ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Том 4

Институт леса

Russian Federal Agency for Scientific Organizations
Russian Academy of Sciences
Research Council on Forest
Forest Science Institute of RAS
Karelian Research Centre of RAS
Forest Research Institute

FUNGAL COMMUNITIES IN FOREST ECOSYSTEMS

Volume 4

Moscow – Petrozavodsk
2014

Федеральное агентство научных организаций России
Российская академия наук
Научный совет РАН по лесу
Институт лесоведения РАН
Карельский научный центр РАН
Институт леса

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Том 4

Москва – Петрозаводск
2014

УДК 630*443
ББК 44
Г82

Ответственные редакторы:
доктор биологических наук **В. Г. Стороженко**
кандидат биологических наук **А. В. Руоколайнен**

Г82 **Грибные сообщества лесных экосистем** / Под ред. В. Г. Стороженко, А. В. Руоколайнен. Том 4. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 145 с.

ISBN 978-5-9274-0645-6

В сборнике представлены оригинальные статьи ведущих специалистов фитопатологов и микологов ряда научных центров России и Беларуси. Выносятся на обсуждение некоторые положения по оптимизации терминологии в определении пищевой специализации грибов. Приводятся сведения о впервые обнаруженном в Сибири очаговом распространении *Armillaria mellea* s.l. в кедровниках Саяна, о массовом усыхании самшита в Сочинском национальном парке и массовом усыхании сосны в Беларуси, об отличиях микобиоты на островных и материковых территориях Архангельской области, о составе агарикоидных базидиомицетов в сосняках Пермского края, о таксономическом составе макромицетов национального парка «Водлозерский», о разнообразии и распространении микроскопических грибов в Центральном лесном государственном заповеднике, о влиянии дереворазрушающих грибов на выход товарной продукции в лесах различных формаций Ульяновской области.

Fungal Communities in Forest Ecosystems / Eds. V. G. Storozhenko, A. V. Ruokolainen. Vol. 4. Moscow; Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS, 2014. 145 p.

The publication presents original articles by leading experts in phytopatology and mycology from several scientific centers of Russia and Belarus. It offers for discussion some provisions to optimize terminology in fungi digestion priorities. In particular, data are provided on the first ever discovered in Siberia focal expansion of *Armillaria mellea* s.l. in the Sayan Mountains cedar forests, on massive dieback of boxwood in Sochinsky National Park and massive die-back of pine in Belarus, on differences between insular and mainland fungal biota in the Archangelsk Region, on the structure of agaricoid basidiomycetes in pine forests of the Perm Region, on the taxonomic composition of macrofungi in the Vodlozersky National Park, on the diversity of microscopic fungi in the Central Forest Strict Nature Reserve, on the effect of wood-decay fungi on tradeable timber output from forests of different plant formations in the Ul'yanovsk Region.

Авторы:
Н. О. Азовская, В. С. Боталов, Г. А. Волченкова, О. Н. Ежов, В. А. Засадная, В. Б. Звягинцев, Л. Г. Исаева, Г. Б. Колганихина, А. В. Кураков, И. Н. Павлов, Л. Г. Переведенцева, О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен, Т. А. Семенова, В. Г. Стороженко, Б. П. Чураков, Р. А. Чураков, В. А. Ярмолович

УДК 630* 443
ББК 44

ISBN 978-5-9274-0645-6

ВВЕДЕНИЕ

Настоящим изданием продолжается выпуск сборников наиболее интересных статей группы авторов – участников традиционных международных конференций «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». Очередная IX-я конференция, посвященная памяти Н. И. Федорова, состоится в октябре 2015 г. в г. Минске (Республика Беларусь).

Грибной консорт в лесных экосистемах составляет одно из важнейших звеньев в цепи круговорота вещества и энергии, который отвечает за разложение накапливаемой автотрофами биомассы. Сопутствующие функции этой основной задачи грибов многообразны, разносторонни как в осуществлении внутрибиогеоценотических потребностей лесных экосистем, так и в приложении к практическим хозяйственным потребностям человека. Среди огромного числа грибов, обитающих в лесу, особую группу составляют виды, вызывающие усыхание деревьев, формирующие очаговое поражение и распад древостоев. К ним относятся некоторые дереворазрушающие грибы, распространению которых посвящено большинство статей в настоящем сборнике. Очень интересные сведения получит читатель о впервые обнаруженном в Сибири очаговом распространении опенка в кедровниках Саяна, о массовом усыхании самшита в Сочинском национальном парке и о массовом усыхании сосны в Республике Беларусь, о составе агарикоидных базидиомицетов в сосняках Пермского края, о таксономическом составе макромицетов НП «Водлозерский», о разнообразии и распространении микроскопических грибов в Центральном лесном государственном заповеднике, о влиянии дереворазрушающих грибов на выход товарной продукции в Ульяновской области. Выносятся на обсуждение некоторые положения по оптимизации терминологии в определении пищевой специализации грибов.

В сборнике принимают участие ведущие специалисты из учебных и академических учреждений, расположенных в различных регионах России и Республики Беларусь, в которых ведутся исследования по наиболее актуальным проблемам участия грибного консорта в жизни леса и лесного хозяйства регионов.

Состав сборника формируют статьи от Института лесоведения РАН В. Г. Стороженко, В. А. Засадная, Г. Б. Колганихина, от Института леса Карельского НЦ РАН О. О. Предтеченская и А. В. Руоколайнен, от Института экологических проблем Севера УрО РАН О. Н. Ежов, от Белорусского государственного технологического университета В. Б. Звягинцев, Г. А. Волченкова, В. А. Ярмолович и Н. О. Азовская, от Института проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН Л. Г. Исаева, от Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН И. Н. Павлов, от Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН Т. А. Семенова и от Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова А. В. Кураков, от Пермского государственного университета Л. Г. Переведенцева и В. С. Боталов, от Ульяновского государственного университета Б. П. Чураков и Р. А. Чураков.

I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

О ТЕРМИНОЛОГИИ В ОПРЕДЕЛЕНИИ ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ГРИБОВ

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН, lesoved@mail.ru

В лесной фитопатологии и особенно в микологии пищевая специализация грибов рассматривается как одна из наиболее важных экологических и биологических характеристик грибов. Эволюционная многомиллионнолетняя динамика развития планеты определила эту группу организмов в качестве гетеротрофной компоненты биосферы с глобальной функцией разложения накапливаемой автотрофами биомассы на разных этапах ее жизненного и послежизненного периода. Широчайший спектр возможностей в пищевой специализации грибов в свою очередь определяется задачами поддержания в лесных экосистемах баланса биомассы, который необходим для устойчивого развития лесных сообществ. Грибы, как известно, в вертикальной и горизонтальной проекциях лесного биогеоценоза способны поселяться на всех уровнях древесного полога леса – от верхних ярусов ассимиляционного аппарата крон деревьев до их корневых систем и на тканях разной степени жизненной активности – от очень активных (листья, луб, камбий) до малоактивных (ядро ствола) и отмерших (усохшие части стоящих в древостое деревьев, древесном опаде и отпаде). Значительная часть видов грибов может функционировать как на живом, так и на мертвом субстрате или на границе живого и мертвого субстрата. Особое место в грибном консорте лесного биогеоценоза занимают микоризообразующие грибы корневого горизонта леса. Таким образом, выбор объектов для питания грибов обширен и по этому признаку они разделяются на несколько групп, в которые объединяются грибы, предпочитающие поселяться и функционировать на том или ином субстрате. Классификации грибов по пищевой специализации в общем известны и широко используются в практической фитопатологии и микологии. О других научных дисциплинах, в которых используются термины пищевой специализации организмов, мы умалчиваем.

Несмотря на то, что термины, определяющие пищевую специализацию грибов, широко известны, в специальной литературе, связанной с этим направлением, в печатных изданиях и устных выступлениях на различных форумах можно прочесть и услышать совершенно разные толкования одного и того же явления, связанного с пищевыми предпочтениями различных видов грибов. В этом кратком сообщении мы попытались привести в логический порядок уже существующую систему грибов по их пищевой специализации.

Вполне возможно, что предлагаемые уточнения будут неоднозначно восприняты многими микологами и фитопатологами, поэтому мы выносим наши предложения на обсуждение.

Общеизвестная классификационная схема пищевой специализации грибов имеет следующее строение:

облигатные паразиты – грибы, поселяющиеся и функционирующие только на живом субстрате и не способные внедряться в мертвый субстрат. К ним можно отнести многие ржавчинные, несовершенные, сумчатые грибы, вызывающие повреждения листьев, хвои, некрозно-раковые болезни различных органов деревьев. К этой группе грибов применим термин *облигатные биотрофы* (см. ниже);

факультативные сапротрофы – грибы, предпочитающие для поселения и функционирования живые органы растений, но способные определенное время функционировать на мертвом субстрате, иногда довольно долгий период времени. К ним можно отнести многие дереворазрушающие грибы, вызывающие гнилевые болезни стволов

и корней деревьев, некоторые из них способны к очаговому распространению и выступают как регуляторы структур биогеоценозов. К этой группе грибов применим термин *факультативные ксилотрофы*;

факультативные паразиты – грибы, предпочитающие для поселения и функционирования мертвый субстрат (деревья старого сухостоя, валежные стволы, заготовленную древесину, пиломатериалы и т. д.), но способные при определенных условиях поселяться и некоторое время функционировать на живом субстрате. Многие дереворазрушающие грибы, вызывающие разложение древесины древесного отпада. К этой группе грибов применим термин *факультативные биотрофы*;

сапротрофы – грибы, поселяющиеся и функционирующие только на мертвом субстрате. Большая группа дереворазрушающих грибов, осуществляющих разложение основного объема биомассы лесного биогеоценоза. К этой группе грибов применим термин *ксилотрофы*.

симбиотрофы – грибы, контактирующие с корневыми системами растений, образующие эндо- и эктомикоризу, с одной стороны, получающие необходимые вещества от растений, с другой стороны, увеличивающие площадь питания самого растения.

Казалось бы, приведенная классификация включает в себя все варианты пищевой специализации грибов лесных сообществ. Тем не менее существуют и другие термины, связанные с определением принадлежности грибов к определенной пищевой специализации. Так, в кругу микологов и фитопатологов закрепилось употребление термина «ксилотрофы» по отношению ко всем грибам, обитающим на древесном субстрате независимо от его жизненного состояния. К группе ксилотрофов относят, например, и дереворазрушающий гриб *Heterobasidion annosum*, который по пищевой специализации близок к факультативным сапротрофам, и *Fomitopsis pinicola*, относящийся к сапротрофам, но в редких случаях поражающий живые деревья или поселяющийся на стыке здоровой и мертвой древесины, и, например, *Auricularia mesenterica* или *Leucogyrophana mollusca*, поселяющиеся только на мертвом субстрате.

