мг/л), кинетин без 6-БАП не способствовал появлению органогенеза у данных эксплантов. Способность к реализации органогенеза *de novo* у почек двух видов зависит от сроков сбора эксплантов. Образцы, собранные в феврале, не имели органогенеза. Максимальный коэффициент размножения зарегистрирован для почек, взятых с деревьев в мае, и составляет в среднем 2,43 для лиственницы и 2,68 – для ели.

Таблица 1

Влияние сроков сбора терминальных и латеральных почек взрослых деревьев, концентрации и типа цитокинина на коэффициент размножения у *Larix sibirica* и *Picea obovata* (½ MS-0 – контроль)

Срок сбора почек	Концентрация и тип цитокинина	Коэффициент размножения	
		<i>Larix sibirica</i>	<i>Picea obovata</i>
Октябрь	2 мг/л 6-БАП	1,74	2,06
	2 мг/л кинетина	0	0
	1 мг/л 6-БАП и 1 мг/л кинетина	0,38	0,57
	Контроль	0	0
Февраль	2 мг/л 6-БАП	0	0
	2 мг/л кинетина	0	0
	1 мг/л 6-БАП и 1 мг/л кинетина	0	0
	Контроль	0	0
Май	2 мг/л 6-БАП	2,43	2,68
	2 мг/л кинетина	0	0
	1 мг/л 6-БАП и 1 мг/л кинетина	1,23	1,20
	Контроль	0	0

Анализ литературы показывает, что такой фактор, как время сбора почек деревьев, может влиять на способность эксплантов к органогенезу. Например, для *Pinus ponderosa* установлено, что почки от ветвей, взятые в октябре, формируют пазушные почки, тогда как экспланты, собранные в феврале, – нет [4]. Материал, собранный осенью от деревьев *Larix eurolepis*, оказался предпочтительнее по сравнению с другими сроками [5]. АдVENTивные почки индуцировались на покоящихся почках *Picea abies*, собранных в любое время от ранней осени до распускания почек весной [6].

Коэффициент размножения для 20-летних деревьев *Picea sitchensis* составил всего в среднем 1,92, а для 30-летних – снизился до 0,55 [7], для 20-летних деревьев *Pinus caribaea* и *Pinus kesiya* – 3,0 [8]. К сожалению, в некоторых работах не указывается коэффициент размножения для эксплантов, взятых от взрослых деревьев, а только процент органогенных эксплантов. Например, для 11–15-летних деревьев *Pinus eldarica* количество эксплантов, способных к реализации органогенеза, составило 5,3 % [9], для 29–34-летних де-

ревьев *Pinus ponderosa* – 60 % [4], 20–25-летних деревьев *Pinus pinea* – 59 % [10], 40-летних деревьев *Pinus sylvestris* – 5 % [11]. В случае с *Pinus radiata* использовали апикальные меристемы 3- и 7-летних деревьев с 2–3 листовыми примордиями. Из каждой меристемы было получено одно растенчице, при этом эффективность эксперимента составила около 50 % [12].

Таким образом, полученные нами данные подтверждают выводы других исследователей о том, что экспланты, взятые от деревьев хвойных, обладают слабым регенерационным потенциалом в культуре *in vitro*.

Кроме того, недавними исследованиями на *Picea sitchensis* показано, что органогенный потенциал потерян уже у 6-летних деревьев, и даже использование спящих почек не сможет преодолеть эту проблему [7]. Дело в том, что с увеличением возраста у растений исчезают ювенильные признаки. Например, показаны отличия между ювенильными и взрослыми особями *Pinus sylvestris* в составе изоферментов цитокининоксидазы [13] и *P. radiata* в соотношении типов эндогенных цитокининов. Так, взрослые деревья продуцируют больше цитокининов зеатин-типа, а ювенильные – изопентиладенин-типа [14].