Если строго придерживаться коренного значения термина «ксилотроф» в переводе с греческого языка, то, на наш взгляд, по отношению к факультативным сапротрофам этот термин не может быть применим по следующим соображениям. В переводе с греческого *xylon* – срубленное дерево, древесина как материал, т. е. мертвый субстрат. В нашем понимании это древесный отпад, валеж, заготовленная древесина, материалы из древесины и т. д. Но никак не живые деревья и их органы. Далее. В переводе с того же греческого *trophe* – питание, следовательно, если уж пользоваться точным переводом с греческого, то грибы с таким окончанием относятся к группе живых организмов, способных осуществлять процесс питания. Соединяя оба слова в одно, мы получаем термин, по которому грибы, относящиеся к ксилотрофам, должны питаться мертвой древесиной. В обсуждениях по правомерности применения термина «ксилотрофы» к живым деревьям не раз приходилось слышать оправдательные доводы, заключающиеся в том, что у деревьев заболонную часть ствола, выделяемую как «сердцевина», можно считать мертвой древесиной, так как она содержит много механической ткани в виде либриформа, сложенного толстостенными, затилованными клетками, несущими функцию механического каркаса. При этом не делается различий между отдельными как лиственными, так и хвойными породами. Но, во-первых, либриформ не мертвая ткань, а сердцевина не мертвая часть дерева. У многих пород заболонная часть ствола не имеет четко выраженной сердцевины или имеет ее не во весь период жизни растения. Во-вторых, у хвойных пород либриформ отсутствует и уже по этому признаку сердцевина у них не может быть мертвой. Заболонная часть у них может иметь ядро, отличающееся от остальной заболони более темным цветом и состоящее из затилованных более толстостенных клеток. Конечно, активность этой части древесины дерева значительно меньше, чем камбия и луба (флоэмы). Она практически потеряла активность, но она «встроена» в живую структуру ствола дерева, выполняет важную роль в его структуре, сохраняя механическую прочность всей конструкции ствола. В таком случае, почему бы нам в качестве довода применения термина «ксилотрофы» ко всем грибам, ассоциированным со стволами деревьев, не приводить кору, которая также является мертвой его частью.

С другой стороны, грибы, предпочитающие поселяться и функционировать на живом субстрате, вполне отвечают определению «биотрофы»: *bios* – в переводе с того же греческого жизнь, живой. Значит биотрофы – это грибы, способные

поселяться на живых организмах или их органах и питаться содержимым их клеток.

Принимая во внимание то, что многие виды грибов имеют факультативные свойства, т. е. могут поселяться как на живом, так и на мертвом субстрате, могут возникнуть некоторые вопросы при определении границы, разделяющей грибы, относящиеся к биотрофам и ксилотрофам. На наш взгляд, в этом случае правомерно учитывать приоритеты пищевой специализации того или иного вида. К биотрофам следует относить облигатных паразитов и факультативных сапротрофов, а к ксилотрофам – факультативных паразитов и сапротрофов.

Читая литературу по фитопатологии и микологии, можно встретить и совсем необычные термины, например, «сапроксилотроф». В таком определении можно усмотреть двойное усиление качества ксилотрофии у какого-нибудь гриба, так как и сапро (*sapros*), и ксило (*xylon*) – греческие термины, обозначающие мертвые ткани в нашем случае деревьев.

Примиряющим для всех толкований пищевых специализаций грибов, проходящих свой жизненный цикл на древесине деревьев, как живых, так и мертвых, может служить термин «дендротрофные грибы», который обозначает принадлежность гриба к дереву как субстрату питания без относительно к тому, живое оно или мертвое.

В приведенной классификации мы обращаем внимание только на пищевую специализацию грибов. Но может быть использована и другая форма этой же классификации, основанная на приоритетах места поселения гриба. *Topos* в переводе с греческого «место». И вся классификация может быть построена на принципе принадлежности гриба к определенному месту поселения.

Облигатные паразиты – облигатные биотопы, грибы, приуроченные только к живому субстрату, которые нельзя обнаружить на мертвом субстрате.

Факультативные сапротрофы – факультативные сапротопы, грибы, предпочитающие в основном живой субстрат, но способные определенное время поселяться на мертвом субстрате (факультативные ксилотопы).

Факультативные паразиты – факультативные биотопы, грибы, предпочитающие для поселения и функционирования мертвый субстрат (деревья старого сухостоя, валежные стволы, заготовленную древесину, пиломатериалы и т. д.), но способные при определенных условиях поселяться и некоторое время функционировать на живом субстрате (факультативные сапротопы).

Сапротрофы – сапротопы, грибы, поселяющиеся только на мертвом субстрате (ксилотопы).

Симбиотопы – грибы, контактирующие с корневыми системами растений, образующие эндо- и эктомикоризу, с одной стороны, получающие необходимые вещества от растений, с другой стороны, увеличивающие площадь питания самого растения.

С биогеоценотических позиций приведенные выше поправки более точно характеризуют консортивные связи автотрофов и грибов, что имеет существенное значение для понимания процессов функционирования самих автотрофов, грибов и лесного биогеоценоза в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Перелыгин Л. М., Уголев Б. Н. Древесиноведение. М.: Лесная промышленность, 1971. 286 с.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 180 с.

II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

ОТЛИЧИЯ МИКОБИОТЫ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ ОСТРОВНЫХ И МАТЕРИКОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ (НА ПРИМЕРЕ ОСТРОВОВ СОЛОВЕЦКОГО АРХИПЕЛАГА)

О. Н. Ежов

Институт экологических проблем Севера УрО РАН, olegezhik@gmail.com

Соловецкий архипелаг известен и привлекает внимание своими историко-архитектурными ценностями, а также уникальными природными условиями. Он расположен в западной части Белого моря (64°57′–65°12′ с. ш. и 35°30′–36°17′ в. д.) и относится к Приморскому району Архангельской области. В его состав входят 6 крупных (Большой Соловецкий, Анзерский, Большая и Малая Муксалма, Большой и Малый Заяцкий) и более 100 малых островов общей площадью 347 км^2. Из покрытой лесом площади 42,0 % составляют ельники, древостоями с преобладанием сосны занято 34,4 %, березняками – 18,6 % и осинниками – 5,0 %. Леса архипелага представлены преимущественно спелыми и перестойными древостоями (49,7 %) с преобладанием хвойных пород (ель, сосна). Средний возраст хвойных пород составляет около 150 лет, лиственных – 65 лет. Леса не подвергались рубкам в течение последних 80 лет. Возрастная и породная структура лесов сформировалась под влиянием рубок 20–30-х гг. прошлого века и довольно редких пожаров (Ипатов и др., 2005).

Микобиота Соловецких островов до последнего времени была изучена недостаточно полно. История исследования афиллофоровых грибов Соловецкого архипелага изложена в работе (Ежов, Руоколайнен, 2011), в ней приведены данные о 200 видах. С момента последней публикации и в результате экспедиционных работ 2012 и 2014 гг. число видов увеличилось на 16. Из списка был исключен вид *Macrotyphula fistulosa* var. *contorta* [= *Clavariadelphus fistulosus* var. *contotoria*], его включили в *Macrotyphula fistulosa* [= *Cl. fistulosus*]. В аннотированном списке приведены новые для Соловецкого архипелага виды по сводке «Nordic Macromycetes» (1997), с указанием места и даты сбора, субстрата, типа леса, номера в микологическом Отделе гербария Института экологических проблем Севера УрО РАН (AR), а также частота встречаемости (редко – 1–2 находки, нередко – 3–9 находок, часто – 10 и более находок). Места сборов на о. Большом Соловецком обозначены: БС – окрестности Ботанического сада, МП – дорога на мыс Печак, ОВ – окрестности озера Варваринское, СГ – дорога на Секирную гору.

Amylocorticium subsulphureum (P. Karst.) Pouzar – ОВ: на валежном стволе ели в старовозрастном ельнике черничнике; 28.08.2012, AR 1862, редко.

Boletopsis grisea (Peck) Bondartsev et Singer – БС, МП, СГ: на почве среди мхов и лишайников в сосновых лесах; 30.08.2012, AR 1662, нередко.

Ceriporia reticulata (Hoffm. : Fr.) Domański – БС: на валежных стволах малонарушенном смешанном хвойно-мелколиственном лесу; 26.08.2011, AR 1617, редко.

Inonotus radiatus (Sowerby : Fr.) P. Karst. – ОВ: на сухостойных и валежных стволах ольхи в пойменных экотопах, нередко.

Hymenochaete tabacina (Fr.) Lév. – ОВ: на валежном стволе ивы в смешанном хвойно-мелколиственном лесу; 24.08.2011, AR 1568, редко.

Mycoaciella bispora (Stalpers) J. Erikss. et Ryvarden – ОВ: на валежном стволе березы в смешанном хвойно-мелколиственном лесу; 23.08.2011, AR 1577, редко.

Phlebia longicystidia (Litsch.) Hjortstam et Ryvarden – СГ: на валежном стволе березы в смешанном хвойно-мелколиственном лесу; 30.08.2012, AR 1686, редко.

Pseudotomentella nigra (Höhn. et Litsch.) Svrček – МП: на валежном стволе сосны в березовом лесу; 22.08.2010, AR 1642, редко.

Ramaria corrugata (P. Karst.) Schild – ОВ: на почве в смешанном лесу; 26.08.2012, AR 1756, редко.

Sarcodon fennicus (P. Karst.) P. Karst. – ОВ: на почве среди мхов и лишайников в сосновых лесах; 19.08.2014, редко.

Sistotrema confluens Fr. – БС: на почве среди опада в осиновом лесу; 01.09.2012, AR 1677, редко.

S. sernanderi (Litsch.) Donk – ОВ: на валежном стволе *Betula* sp. в смешанном древостое; 27.08.2012, AR 1684, редко.

Scopuloides rimosa (Cooke) Jülich – БС: на валежных стволах осины в осиновом лесу; 26.08.2011, AR 1624; редко.

Steccherinum collabens (Fr.) Vesterh. – БС: на валежном стволе ели в смешанных хвойно-мелколиственных лесах; 21.08.2014, AR 1816, редко.

Tomentella asperula (P. Karst.) Höhn. et Litsch. – ОВ: на валежном стволе осины в осиннике черничном; 23.08.2011, AR 1630, редко.

T. fuscocinerea (Pers.) Donk – БС: на валежном стволе осины в осиннике черничном; 26.08.2011, AR 1626, редко.

На сегодняшний момент биота афиллофоровых грибов на территории Соловецкого архипелага представлена 215 видами, относящимися к 103 родам, 43 семействам и 20 порядкам базидиомицетов (табл. 1).

На материковой части Архангельской области (исключая виды, встречаемые только на островах архипелага) отмечено: 23 порядка, 52 семейства, 161 род, 470 видов афиллофоровых грибов (Ежов, 2013).

На территории архипелага преобладают порядки *Hyphodermatales* (39 видов), *Fomitopsidales* (24 видов), *Hymenochaetales* (22 видов), *Thelephorales* (19 видов) и *Schizophyllales* и *Xenasmatales* (по 14 видов) (1, 2, 5, 3, 4 и 6 место по численности на материке соответственно) и на их долю приходится около 61,4 % выявленного видового состава. Наибольшее число родов отмечено в семействах *Schizophyllaceae* (7 родов), *Atheliaceae, Chaetoporellaceae, Coriolaceae, Phaeolaceae* и *Sistotremataceae* (по 5 родов) (1, 3 и 2 место по численности на материке соответственно). Одно-, двух- и трехродовые семейства (16, 10 и 6 соответственно) составляют чуть более 60 % (на материке соответственно 18, 8 и 11). Коэффициент видовой насыщенности 5,0, а на материковой территории области этот коффициент составляет 9,0. К наиболее крупным родам относятся *Phellinus* (15 видов), *Tomentella* (11 видов), *Postia* и *Skeletocutis* (по 8 видов), *Phlebia* (7 видов), *Antrodia* и *Phanerochaete* (по 5 видов) (3, 1, 2, 6, 3, 5 и 7 место по численности на материке соответственно). 58,7 % родов (61 из 104) содержат по 1 виду (на материковой части – 49,1 %). Коэффициент видовой насыщенности – 2,1 против 3,0 на материке. Анализ таксономической структуры изученной микобиоты – видно некоторое уменьшение всех рассмотренных выше показателей с микобиотой материковой части области.