Еще одним из факторов, изученных на биохимическом уровне, является повышенное содержание полиаминов в тканях взрослых деревьев хвойных [15]. На амаранте и арабидопсисе показано, что полиамины препятствуют проявлению эффектов цитокининов [16]. Как в листьях, так и в меристемах *Hedera helix* двух возрастных фаз, наблюдаются количественные различия в содержании отдельных белков. В тканях листа обнаружен белок с молекулярной массой 61,6 кД, характерный для ювенильной фазы плюща. Листья растений, находящиеся в зрелом состоянии, этот белок не содержат [17]. У *Sequoiaadendron giganteum* обнаружен мембранный белок 61 кД, специфический для ювенильных меристем [18]. Для *Nicotiniana tabacum* также найдено два белка, связанных с ювенильным состоянием [19].

Следующая группа экспериментов по получению адвентивного почкообразования была сделана с использованием зрелых зиготических зародышей хвойных. Зиготические зародыши имеют ряд определенных преимуществ. Сравнение формирования адвентивных побегов на различных ювенильных эксплантах *Picea engelmannii* показало, что эмбриональные экспланты лучше всего подходят для экспериментальных исследований эффектов различных факторов на морфогенез, потому что они доступны и имеют высокую органогенную активность [20]. Клетки зародышей относительно не дифференцированы и менее детерминированы и по-видимому более легко могут быть перенаправлены к органогенной активности. Использование зародышей также помогает поддерживать однородную физиологическую стадию у растительного материала [6].

Результаты, представленные в табл. 2, показывают, что повышение уровня 6-БАП в среде с 1 мг/л в два раза увеличивает индукцию адвентивных почек на зрелых зародышах у трех исследуемых видов хвойных, а концентрация 3 мг/л является избыточной, поскольку количество адвентивных почек снижается (ель) или существенно не отличается от предыдущей концентрации (сосна и лиственница). Однако способность к органогенезу различна между исследуемыми видами. Наибольшей органогенной активностью отличаются экспланты ели сибирской, а наименьшей – сосны обыкновенной, полученный коэффициент размножения при концентрации 2 мг/л 6-БАП составляет соответственно 15,20 и 2,33.

Таблица 2

Влияние концентрации 6-БАП на коэффициент размножения у зиготических зародышей *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* (индукционный период 28 сут. на среде ½ MS+6-БАП)

Вид	Концентрация 6-БАП, мг/л	Коэффициент размножения
<i>Picea obovata</i>	1	9,71 ± 1,80
<i>P. obovata</i>	2	15,20 ± 1,20
<i>P. obovata</i>	3	9,00 ± 0,68
<i>Pinus sylvestris</i>	1	0,74 ± 0,16
<i>P. sylvestris</i>	2	2,33 ± 0,46
<i>P. sylvestris</i>	3	1,35 ± 0,79
<i>Larix sibirica</i>	1	1,85 ± 0,39
<i>L. sibirica</i>	2	3,01 ± 0,23
<i>L. sibirica</i>	3	2,83 ± 0,75

На количество образовавшихся адвентивных почек воздействует не только количество 6-БАП в среде, но и продолжительность индукционного периода на среде с этим фитогормоном (табл. 3).

Таблица 3

Влияние продолжительности индукционного периода на среде ½ MS с 6-БАП 2 мг/л на коэффициент размножения для зиготических зародышей *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica*

Вид	Продолжительность индукционного периода, сут.		
	7	14	21
<i>Picea obovata</i>	0,53 ± 0,30	6,61 ± 0,27	12,73 ± 0,40
<i>Pinus sylvestris</i>	0	1,25 ± 0,17	1,26 ± 0,19
<i>Larix sibirica</i>	0	0,32 ± 0,21	3,52 ± 0,31

Экспозиция на гормональной среде в течение недели не влияет (сосна и лиственница) или влияет очень слабо (ель) на индукцию органогенеза у зиготических зародышей. Увеличение индукционного периода до 14 и 21 суток способствует повышению образования почек *de novo* у всех трех видов (см. табл. 3) и достигает максимально зарегистрированных величин, когда продолжительность экспозиции на среде с цитокининами составляет 28 суток (см. табл. 2).