Только на о. Большом Соловецком отмечены виды *Anomoporia myceliosa, Botryobasidium medium, Hydnum rufescens, Hyphoderma medioburiense, Oxyporus obducens, Phlebia longicystidia, Postia persicina, Pseudotomentella nigra, Tomentella badia, Trechispora microspora, T. praefocata*, а также *Gloeophyllum trabeum, Phellinus ferruginosus*, отмеченные Н. Н. Черенковой (Черенкова, 2009).

Не все виды макромицетов встречаются регулярно и равномерно. Часть редких видов, встречающихся спорадически, представлены единичными находками, другая часть отмечается постоянно, но в ограниченном числе экземпляров. Распределение встречаемости видов грибов резко асимметрично. Бóльшая часть спектра встречаемости подразделяется на нечеткие множества «единично», «очень редко», «редко», «нередко», «часто». Кроме того, отмечено, что встречаемость тех или иных видов вариабельна от года к году: здесь, очевидно, значительную роль оказывают погодные условия – температурный режим и количество осадков, наличие и состояние субстрата.

Среди афиллофоровых грибов на данной территории отмечено довольно большое количество видов, подпадающих под определение «единично» и «очень редко» (53 вида).

Для оценки полноты сборов использовали коэффициент Тюринга, который рассчитывается по формуле:

$$C = (1 - \frac{f_1}{S}) * 100\ \%,$$

где f_1 – число синглетонов (видов, представленных в коллекции единственным образцом), S – общее число найденных видов (Леонтьев, 2008).

Таблица 1

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОТЫ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ ОСТРОВОВ СОЛОВЕЦКОГО АРХИПЕЛАГА

Порядок, семейство (число родов / видов)	Род (число видов)
Aleurodiscales (2/3)	
Corticiaceae (2/3)	*Corticium* (2), *Cytidia* (1)
Atheliales (6/10)	
Atheliaceae (5/9)	*Amylocorticium* (1), *Athelia* (2), *Ceraceomyces* (3), *Fibulomyces* (1), *Leptosporomyces* (2)
Byssocorticiaceae (1/1)	*Piloderma* (1)
Boletales (2/4)	
Coniophoraceae (2/4)	*Coniophora* (3), *Leucogyrophana* (1)
Botryobasidiales (2/4)	
Botryobasidiaceae (2/4)	*Botryobasidium* (3), *Botryohypochnus* (1)
Cantharellales (4/6)	
Albatrellaceae (1/2)	*Albatrellus* (2)
Cantharellaceae (1/1)	*Cantharellus* (1)
Clavulinaceae (1/1)	*Clavulina* (1)
Hydnaceae (1/2)	*Hydnum* (2)
Coriolales (6/10)	
Coriolaceae (5/9)	*Cerrena* (1), *Daedaleopsis* (2), *Lenzites* (1), *Pycnoporus* (1), *Trametes* (4)
Fomitaceae (1/1)	*Fomes* (1)
Fomitopsidales (9/24)	
Fomitopsidaceae (4/12)	*Antrodia* (5), *Fomitopsis* (2), *Gloeophyllum* (4), *Piptoporus* (1)
Phaeolaceae (5/12)	*Amylocystis* (1), *Anomoporia* (1), *Leptoporus* (1), *Phaeolus* (1), *Postia* (8)
Ganodermatales (1/1)	
Ganodermataceae (1/1)	*Ganoderma* (1)
Gomphales (2/5)	
Clavariadelphaceae (1/2)	*Clavariadelphus* (2)
Ramariaceae (1/3)	*Ramaria* (3)
Hericiales (8/10)	
Auriscalpiaceae (1/1)	*Gloiodon* (1)
Clavicoronaceae (1/1)	*Clavicorona* (1)
Gloeocystidiellaceae (4/6)	*Conferticium* (1), *Gloeocystidiellum* (3), *Laxitextum* (1), *Vesiculomyces* (1)
Hericiaceae (2/2)	*Creolophus* (1), *Hericium* (1)
Hymenochaetales (6/22)	
Coltriciaceae (1/1)	*Coltricia* (1)
Hymenochaetaceae (2/2)	*Asterodon* (1), *Hymenochaete* (1)
Inonotaceae (2/4)	*Inonotus* (3), *Onnia* (1)
Phellinaceae (1/15)	*Phellinus* (15)
Hyphodermatales (16/39)	

Продолжение табл. 1

Bjerkanderaceae (4/6)	*Bjerkandera* (2), *Ceriporiopsis* (2), *Ischnoderma* (1), *Hapalopilus* (1)
Chaetoporellaceae (5/18)	*Amphinema* (1), *Antrodiella* (4), *Diplomitoporus* (1), *Hyphodontia* (4), *Skeletocutis* (8)
Cystostereaceae (1/1)	*Crustomyces* (1)
Hyphodermataceae (3/6)	*Basidioradulum* (1), *Hyphoderma* (4), *Radulomyces* (1)
Steccherinaceae (3/8)	*Irpex* (1), *Steccherinum* (3), *Trichaptum* (4)
Lachnocladiales (1/3)	
Lachnocladiaceae (1/3)	*Scytinostroma* (3)
Perenniporiales (2/3)	
Perenniporiaceae (2/3)	*Heterobasidion* (2), *Perenniporia* (1)
Phanerochaetales (6/12)	
Phanerochaetaceae (3/7)	*Phanerochaete* (5), *Phlebiopsis* (1), *Scopuloides* (1)
Rigidoporaceae (3/5)	*Ceriporia* (1), *Climacocystis* (1), *Oxyporus* (3)
Polyporales (2/2)	
Polyporaceae (2/2)	*Dichomitus* (1), *Polyporus* (1)
Schizophyllales (7/14)	
Schizophyllaceae (7/14)	*Chondrostereum* (1), *Gloeoporus* (2), *Mycoacia* (1), *Mycoaciella* (1), *Phlebia* (7), *Porotheleum* (1), *Resinicium* (1)
Stereales (6/10)	
Chaetodermataceae (3/3)	*Chaetodermella* (1), *Crustoderma* (1), *Veluticeps* (1)
Cylindrobasidiaceae (1/1)	*Cylindrobasidium* (1)
Peniophoraceae (2/6)	*Peniophora* (2), *Stereum* (4)
Thelephorales (7/19)	
Bankeraceae (4/6)	*Boletopsis* (1), *Hydnellum* (2), *Phellodon* (1), *Sarcodon* (2)
Thelephoraceae (3/13)	*Pseudotomentella* (1), *Thelephora* (1), *Tomentella* (11)
Xenasmatales (8/14)	
Sistotremataceae (5/10)	*Sistotrema* (3), *Sistotremella* (1), *Sphaerobasidium* (1), *Sistotremastrum* (1), *Trechispora* (4)
Tubulicrinaceae (2/3)	*Subulicystidium* (1), *Tubulicrinis* (2)
Xenasmataceae (1/1)	*Phlebiella* (1)
Всего: 20 порядков, 43 семейства, 103 рода, 215 видов	

Для Соловецкого архипелага получается цифра 290–300 видов. Таким образом можно утверждать, что на территории количество найденных видов может быть потенциально больше и на данный момент микобиота выявлена не полностью.

К настоящему времени на территории архипелага отмечено 13 видов, входящих как в Красную книгу Архангельской области, так и сопредельных территорий (Красная книга…, 2003, 2004, 2007, 2008, 2009, 2014) (табл. 2).

Таблица 2

СТАТУС РЕДКИХ ВИДОВ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ АРХИПЕЛАГА СОЛОВЕЦКИЕ ОСТРОВА В КРАСНЫХ КНИГАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ, ВОЛОГОДСКОЙ И МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТЕЙ, РЕСПУБЛИК КАРЕЛИЯ И КОМИ

п/п	Виды грибов	Статус вида				
		Архангельская область	Вологодская область	Мурманская область	Республика Карелия	Республика Коми
1	*Antrodiella citrinella*	–	–	2 (V)	3 (R)	–
2	*Cantharellus cibarius*	–	–	3 (R)	–	–
3	*Creolophus cirrhatus*	5 (Cd)	–	–	–	4 (I)
4	*Dichomitus squalens*	–	–	3 (R)	3 (R)	–
5	*Diplomitoporus crustulinus*	5 (Cd)	–	–	–	3 (R)
6	*Gloeophyllum protractum*	–	–	–	3 (R)	–
7	*Gloiodon strigosus*	–	–	–	3 (R)	–
8	*Hericium coralloides*	3 (R)	3 (R)	3 (R)	3 (R)	5 (Cd)
9	*Leptoporus mollis*	–		3 (R)	3 (R)	–
10	*Peniophora septentrionalis*	–	–	–	3 (R)	–
11	*Phlebia longicystidia*	–	4 (I)	–	–	3 (R)
12	*Postia persicina*		–	4 (I)	–	–
13	*Steccherinum collabens*	5 (Cd)		3 (R)	3 (R)	3 (R)

Примечание. Статус вида: 2 (V) – уязвимые виды с сокращающейся численностью, еще не достигшей критического уровня; 3 (R) – редкие виды, представленные в природе небольшими популяциями, которые рискуют оказаться под угрозой исчезновения; 4 (I) – виды с неопределенным статусом, требующие изучения; 5 (Cd) – виды, нуждаются в биологическом надзоре.

С конца XX в. одной из наиболее острых проблем становится сохранение биологического разнообразия различных групп живых организмов как компонентов экосистем. При нарушении, в частности, лесных местообитаний видовой состав грибов обедняется из-за уменьшения количества доступного субстрата, изменения режима влажности, разреживания насаждений и появления придорожных участков, роста площадей вторичных (производных) лесов после сплошных рубок.

Вместе с тем, комплексность растительного покрова, являющаяся результатом антропогенных воздействий, ведет в определенных случаях к внутриценотической гетерогенности и способствует проникновению в лесные экосистемы новых (чаще всего азональных и «южных») видов.

При оценке состояния лесных экосистем с точки зрения биологического разнообразия традиционно используют высшие растения, мохообразные и лишайники. В последнее время также перспективным объектом при оценке состояния экосистем считаются дереворазрушающие грибы, подавляющее большинство которых представлены афиллофоровыми грибами. В коренных лесах отмечается наибольшее видовое разнообразие, что связано с наличием большого количества мертвой (на разных стадиях разложения) древесины хвойных и лиственных пород, которая является основным субстратом для развития дереворазрушающих грибов.

Индикаторные виды наиболее чувствительны к изменениям окружающей среды, поэтому требуют продолжения мониторинга и определенного режима охраны.

Столь незначительное количество видов на рассматриваемой территории в региональной Красной книге можно объяснить главным образом малой изученностью данной систематической группы на момент составления этого документа в 2007 г., тогда на территории области было известно о нахождении около 230 видов афиллофоровых грибов (Ежов и др., 2008).

Комплексный подход к оценке лесных территорий с определенного времени стал включать исследование гетеротрофного блока лесных экосистем и афиллофоровых грибов, как один из базовых его элементов. Эти исследования долгое время развивались в рамках европейских программ по охране грибов. Существуют определённые перечни видов, которые либо занесены в Красные книги, либо могут служить индикаторами состояния лесных экосистем и указывать на их нарушенность или «девственность».