Изучение влияния кинетина на органогенез у трех видов хвойных показывает, что этот фитогормон менее эффективен по сравнению с 6-БАП при всех исследуемых концентрациях. Так, для зиготических зародышах ели сибирской максимальный коэффициент размножения составляет при 2 мг/л кинетина в среднем всего 5,20, для сосны и лиственницы соответственно 1,80 и 2,69 (табл. 4).

Таблица 4

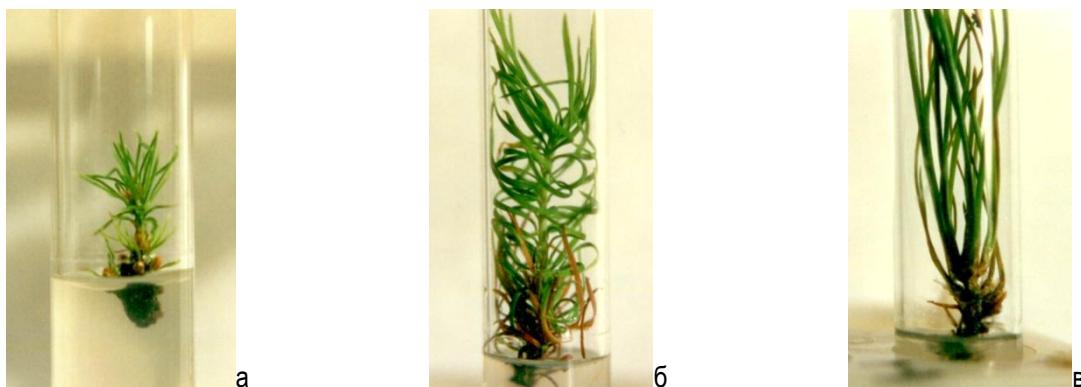
Влияние концентрации кинетина в среде ½ MS на коэффициент размножения для зиготических зародышей *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* (28 суток на среде)

Вид	Концентрация кинетина, мг/л	Коэффициент размножения
<i>Picea obovata</i>	1	2,67 ± 1,17
<i>P. obovata</i>	2	5,20 ± 0,14
<i>P. obovata</i>	3	3,20 ± 0,28
<i>Pinus sylvestris</i>	1	1,22 ± 0,25
<i>P. sylvestris</i>	2	1,80 ± 0,55
<i>P. sylvestris</i>	3	1,32 ± 0,26
<i>Larix sibirica</i>	1	1,71 ± 0,74
<i>L. sibirica</i>	2	2,69 ± 0,55
<i>L. sibirica</i>	3	2,40 ± 0,49

Полученные нами данные согласуются с наблюдениями других исследователей о том, что самым эффективным цитокинином является 6-БАП. Другие цитокинины, такие, как кинетин, зеатин и 2-изопентиладенин, дают более низкие уровни органогенеза [20–21].

Удлинение адвентивных побегов ели, лиственницы и сосны произошло в ходе последовательных пересадок эксплантов на среду ½ MS-0 (рис.). Для этого при необходимости материнские экспланты с адвентивными почками разрезали на 2–3 части и переносили на свежую среду, сохраняя ориентацию. У ели из группы почек *de novo* чаще развиваются один-два лидирующих адвентивных побега (рис., а). Для снятия апикального доминирования эти побеги пересаживали отдельно, что позволяло перейти к удлинению следующим адвентивным почкам.

Для зародышей *Pinus banksiana* коэффициент размножения составил 6 почек на экспланта [22]. У *Pinus cembra* получено до 16 почек на зародыш [23], а у *Pinus taeda* – от 8 до 27 адвентивных почек на экспланта в зависимости от генотипа [24]. Таким образом, необходимы дальнейшие исследования для увеличения коэффициента размножения *in vitro* у исследуемых трех сибирских видов хвойных.



Развитие побегов на среде $\frac{1}{2}$ MS-0 из адвентивных почек, полученных на зародышах хвойных под действием цитокинина ($\frac{1}{2}$ MS + 2 мг/л 6-БАП): а – ель сибирская (80 сут.); б – лиственница сибирская (180 сут.); в – сосна обыкновенная (180 сут.)

Заключение. В результате проведенных экспериментов получено адвентивное почкообразование на эксплантах *Picea obovata*, *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris*. Почки деревьев этих видов обладают слабым органогенным потенциалом (коэффициент размножения – 0–2,68 в зависимости от вида и сроков сбора). Для зиготических зародышей полученный коэффициент размножения *in vitro* (0,74–15,20) зависит от вида растения, типа и концентрации цитокининов, а также времени индукции органогенеза на среде с фитогормонами. Самое большое количество почек образовано на зрелых зародышах после индукции с 6-БАП в концентрации 2 мг/л в течение четырех недель. Развитие адвентивных почек в побеги было достигнуто переносом эксплантов на среду без цитокининов.

Литература

1. Шестибратов К.А., Лебедев В.Г., Мирошников А.И. Лесная биотехнология: методы, технологии, перспективы // Биотехнология. – 2008. – № 5. – С. 3–22.
2. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Семенная продуктивность макростробилов и качество семян пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах // Экология. – 1996. – Т. 27. – № 6. – С. 35–42.
3. Биотехнология растений: культура клеток: пер. с англ. В.И. Негрука. – М.: Агропромиздат, 1989. – 280 с.
4. Lin Y., Wagner M.R. *In vitro* formation of axillary buds by immature shoots of Ponderosa pine // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. – 1991. – Vol. 26. – P. 161–166.
5. Ewald D. Advances in tissue culture of adult larch // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. – 1998. – Vol. 34. – P. 325–330.
6. Arnold von S., Eriksson T. Norway Spruce (*Picea abies* L.) // Biotechnology and agriculture. Trees. – 1985. – Vol. 3. – P. 291–310.
7. Selby C., Watson S., Harvey B.M.R. Morphogenesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) bud cultures – tree maturation and explants from epicormic shoots // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. – 2005. – Vol. 83. – P. 279–285.
8. Bud break and multiple shoot formation from tissues of mature trees of *Pinus caribaea* and *Pinus kesiya* / R.S. Nadgauda, N.N. Nagarwala, V.A. Parasharam [et al] // In Vitro Cell. Dev. Biol. – 1993. – Vol. 29. – P. 131–134.
9. Gladfelter H.J., Phillips G.C. De novo shoot organogenesis of *Pinus eldarica* Medw. *in vitro* I. Reproducible regeneration from long-term callus cultures // Plant Cell Rep. – 1987. – Vol. 6. – P. 163–166.
10. Micropropagation of adult Stone Pine (*Pinus pinea* L.) / M. Cortizo, N. Diego de, P. Moncalean [et al] // Trees. – 2009. – Vol. 23. – P. 835–842.
11. Hohtola A. Seasonal changes in explant viability and contamination of tissue cultures from mature Scots pine // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. – 1988. – Vol. 15. – P. 211–222.
12. Regeneration of whole plants from apical meristems of *Pinus radiata* / D. Prehn, C. Serrano, A. Mercado [et al] // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. – 2003. – Vol. 73. – P. 91–94.
13. Centeno M.L., Frebort I. Developmental stage as a possible factor affecting cytokinin content and cytokinin dehydrogenase activity in *Pinus sylvestris* / A.E. Valdes, P. Galuszka, B. Fernández [et al] // Biol. Plant. – 2007. – Vol. 51. – P. 193–197.
14. Valdes A.E., Fernandez B., Centeno M.L. Alterations in endogenous levels of cytokinins following grafting of *Pinus radiata* support ratio of cytokinins as an index of ageing and vigour // J. Plant Physiol. – 2003. – Vol. 160. – P. 1407–1410.