Так, в последние десятилетия в Скандинавских странах созданы списки индикаторных видов, которые широко используются для выявления и охраны старовозрастных естественных лесов. Финские микологи Х. Котиранта и Т. Ниемеля (Kotiranta, Niemelä, 1996) предложили использовать две категории индикаторных видов афиллофоровых грибов. К первой были отнесены

виды, встречающиеся в старовозрастных лесах, в течение длительного времени не подвергавшихся сплошным рубкам. Вторую категорию составляют виды, характерные для девственных лесов, по крайней мере, длительное время не нарушавшихся не только рубками, но и более мягкими антропогенными воздействиями.

На территории архипелага в результате проведенных нами исследований зарегистрировано 28 индикаторных видов (с указанием древесных пород: Б – береза, Рб – рябина, Ос – осина, Е – ель, С – сосна и ПТ – плодовые тела), из которых 19 являются индикаторами **старовозрастных еловых и сосновых лесов** (балл – 1) (*Asterodon ferruginosus* – Е, Ос, Рб, *Chaetodermella luna* – С, *Crustoderma dryinum* – С, Б, *Fomitopsis rosea* – Е, *Gloiodon strigosus* – Ос, *Gloeoporus taxicola* – Е, С, *Leptoporus mollis* – Е, *Onnia leporina* – Е, *Perenniporia subacida* – Е, *Phaeolus schweinitzii* – С, *Phellinus chrysoloma* – Е, *Ph. ferrugineofuscus* – Е, С, *Ph. lundellii* – Б, *Ph. nigrolimitatus* – Е, *Ph. pini* – С, *Ph. viticola* – Е, С, *Postia guttulata* – Е, *P. lateritia* – С, *P. placenta* – С, *P. sericeomollis* – Е, *Sistotremastrum suecicum* – С, *Steccherinum luteoalbum* – Е, Рб) и 9 – **очень старых еловых и сосновых лесов** (балл – 2) (*Amylocystis lapponica* – Е, *Antrodia albobrunnea* – Е, *Antrodiella citrinella* – Е, *Dichomitus squalens* – Е, *Diplomitoporus crustulinus* – Е, Ос, *Gloeophyllum protractum* – С, *Phlebia centrifuga* – Е, С, *Skeletocutis stellae* – Е, С, *Steccherinum collabens* – Е).

Полученная сумма – 37 баллов (по: Kotiranta, Niemelä, 1996) свидетельствует о ценности лесов, а местонахождения индикаторных и редких видов требуют особого режима охраны данной территории. Кроме этого заметно, что для большинства индикаторных видов часто происходит обеднение субстратов (1 вид – 1 субстрат), так для других территорий области это число достигает 2, 3 и более (Ежов, 2013). Что может быть связано как с некоторой бедностью островной микобиоты, так и слабой изученностью ее на настоящий момент.

Более 80 % выявленных грибов на острове – сапротрофы, заселяющие сухостойную и валежную древесину. На подстилке и почве растет 18 видов и 7 видов растут на плодовых телах макромицетов. Аналогичная картина наблюдается и для материковой части.

Долготно-региональная характеристика выявляет обширные ареалы большинства видов (табл. 3). Подавляющее большинство составляют в долготной фракции мультирегиональные и голарктические виды (39,4…49,9 %), а в широтной – мультизональные виды (58,0…62,4 %). Доля других фракций незначительна и представлена видами, доля которых составляет не более 3 %, за исключением бореально-европейской (5,4…5,6 %). Наиболее существенную разницу географических элементов биоты можно наблюдать в кластере мультизонально-мультирегиональном (до 7 %), что связано, на наш взгляд, с наличием достаточно больших площадей, антропогенно измененных (с преобладанием лиственных пород) в период интенсивной заготовки лесов в период СЛОНа.

Таблица 3

ШИРОТНЫЕ И ДОЛГОТНЫЕ ФРАКЦИИ БИОТЫ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ, %

Широтная фракция	Долготная фракция					Всего
	Амфиатлантическая	Европейская	Палеарктическая	Голарктическая	Мультирегиональная	
Бореальная	0,9/1,0	5,6/5,4	1,4/3,0	23,2/24,2	3,7/4,2	**34,8/37,8**
Неморальная	0/0	0,9/0,8	0/0,2	0/1,7	1,9/1,5	**2,8/4,2**
Мультизональная	0,5/0,9	0,9/0,8	0,5/2,3	16,2/16,9	44,3/37,1	**62,4/58,0**
Всего	**1,4/1,9**	**7,4/7,0**	**1,9/2,5**	**39,4/42,8**	**49,9/42,8**	**100**

Примечание. В числителе – острова архипелага, в знаменателе – материковая территория области.

В целом географическая специфика биоты афиллофороидных макромицетов исследованной территории низка.

Специфичность ландшафтов лесов архипелага можно подтвердить и большим процентом ксерофильных видов (18,5 % на островах, против 13,7 % на материке), меньшим гигрофильных видов (25,9 и 28,7 %), большей представленностью многолетних (19,4 и 11,5 % соответственно) и чуть большим процентом грибов, вызывающих белую гниль, приуроченной к лиственным породам 76,4 и 75,9 % .

Необходимо продолжить исследования для выявления новых видов, как на данной островной территории области, так и на других островах Белого моря.

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН И. В. Змитровичу за помощь в определении ряда образцов, лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем Института леса КарНЦ РАН А. В. Руоколайнен за помощь в сборе полевого материала и помощь в подготовке данной публикации и директору Соловецкого лесничества Л. И. Проурзину за содействие в проведении исследований.

Исследования выполнены при частичной поддержке гранта РФФИ-Север (проект 14-04-98818 р_север_а «Особенности и характер распределения микобиоты на прибрежных и островных приарктических территориях Севера России (на примере Архангельской области)».

ЛИТЕРАТУРА

Ежов О. Н. Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 276 с.

Ежов О. Н. Редкие, индикаторные и занесенные в красные книги виды афиллофоровых грибов Пинежского заповедника // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ОПТТ Европейского Севера России: Матер. науч.-практ. конф., посв. 40-летию заповедника «Пинежский», 2–5 сентября 2014 г., п. Пинега. Ижевск, 2014. С. 79–82.

Ежов О. Н., Руоколайнен А. В. Афиллофоровые грибы Соловецкого архипелага // Микология и фитопатология. 2011.Т. 45, вып. 5. С. 376–386.

Ежов О. Н., Руоколайнен А. В., Ершов Р. В. Видовое разнообразие дереворазрушающих грибов Архангельской области // Северные территории России: проблемы и перспективы развития: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Архангельск, Институт экологических проблем Севера УрО РАН, 2008. С. 449–453.

Ипатов Л. Ф., Косарев В. П., Проурзин Л. И., Торхов С. В. Соловецкий лес. Архангельск: Соломбальская типография, 2005. 224 с.

Красная книга Архангельской области / Администрация Архангельской области. Архангельск: Типография ЗАО «Партнер НП», 2008. 351 с.

Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы / Отв. ред. Г. Ю. Конечная, Т. А. Суслова. Вологда: ВГПУ, изд-во «Русь», 2004. 360 с.

Красная книга Мурманской области / Упр. природ. ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Мурманской области. Мурманск: Книжное изд-во, 2003. 400 с.

Красная книга Мурманской области. Изд. 2-е, перераб. и дополн. / Отв. ред. Н. А. Константинова, А. С. Корякин, О. А. Макарова, В. В. Бианки. Кемерово: «Азия-Принт», 2014. 584 с.

Красная книга Республики Карелия / Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия, КарНЦ РАН, Петрозаводский государственный университет. Петрозаводск: «Карелия», 2007. 368 с.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2009. 791 с.

Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии. Харьков, 2008. 110 с.

Черенкова Н. Н. К инвентаризации микобиоты Соловецкого архипелага // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага: Матер. IV Всерос. науч. конф. (8–11 декабря 2009 г.). Архангельск, 2009. С. 74–75.

Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset käävät Suomessa. Tonien, uudistettu painos. Helsinki: S. Y. E., 1996. 184 p.

Nordic Macromycetes / Ed. L. Hansen, H. Knudsen. Vol. 3: Heterobasidioid, aphyllophoroid and gasteromycetoid Basidiomycetes. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 445 p.

ТРАНСФОРМАЦИЯ ПАТОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ ГУБКИ ПРИ ИНТЕНСИФИКАЦИИ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

В. Б. Звягинцев, Г. А. Волченкова

Белорусский государственный технологический университет, mycolog@tut.by

Гнили корневых систем являются наиболее изученной группой болезней древесных пород, что прежде всего обусловлено их важным экономическим значением в лесном хозяйстве. Патогенез корневых гнилей, вызываемых грибами рода *Heterobasidion*, хорошо описан в научной литературе и обобщен в ряде крупных монографий. Несколькими поколениями исследователей накоплена информация о распространенности, хозяйственной специализации, патогенности и вредоносности каждого возбудителя. Выявлено, что существенное влияние на развитие взаимоотношений в системе «некротрофный патоген – растение», помимо физиологического состояния хозяина и генотипа возбудителя, оказывают условия окружающей среды. Глобальные изменения климата и повсеместная модификация лесной среды хозяйственной деятельностью человека приводят к нарушению устоявшихся взаимосвязей между продуцентами и консументами.

В условиях Беларуси величина роста среднегодовой температуры воздуха за последние 30 лет составила 1,2–1,4 ºС, что стало самой мощной положительной флюктуацией за всю историю инструментальных наблюдений (Логинов, Бровка, 2012). Этот период отличался и повышенной повторяемостью экстремальных погодных и климатических явлений.

Интенсификация ведения лесного хозяйства страны выражается прежде всего в повышении частоты уходов, увеличении объемов заготовки лесоматериалов рубками промежуточного пользования и доли лесных культур при лесовосстановлении.

Комплексное воздействие таких изменений способствует массовому поражению деревьев патогенными организмами, приводящему к масштабным усыханиям древостоев. В таких условиях доминирующую роль начинают играть факультативные паразиты корней древесных пород. Наращивая количество инфекции и повышая агрессивность, патогены способны приносить существенный ущерб лесному хозяйству, который только от корневой губки оценивается в целом для стран Евросоюза в 800 млн EUR ежегодно (Asiegbu et al., 2005). Текущий ущерб от корневой губки в сосняках Беларуси составляет около 174,5 млн USD (Разработать…, 2014). Столь значимый урон заставляет ученых и лесоводов-практиков вновь и вновь искать пути повышения устойчивости уже созданных и создаваемых лесов, не противоречащие основной цели лесовыращивания – получению максимальной продуктивности насаждений.

Представленная работа рассматривает изменения характера развития пестрой ситовой гнили корней сосны обыкновенной, вызванной грибом *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., при современном уровне ведения лесного хозяйства.

Материалы и методы

Структура сосновых лесов изучена путем анализа лесного кадастра Республики Беларусь. Видовую идентификацию изолятов корневой губки, отобранных в очагах усыхания сосны, проводили при помощи молекулярно-генетических методов, используя ПЦР- и ПДРФ-анализ (Падутов и др., 2007), в лаборатории генетики и биотехнологии ГНУ «Институт леса НАН Беларуси» под руководством О. Ю. Баранова и С. В. Пантелеева. Сведения о распространенности корневой губки в сосновых лесах Беларуси были получены в результате анализа повыдельной базы данных сосновых насаждений Министерства лесного хозяйства, пораженных корневой губкой. В ней представлена информация о 22 194 очагах заболевания. База данных составлена сотрудниками ГУ по защите и мониторингу леса

«Беллесозащита» под руководством С. А. Ждановича в 2011–2012 гг. Для наполнения базы данных была использована информация об очагах заболевания, зарегистрированных в «Книге учета очагов вредителей и болезней леса», которая ведется непосредственно в лесхозах, согласно ТКП 252-2010 (Порядок проведения…, 2010), а также результаты выборочных лесопатологических обследований насаждений. Характер развития заболевания и особенности плодоношения корневой губки изучались на сети постоянных пробных площадей. Ход патологического процесса определялся посредством анализа корневых систем модельных деревьев. Подсчет количества плодовых тел патогена и измерение размеров однолетнего гименофора для расчета площади спороопродуцирующей поверхности проводили в октябре 2013 г. на участке средневозрастного соснового насаждения, пораженного корневой губкой в средней степени.

Результаты и обсуждение

Краткая характеристика сосновых лесов Беларуси. Формация сосновых лесов, образованная сосной обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), доминирует в лесном фонде Беларуси, составляя в настоящий момент 51,1 % покрытой лесом площади. Сосняки довольно равномерно распределены по всей территории страны, занимая водно-ледниковые, озерно-ледниковые, зандровые, аллювиальные низины и равнины, дюны, озы, камы, иногда песчано-гравелистые моренные холмы и возвышенности (Гельтман, 1982). Подавляющее большинство сосновых лесов республики в прошлом были объектами рубок и в настоящее время представлены одновозрастными насаждениями естественного происхождения или лесными культурами. Более 80 % сосняков являются чистыми по составу (Рожков и др., 2005).

За период с 1956 по 2013 гг. площадь покрытых лесом земель с преобладанием сосны увеличилась в абсолютных значениях на 1080,6 тыс. га, в то время как относительно общего количества лесонасаждений площадь сосновой формации снизилась на 6,9 % (с 58,0 до 51,1 %) (рис. 1). Увеличение лесистости территории Беларуси происходит в основном за счет формирования мягколиственных насаждений.

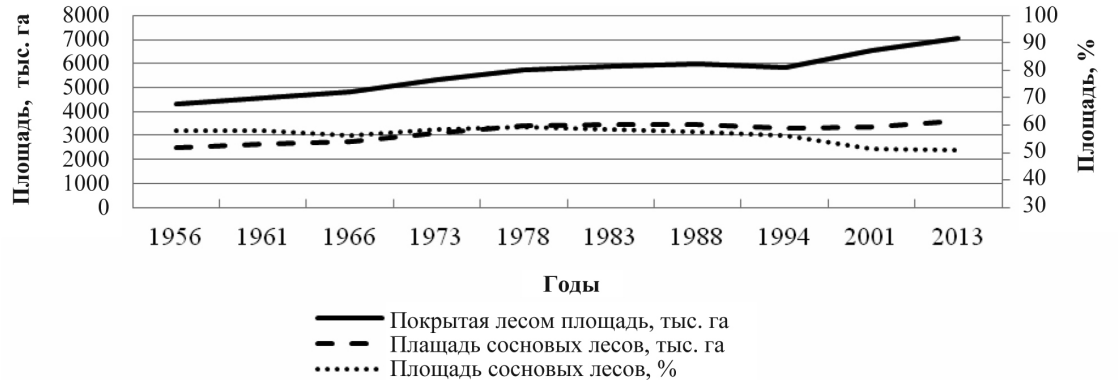


Рис. 1. **Динамика площади покрытых лесом земель и площади сосновых лесов Беларуси**

Средний запас сосновых насаждений республики составляет 228 м^3/га, среднее изменение запаса – 3,8 м^3/га, средняя полнота – 0,73. При среднем возрасте сосновых лесов 59 лет их возрастная структура неравномерна и далека от нормального распределения (рис. 2). Почти на половине площади сосновая формация представлена средневозрастными насаждениями (41–60 лет в лесах 2-й группы и 41–80 лет в лесах 1-й группы). До возраста спелости, в зависимости от лесоводственно-таксационных параметров древостоя, проводится в среднем от 3 до 5 рубок ухода, которые в случаях интенсивного развития патологических процессов заменяются или дополняются выборочными санитарными рубками.

Лесовосстановление в Беларуси проводится преимущественно путем создания лесных культур. Объем лесовосстановления в последние годы стабилизировался в пределах 36–40 тыс. га в год, причем лесные культуры создаются на 60 % площади, в основном охватывая суходольные участки. От 56 до 83 % создаваемых лесных культур формируются с преобладанием сосны обыкновенной.

Объемы лесоразведения в республике формировались крайне неравномерно и в отдельные годы превышали 50 тыс. га, что обусловлено

проведением массовых кампаний в середине и конце прошлого века по передаче в лесной фонд бросовых земель и участков, неудобных для ведения сельского хозяйства. В последние годы лесоразведение проводится на площади до 2 тыс. га в год путем создания лесных культур, из которых подавляющее большинство составляют посадки с преобладанием сосны. К настоящему времени более четверти лесов Беларуси представлено насаждениями искусственного происхождения.

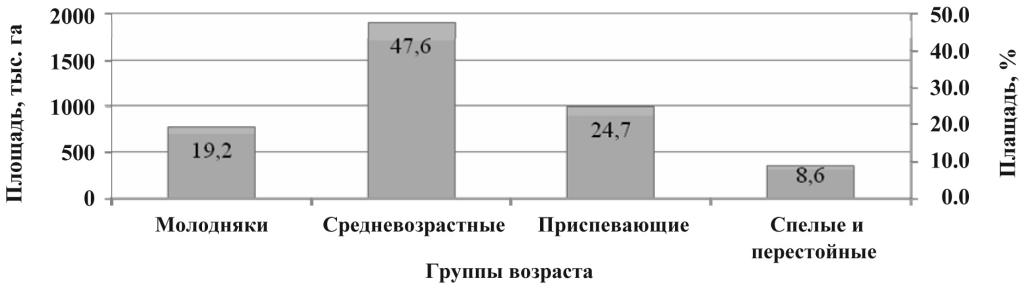


Рис. 2. **Распределение площади сосновых лесов Беларуси по группам возраста**

Распространенность очагов корневой губки в сосновых лесах Беларуси. Очаговое поражение корневой губкой является характерной чертой эксплуатируемых сосновых насаждений. В Беларуси очаги хетеробазидиоза являются неизменным и уже привычным спутником сосняков. На начало 2014 г. очаги заболевания составили 129,2 тыс. га, или 3,6 % площади сосновых насаждений. Распределение очагов по территории республики неравномерно. В меньшей степени корневой губкой поражены южно-таежные сосновые леса Белорусского Поозерья, расположенные в северной части республики на территории Витебского государственного производственного лесохозяйственного объединения (ГПЛХО) (рис. 3). Пораженные древостои составляют в среднем не более 1,8 % суходольных сосняков. Более высокую устойчивость насаждений этой зоны можно объяснить относительно низким количеством лесных культур и преимущественно смешанным составом лесов.

В хвойных лесах Европейского региона подтверждено наличие трех интерстерильных групп патогена (*Heterobasidion*…, 1998), которые впоследствии получили статус видов. С целью определения видовой принадлежности возбудителя корневой гнили сосны в насаждениях Беларуси был выполнен молекулярно-генетический анализ 16 штаммов патогена, отобранных в очагах усыхания. Образцы изолировали из пораженных деревьев в средневозрастных насаждениях разных лесорастительных зон страны, имеющих различную степень пораженности. Проведенные исследования выявили принадлежность всех образцов к виду *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str., это дает нам право полагать, что куртинное усыхание сосны вызывает только этот вид. Установлено, что в наибольшей степени патогеном поражены сосновые насаждения III класса возраста. По областям республики величина относительной зараженности сосняков данного класса возраста составляет от 2,4 до 7,3 %, а в целом по стране хетеробазидиоз распространен в 6,2 % средневозрастных насаждений.

В некоторых регионах страны заболеванием охвачено более 15 % лесов III класса возраста: Стародорожском (16,1 %), Дятловском (16,6 %), Столбцовском (17,4 %), Барановичском (18,7 %), Ляховичском (20,1 %) и Петриковском (22,7 %) лесхозах. В отдельных лесхозах, например Быховском и Глусском, в большей степени поражены приспевающие сосняки (13,6 и 13,3 % соответственно). Распространение заболевания в молодняках I класса возраста и спелых и перестойных лесах незначительно и, как правило, не превышает 1 %.

Следует отметить, что четко прослеживается зависимость между относительной зараженностью сосновых насаждений и общей площадью сосняков соответствующего возраста в структуре лесов страны (рис. 4).

Высокая зараженность средневозрастных древостоев обусловлена не только эндогенными факторами. В структуре сосновых лесов преобладают насаждения, созданные в период массовой передачи под лесоразведение земель, бывших в сельскохозяйственном пользовании, на которых формируются ослабленные и крайне неустойчивые к поражению корневой губкой древостои. Исследования, проведенные на территории Беларуси Н. И. Федоровым (1984) в 80-х гг. XX в., показали, что наибольшее отмирание

деревьев от корневой губки происходило в насаждениях I–II классов возраста. Очевидно, что за прошедшие 30 лет сосняки I–II классов возраста перешли в разряд средневозрастных и приспевающих, сохранив низкую устойчивость к хетеробазидиозу. Оказалось, что даже после снятия напряженной внутривидовой конкуренции между деревьями в разреженных приспевающих насаждениях и с формированием лесной среды очаги заболевания продолжают развиваться. Количество погибающих деревьев в периметре очага усыхания естественно снижается, однако объем патологического отпада по отношению к общему запасу насаждения в приспевающих и спелых древостоях остается достаточно высоким.