15. Fraga M.F., Canal M.J., Rodriguez R. *In vitro* morphogenic potential of differently aged *Pinus radiata* trees correlates with polyamines and DNA methylation levels // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. – 2002. – Vol. 70. – P. 139–145.
16. Ракова Н.Ю., Романов Г.А. Полиамины препятствуют проявлению первичных эффектов цитокининов // Физиология растений. – 2005. – Т. 52. – № 1. – С. 59–67.
17. Корнеева Т.В., Катаева Н.В. Особенности белкового состава меристем и листьев *Hedera helix* L. двух возрастных фаз // Физиология растений. – 1994. – Т. 41. – № 6. – С. 832–837.
18. Bon M.S. J-16: an apex protein associated with juvenility of *Sequoiaadendron giganteum* // Tree Physiol. – 1988. – Vol. 4. – P. 381–387.
19. Финогина Н.П., Баеврина Т.В., Чайлхян М.Х. Содержание белков-антигенов у *Nicotiana tabacum* var. *trapezoid* в связи с вегетативным и репродуктивным морфогенезом // Физиология растений. – 1987. – Т. 34. – № 1. – С. 80–88.
20. Patel K.R., Thorpe A.T. *In vitro* regeneration of plantlets from embryonic and seedling explants of Engelmann spruce // Tree Physiol. – 1986. – Vol. 1. – P. 289–301.
21. Mathur G., Nadgaua R. *In vitro* plantlet regeneration from mature zygotic embryos of *Pinus wallichiana* A.B. Jacks // Plant Cell Rep. – 1999. – Vol. 19. – P. 74–80.
22. Harry I.S., Thorpe T.A. Regeneration of plantlets through organogenesis from matures embryos of jack pine // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. – 1994. – Vol. 37. – № 2. – P. 159–164.
23. Factors affecting in vitro adventitious bud induction from excised embryos of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) / M. Lambardi, M. Capuana, L. Sozzi [at el] // For. Genet. – 1995. – Vol. 2. – № 1. – P. 46–57.
24. Tang W., Guo Z. *In vitro* propagation of loblolly pine via direct somatic organogenesis from mature cotyledons and hypocotyls // Plant Growth Regulation. – 2001. – Vol. 33. – P. 25–31.



УДК (630.443.3+595.7):582.475.4

И.Е. Сафонова, Е.Н. Пальникова

СВЯЗЬ МЕЖДУ БОЛЬШИМ СОСНОВЫМ ДОЛГОНОСИКОМ И БИАТОРЕЛЛОВЫМ РАКОМ В СОСНОВЫХ МОЛОДНЯКАХ КРАСНОЯРСКОГО ПРИАНГАРЬЯ

В статье приведены результаты исследований, посвященных изучению влияния повреждений, наносимых большим сосновым долгоносиком при дополнительном питании, на инфицирование молодых сосен биаторелловым раком в различных экологических условиях.

Ключевые слова: дополнительное питание долгоносиков, распространенность, биаторелловый рак, сосновые молодняки, инфицирование, вырубки, материнский полог.

I.E. Safronova, E.N. Palnikova

CORRELATION BETWEEN BIG PINE WEEVIL AND BIATORELLA CANKER IN THE KRASNOYARSK PRIANGARYE PINE SAPLINGS

The results of research devoted to studying influence of the damages put by a big pine weevil in the process of additional diet on pine sapling infestation by the biatorella canker in various ecological conditions are given in the article.

Key words: weevil additional diet, prevalence, biatorella canker, pine saplings, infestation, deforestation, maternal crown layer.

Введение. В лесах Красноярского Приангарья уже ни одно десятилетие интенсивно проводится заготовка древесины сосны. В условиях экономической нестабильности искусственное восстановление лесов не всегда представляется возможным. Поэтому необходимо уделять пристальное внимание естественному лесовозобновлению. Однако процессы лесовозобновления затрудняются рядом серьезных заболеваний молодых сосен, одним из которых является биаторелловый рак. Заражению раком, по утверждению авторов немногочисленных работ [1–2; 4; 9], способствуют такие энтомовредители, как побеговьюн-смолёвщик, большой сосновый долгоносик и жуки р. *Pissodes*. Наносимые ими повреждения служат воротами для инфекции, а сами насекомые являются переносчиками спор гриба *Biatorella difformis* (Fres.) Rehm.