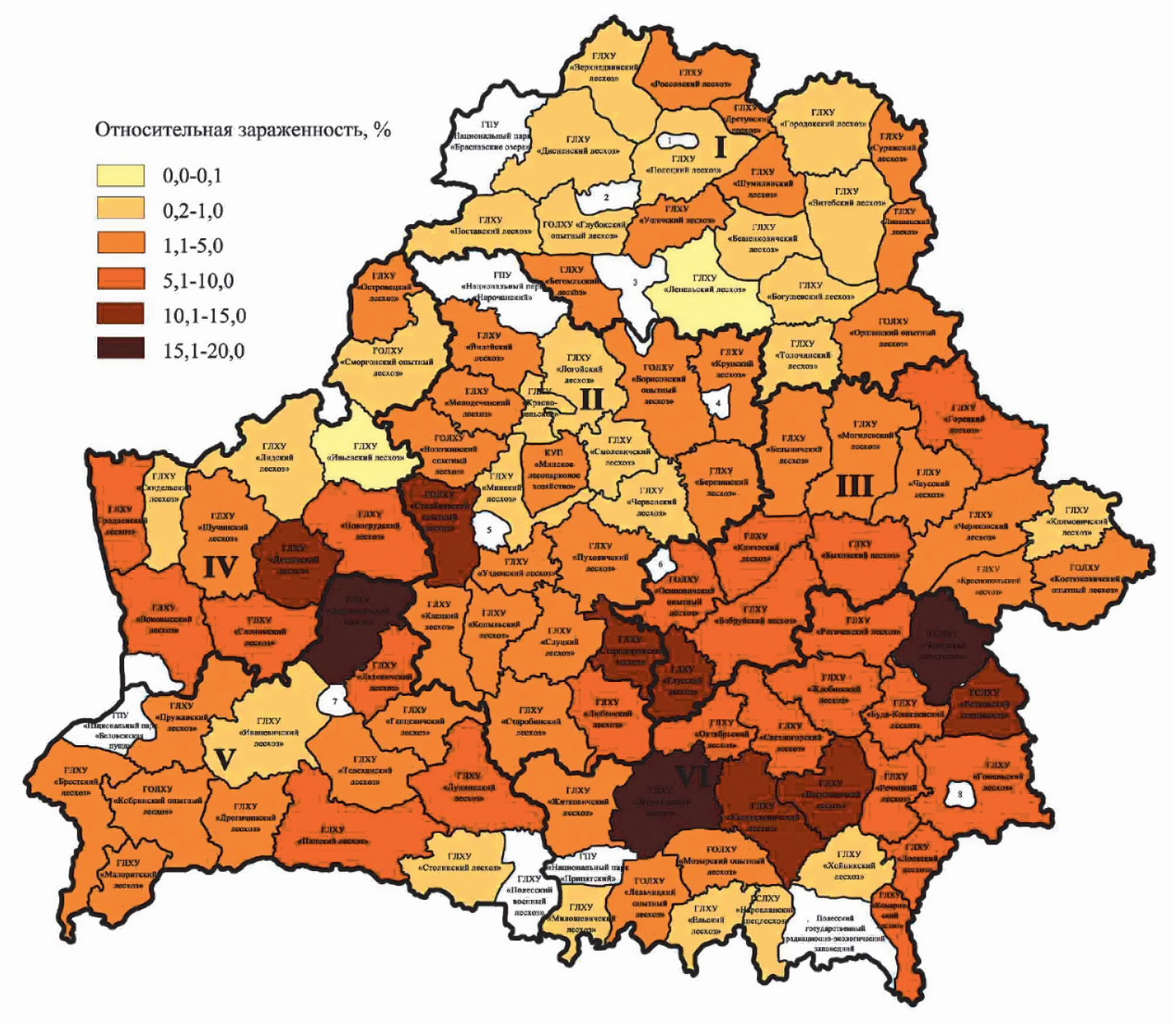


Рис. 3. **Карта-схема относительной зараженности сосновых насаждений Республики Беларусь корневой губкой**

Государственные производственные лесохозяйственные объединения:
I – Витебское, II – Минское, III – Могилевское, IV – Гродненское,
V – Брестское, VI – Гомельское

Изучение модельных деревьев в очагах корневой губки показало, что с увеличением возраста растений замедляется скорость колонизации корневых систем патогеном, что связано не с возрастанием интенсивности защитных реакций растений, а, скорее, с увеличением объема и размера корней. Более крупные и высоковозрастные деревья успевают заменить часть пораженных корней молодыми, что замедляет, но не останавливает заболевание. Устойчивые деревья сосны в центре очага корневой губки отличались высокой интенсивностью регенерации корней. Перерасход пластических веществ, использующихся на восстановление корневой

системы, отражается на замедлении прироста таких деревьев. В отдельных случаях мы фиксировали полное поражение первичной корневой системы. Жизнедеятельность деревьев в возрасте 50–70 лет поддерживалась корнями возрастом 3–4 года, сформированными у основания стержневого и крупных боковых корней. В то же время в абсолютно разновозрастных лесах естественного происхождения, по данным многолетних исследований В. Г. Стороженко (2014), сосна обыкновенная в возрасте до 40 лет практически не поражается гнилевыми болезнями, а в возрасте от 40 до 80 лет отмечается лишь единичное поражение.

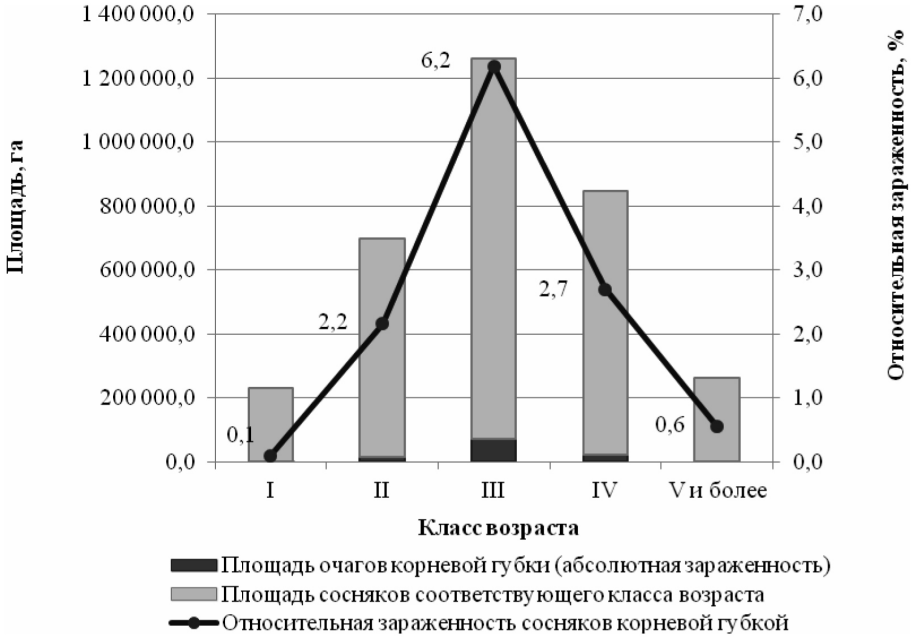


Рис. 4. **Площади сосновых насаждений различного класса возраста и их зараженность корневой губкой**

Большинство исследователей объясняют низкую устойчивость перегущенных послевоенных культур сосны по старопахотям отсутствием лесной среды и напряженностью конкурентных отношений между интенсивно растущими молодыми деревьями. И. Н. Павлов (2006) справедливо считает, что катализатором очагового поражения искусственных насаждений является равномерное распределение одновозрастных деревьев по площади, противоречащее теории устойчивых лесных сообществ.

Изучение распространенности очагов корневой губки в насаждениях различного происхождения показало, что заболевание уже вышло из привычных для нас рамок и достаточно часто встречается в сосняках естественного происхождения (табл. 1). В трех рассмотренных лесохозяйственных объединениях от 15 до 41 % очагов заболевания выявлено в насаждениях, сформированных естественным путем.

При постановке на учет очагов корневой губки и при последующих их обследованиях выделяют три степени поражения насаждений: *слабая* – патологический отпад до 10 %, очаги усыхания единичные, диаметром до 5 м, суммарно составляют не более 5 % площади выдела; *средняя* – патологический отпад от 11 до 30 %, диаметр очагов усыхания не превышает двойной высоты древостоя, суммарно составляют от 6 до 20 % площади выдела; *сильная* – патологический отпад более 30 %, очаги усыхания диаметром более двойной высоты древостоя, а площадь их превышает 20 % площади выдела (Правила…, 2009).

Таблица 1

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ОЧАГОВ КОРНЕВОЙ ГУБКИ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ СОСНЫ

Государственное производственное лесохозяйственное объединение	Площадь очагов, га	В том числе в лесных культурах		Относительное количество лесных культур, % от площади покрытых лесом земель
		га	%	
Брестское	17 748,8	10 770,2	60,7	29,0
Гомельское	39 973,7	23 689,1	59,3	32,4
Гродненское	18 294,1	15 549,4	85,0	33,4

Выявлено, что в сосновых насаждениях доминирует слабая степень поражения корневыми гнилями, составляющая от 76 до 89 % площади очагов (рис. 5).

Сильно пораженные насаждения представлены незначительными площадями. Их накоплению препятствует проведение санитарных рубок на участках, расстроенных заболеванием. Ежегодно сплошными санитарными рубками вырубается около 400 га очагов заболевания.

Распределение площади очагов в насаждениях различного происхождения по степени поражения корневой губкой выявило высокую синхронность интенсивности развития болезни в сосняках различного происхождения. Различия обнаружены только по количеству насаждений, пораженных в сильной степени: так, в Брестском и Гомельском лесохозяйственных объединениях сильно пораженные сосняки являются лесными культурами, в то время как в Гродненском – больший процент сильного поражения естественных насаждений.

Можно констатировать, что за последние несколько десятков лет произошло существенное изменение экологического ареала вредоносности *H. annosum*. Если во второй половине прошлого века очаговое поражение насаждений корневой губкой фиксировалось только в лесных культурах, причем преимущественно в созданных на нелесных землях, то в настоящее время очаги усыхания не являются редкостью и в насаждениях естественного происхождения. Несмотря на меньшую площадь очагов в естественных насаждениях на коренных лесных почвах, интенсивность развития болезни практически не отличается от лесных культур.

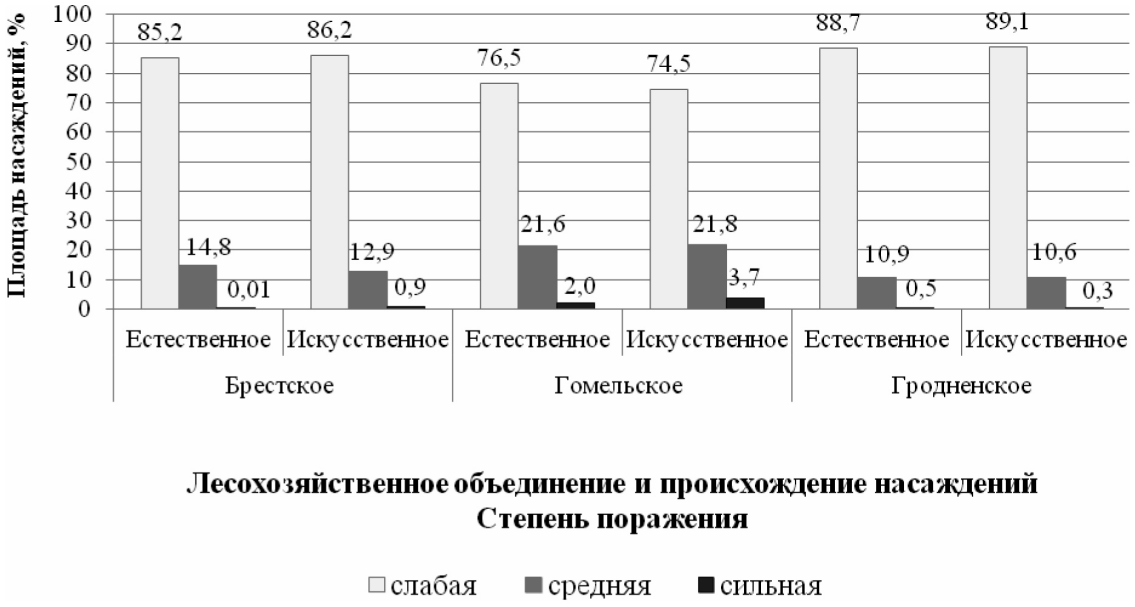


Рис. 5. **Распределение очагов корневой губки по степени поражения в насаждениях различного происхождения**

Состав может быть наиболее характерным параметром, стабильно влияющим на устойчивость насаждений. Нами было выявлено, что 72 % очагов заболевания сосредоточено в сосняках без примеси других пород. Это преимущественно чистые лесные культуры или насаждения естественного происхождения, в которых в результате лесоводственных ошибок путем проведения рубок ухода выбраны мягколиственные породы. Отсутствие естественных барьеров в виде корневых систем устойчивых пород способствует быстрому продвижению патогена и росту очагов усыхания. Сосновые насаждения, в составе которых примесь лиственных составляет более двух единиц, занимают лишь 4,4 % от всех пораженных болезнью сосняков, что еще раз иллюстрирует высокую устойчивость смешанных древостоев. Зависимость вероятности возникновения очагов корневой губки от состава насаждения хорошо аппроксимируется экспоненциальной кривой (величина достоверности аппроксимации $R^2 = 0{,}98$) (рис. 6).

Известно, что с уменьшением расстояния между восприимчивыми растениями облегчается процесс передачи и распространения инфекционных заболеваний, увеличивается скорость роста очагов,

а применительно к корневой губке – и динамика отпада деревьев. Показатель плотности размещения деревьев в насаждении – полнота является одним из наиболее динамично изменяющихся параметров, особенно в условиях частых и интенсивных рубок промежуточного пользования. Следовательно, любая статичная оценка влияния этого параметра на устойчивость насаждений будет поверхностной. Однако оперируя большой выборкой, включающей текущее таксационное описание более 22 тыс. насаждений с очагами заболевания, мы позволили себе провести некоторые сравнения.

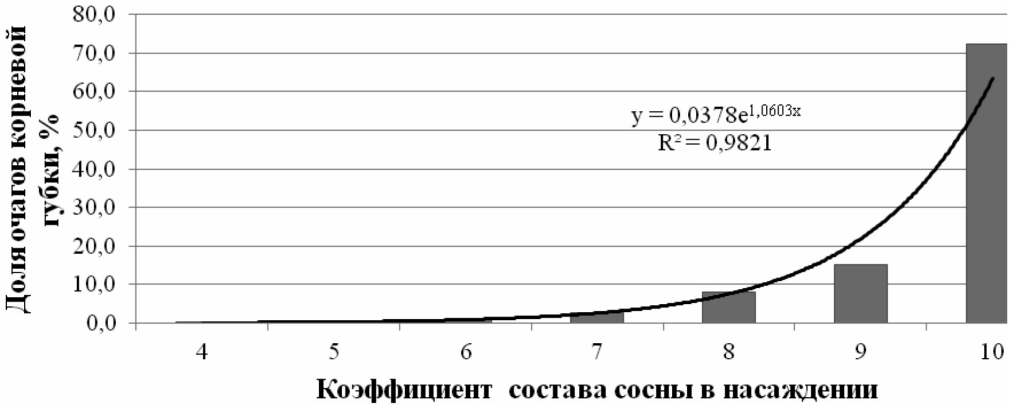


Рис. 6. **Распределение очагов корневой губки в зависимости от коэффициента состава соснового элемента леса в насаждении**

Вопреки ожиданиям оказалось, что наибольшая доля очагов корневой губки приходится на среднеполнотные насаждения, имеющие в текущее время полноту 0,7 (36 %) и 0,8 (31 %) (рис. 7).

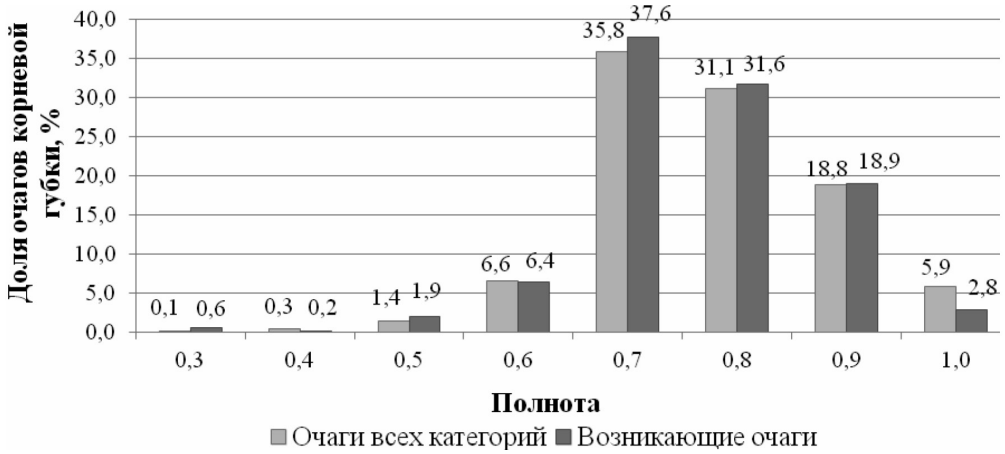


Рис. 7. **Распределение очагов корневой губки в зависимости от полноты насаждений**

Основная часть очагов корневой губки выявлена в средневозрастных и приспевающих сосняках, а к этому возрасту, как правило, полнота снижается до 0,7–0,8 в результате проведения лесохозяйственных мероприятий и выборочных санитарных рубок. Можно предположить, что в высокополнотных насаждениях отмечаются только начальные этапы формирования очагов заболевания. Для изучения этого явления мы выделили возникающие очаги в 944 выделах и распределили их площади по полнотам (см. рис. 7).

Распределение возникающих очагов по текущим полнотам насаждений показало высокую синхронность данного параметра с общим распределением очагов. Начальный этап формирования очага в виде куртинного усыхания деревьев происходит также преимущественно в среднеполнотных насаждениях, с полнотой 0,7 (38 %) и 0,8 (32 %). В перегущенных высокополнотных древостоях образуется не более 22 % очагов. Следовательно, высокая полнота не является основным фактором снижения устойчивости насаждений к корневым гнилям. При анализе связи лесоводственных факторов с интенсивностью поражения культур сосны корневыми гнилями в Орехо-Зуевском лесхозе Московской области также не выявлено достоверной зависимости пораженности от полноты насаждений (Стороженко, Куликов, 1981).

Типология сосновых лесов Беларуси приняла свой современный вид благодаря работам И. Д. Юркевича и В. С. Гельтмана (1965), И. Д. Юркевича и Н. Ф. Ловчего (1985). Среди представленных в лесном фонде Беларуси типов леса в наибольшей степени корневой губкой поражены сосняки орляковые (5,8 %) и мшистые (4,9 %) (табл. 2). Зараженность сосновых лесов существенно варьирует по лесохозяйственным учреждениям. В центральной и южной частях страны (Брестское, Гомельское, Гродненское и Минское ГПЛХО) в большей степени поражены сосняки орляковые, и только на северо-востоке республики (Могилевское ГПЛХО) – сосняки мшистые.

Таблица 2

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЗАРАЖЕННОСТЬ КОРНЕВОЙ ГУБКОЙ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ЛЕСА, %

Государственное производственное лесохозяйственное объединение	Тип леса									
	С. орляковый	С. мшистый	С. вересковый	С. лишайниковый	С. брусничный	С. кисличный	С. черничный	С. осоковый	С. багульниковый	С. долгомошный
Брестское	9,2	5,5	1,7	1,2	–	0,6	0,2	–	–	0,01
Витебское	1,9	2,0	1,2	–	0,6	0,6	0,05	–	–	–
Гомельское	10,7	5,0	3,8	1,6	1,9	0,6	0,5	0,2	0,3	0,1
Гродненское	12,5	3,5	1,4	1,9	0,2	1,2	0,2	–	–	0,04
Минское	3,8	3,3	1,5	0,9	0,3	0,7	0,3	0,02	–	–
Могилевское	3,5	6,5	5,3	21,4	3,1	0,5	0,5	–	0,01	0,01
Всего по Министерству лесного хозяйства Республики Беларусь	**5,8**	**4,9**	**2,6**	**2,0**	**0,8**	**0,7**	**0,3**	**0,1**	**0,1**	**0,02**

В некоторых лесхозах корневой губкой поражено более половины сосняков орляковых (в Дятловском – 55,4 %, Жлобинском – 62 %, Слонимском – 65,8 %), а в Пинском лесхозе их относительная зараженность достигает 91 %.

Несмотря на наибольшую представленность сосняков мшистых в структуре лесов Беларуси, они поражены чуть в меньшей степени, чем сосняки орляковые. Максимальный уровень относительной зараженности сосняков мшистых отмечается в Глусском (13,2 %), Калинковичском (16,5 %) и Петриковском (18,3 %) лесхозах. В отдельных регионах можно наблюдать высокую степень поражения сосняков лишайниковых. Так, в Рогачевском, Глусском и Бобруйском лесхозах в данном типе леса очаги корневой губки встречаются чаще, чем в других условиях произрастания. Относительная зараженность сосняков лишайниковых в данных ГЛХУ составляет 33,4; 27,5 и 21,5 % соответственно.

Довольно устойчивыми к корневым гнилям являются сосняки черничные: при достаточно широкой распространенности данного типа леса на территории республики (530 443,9 га) поражено только 0,3 % их общей площади.

По результатам обследований, проведенных в Беларуси под руководством Н. И. Федорова в 70–80-х гг. прошлого века, наиболее зараженными корневыми гнилями были сосняки мшистые, в 2–3 раза меньшая зараженность отмечалась в сосняках вересковых и брусничных. Орляковые сосняки, наряду с черничными и лишайниковыми, отличались в то время достаточно высокой устойчивостью к патогену. Высокую зараженность сосняков мшистых автор объяснял хорошо развитым моховым покровом, «образующим часто сплошную подушку и создающим благоприятные условия для развития патогена» (Федоров, 1984). Хорошо развитый моховой покров наблюдается и в других типах леса, что не способствует, однако, их высокой пораженности корневой губкой. Феномен существенного возрастания агрессивности патогена в сосняках орляковых требует дальнейшего изучения.

Новым фактом в распространенности корневой губки является выявление отдельных очагов в насаждениях, произрастающих на сырых и мокрых почвах в багульниковых, осоковых и долгомошных сосняках, где, по мнению многих исследователей, отсутствуют условия для развития корневых патогенов.

Очевидно, что типы условий местопроизрастания, характеризующиеся наличием и доступностью элементов питания и увлажненностью почвы, оказывают существенное влияние на

распространенность корневых патогенов. Анализ распределения очагов корневой губки в сосновых насаждениях позволил установить, что очаги заболевания встречаются в 9 типах условий местопроизрастания: от сухих до сырых по степени увлажнения и от бедных (А) до относительно богатых (С) по степени почвенного богатства условиях.

Наибольшая относительная зараженность корневой губкой характерна для сосновых насаждений, произрастающих в условиях свежих суборей (B_2) – 6,3 % и свежих боров (A_2) – 5,2 % (табл. 3).

Наибольшая относительная зараженность свежих боров (A_2) и суборей (B_2) характерна для сосновых насаждений всех ГПЛХО, за исключением Могилевского, в котором максимальная интенсивность поражения (24,7 %) наблюдается в сосновых насаждениях, произрастающих в условиях сухих боров (A_1). В целом по Беларуси относительная зараженность сосняков в условиях A_1 не превышает 2,2 %. В наименьшей степени подвержены поражению корневыми гнилями сосновые насаждения в бедных сырых (A_4) и очень сырых (A_5) типах условий местопроизрастания, находящихся за пределами экологического оптимума патогена. Относительная зараженность сосняков в условиях A_3, B_3, B_4 и C_2 также низкая и не превышает 1 %, что можно объяснить такими лимитирующими развитие корневой губки факторами, как повышенная влажность почвы (в условиях A_3, B_3, B_4) и возрастание конкуренции с сапрофитными грибами-антагонистами в богатых почвенных условиях (C_2).

Таблица 3

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЗАРАЖЕННОСТЬ КОРНЕВОЙ ГУБКОЙ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ УСЛОВИЙ МЕСТОПРОИЗРАСТАНИЯ, %

Государственное производственное лесохозяйственное объединение	Тип условий местопроизрастания								
	A_1	A_2	A_3	A_4	A_5	B_2	B_3	B_4	C_2
Брестское	1,2	5,2	0,1	0,01	0,002	8,5	0,2	3,2	0,8
Витебское	–	2,3	0,1	–	–	1,9	0,04	–	0,6
Гомельское	1,8	7,2	1,1	0,1	0,1	7,2	0,5	0,4	1,0
Гродненское	2,2	3,5	0,3	0,05	–	13,1	0,2	–	1,4
Минское	1,0	3,7	0,3	–	0,004	3,8	0,3	–	0,7
Могилевское	24,7	7,6	1,0	0,01	–	3,8	0,4	–	0,6
Всего по Министерству лесного хозяйства Республики Беларусь	**2,2**	**5,3**	**0,5**	**0,03**	**0,02**	**6,3**	**0,3**	**0,4**	**0,8**

Проведенный анализ позволил уточнить современный экологический ареал корневой губки в сосняках Беларуси (рис. 8).

На основе сравнения полученной эдафической распространенности корневой губки с данными работ крупных фитопатологов (Негруцкий, 1973; Федоров, 1984; Василяускас, 1989), проводивших свои исследования во второй половине XX в., можно констатировать расширение хозяйственно значимого экологического ареала патогена в современных условиях. Примеры повышения агрессивности и вредоносности корневой губки в современных условиях многочисленны по всему ареалу сосны обыкновенной. Основными абиотическими факторами, способствующими активизации куртинного усыхания сосновых насаждений Красноярского края Российской Федерации, считаются повышение влажности почвы, рост ветровой нагрузки, техногенное загрязнение, потепление климата, что наряду с рубками леса способствует распространению инфекции корневой губки и сопутствующему росту численности популяций стволовых вредителей (Павлов и др., 2012). Группой европейских исследователей было выявлено, что с потеплением климата возрастает физиологическая активность грибов рода *Heterobasidion*, следовательно, ущерб, приносимый корневыми гнилями, будет постепенно увеличиваться (Müller et al., 2013).

Накопление инфекции в очагах заболевания приводит к формированию огромного количества вариаций генотипов, среди которых распространение получают наиболее агрессивные и вирулентные индивидуумы (Арефьев, 2005). Однако образование карпофоров, а значит, и половых спор не всегда сопутствует развитию очагов корневой губки, особенно в экстремальных местообитаниях у границ ареала (Павлов и др., 2008). В условиях Беларуси плодоношение патогена достаточно устойчивое, а в последние годы наблюдается повышенная урожайность базидиом. Нами определено, что в средневозрастных лесных культурах, пораженных корневой губкой в средней степени, образуется около 1152 плодовых тела на 1 га, с общей площадью гименофора 2,17 м^2. Учитывая, что на 1 см^2

гименофора корневой губки формируется за сезон около 20 млн базидиоспор (Негруцкий, 1973), общее их количество, продуцируемое с 1 га пораженного насаждения, может достигать 434 млрд, неся в себе значительную генетическую вариабельность. Таким образом, весьма вероятно, что агрегированность субпопуляций патогена в лесных культурах способствовала образованию новых генотипов с более широкой экологической пластичностью, что в свою очередь привело к возникновению очагов заболевания в нетипичных условиях и к повышению патогенности вида в целом.

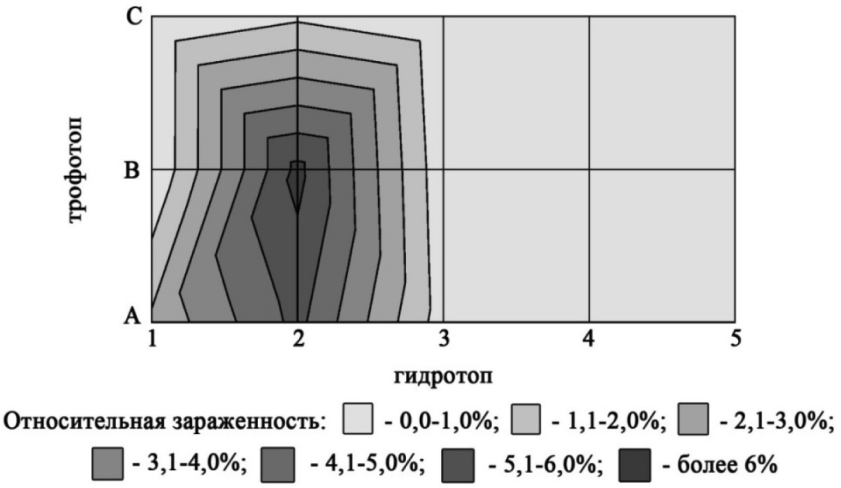


Рис. 8. **Экологический ареал корневой губки в сосняках Беларуси**

Выводы

Пестрая ситовая гниль корней, вызываемая грибом *H. annosum*, в естественных коренных насаждениях, не затронутых хозяйственной деятельностью, является одной из многих эндемичных болезней сосны, не наносящих ощутимого урона популяции хозяина. В устойчивых насаждениях корневая губка ускоряет отмирание деревьев естественного отпада, далее патоген проходит длительный этап сапрофитного развития на их древесине. Являясь начальным звеном сукцессии ксилотрофных организмов, гриб играет важную роль в процессах круговорота веществ. Внешние проявления современной трансформации патогенеза выражаются в расширении границ экологического ареала *H. annosum*, развитии очагов усыхания в насаждениях естественного происхождения по сценарию, характерному ранее только для лесных культур, повышении интенсивности спороношения. Это стало возможным благодаря массовому ослаблению насаждений абиотическими факторами среды и производственными ошибками при создании и уходе за насаждениями, приводящими к накоплению значительного количества инфекции возбудителя. В таких условиях патоген способен существенно изменять свой трофический статус, повышать вирулентность и наносить существенный ущерб лесному хозяйству в виде куртинного поражения древостоев. Фактически огромными площадями монокультур сосны в прошлом веке мы создали новую искусственную экологическую нишу, которая начала постепенно наполняться грибной биотой, приспосабливающейся к новым условиям и подстраивающей эти условия под свои требования. На первом этапе заполнения, не испытывая особой конкуренции, доминирующую роль получили основные поставщики мортмассы – факультативные паразиты. Корневая губка, по-видимому, запускает природные механизмы саморегуляции биогеоценоза, усложняя его структуру и строение, что, однако, приводит к снижению продуктивности насаждения в краткосрочной перспективе и противоречит целям лесовыращивания в эксплуатационных лесах. В насаждениях, несущих, прежде всего, экосистемные и рекреационные функции (леса первой группы), деятельность патогена можно признать конструктивной, а ущерб, приносимый заболеванием – необходимой платой за естественное восстановление нарушенной человеком лесной экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск: Наука, 2010. 260 с.

Василяускас А. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас, 1989. 175 с.

Гельтман В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1982. 326 с.

Логинов В. Ф., Бровка Ю. А. Экстремальные климатические явления: пространственно-временные

закономерности их изменений и предпосылки прогнозирования. Минск: РУП «Бел НИЦ «Экология», 2012. 132 с.

Негруцкий С. Ф. Корневая губка. М.: Лесная промышленость, 1973. 200 с.

Павлов И. Н. Куртинное усыхание в монокультурах основных лесообразующих пород – априори низкая устойчивость или ошибки в технологии создания? // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: материалы IX Междунар. науч. конф. Красноярск: СибГТУ, 2006. С. 3–21.

Павлов И. Н. и др. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 1–2. С. 28–36.

Павлов И. Н. Роль корневых патогенов в усыхании хвойных лесов юга Сибири // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 85–95.

Падутов В. Е., Баранов О. Ю., Воропаев Е. В. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск: Юнипол, 2007. 176 с.

Порядок проведения лесопатологического мониторинга лесного фонда: ТКП 252-2010. Введ. 29.07.10. Минск: Минлесхоз, 2010. 64 с.

Правила назначения и проведения мероприятий по защите сосны и ели от корневых гнилей, вызываемых корневой губкой и опенком: ТКП 224-2009. Введ. 14.10.09. Минск: Минлесхоз, 2009. 25 с.

Разработать и внедрить рекомендации по ограничению вредоносности корневой губки в сосновых лесных культурах и повышению их устойчивости и продуктивности: отчет о НИР (промежут.) / Белорус. гос. технол. ун-т; рук. темы В. Б. Звягинцев. Минск, 2013. 73 с. № ГР 20120607.

Рожков Л. Н., Ермаков В. Е., Ловчий Н. Ф. Динамика и состояние сосновых лесов Беларуси // Труды БГТУ. Лесное хозяйство. 2005. № 1. С. 7–13.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

Стороженко В. Г., Куликов А. И. Учет лесоводственных факторов при прогнозировании пораженности сосновых культур корневой губкой // Лесное хозяйство. 1981. № 10. С. 56–57.

Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1984. 160 с.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. География, типология и районирование лесной растительности. Минск: Наука и техника, 1965. 288 с.

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф. Сосновые леса Белоруссии: Типы, ассоциации, продуктивность. Минск: Наука и техника, 1984. 176 с.

Asiegbu F. O., Adomas A., Stenlid J. Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s.1. // Molecular Plant Pathology. 2005. N 6. P. 395–409.

Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control / Library of Congress Cataloging-in-Publication Data; edited by S. Woodward [et al.]. Cambriage: University Press, 1998. 589 p.

Müller M. M. et al. Consequences of climate warming on the activity of *Heterobasidion parviporum* in Finland / M. M. Müller, R. Sievänen, E. Beuker, H. Meesenburg, N. La Porta, J. Ekojärvi, I. Pavlov, J. Hantula, K. Korhonen // Root and Butt Rots of Forest Trees: proc. of 13th Int. Conf., Firenze – S. Martino di Castrozza, 4–10 sept. 2011. Firenze, 2013. P. 79–81.

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В ТРУТОВЫХ И СЪЕДОБНЫХ ГРИБАХ В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Л. Г. Исаева

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН,
isaeva@inep.ksc.ru

Леса Мурманской области находятся на северном пределе распространения. Это наиболее северные в Европейской России леса, заходящие так далеко вследствие влияния теплого течения Гольфстрим и отсутствия многолетней мерзлоты. В современный период прослеживается выраженная зональность территории. Выделяются две зоны – тундровая и таежная. Общая площадь таежной зоны в пределах полуострова – примерно 100 тыс. км^2, где выделяются две подзоны – лесотундровая и северотаежная. В регионе сохранились большие массивы так называемых «старовозрастных лесов», что подразумевает значительный срок формирования лесного сообщества без существенных антропогенных нарушений, а не только значительный возраст древостоя. Общая площадь малонарушенных лесов региона составляет примерно 30 тыс. км^2 (Зайцева и др., 2002).

Значительное влияние на окружающую среду региона оказывают комбинаты цветной металлургии «Североникель» и «Печенганикель», представляющие собой источник аэротехногенных загрязнений, содержащих сернистый ангидрид и тяжелые металлы, разносящиеся ветром на десятки и даже сотни километров. Площадь лесов, поврежденных промышленными выбросами металлургических комбинатов, составляет 1,7 % от покрытой лесом площади, в том числе доля погибших древостоев – 0,2 %. Наибольшая площадь поврежденных лесов в зоне влияния комбината «Североникель» отмечалась в начале 90-х гг. прошлого столетия (около 400 тыс. га), к 2010 г. общая площадь очага текущего загрязнения снизилась примерно вдвое (Цветков В. Ф. , Цветков И. В., 2010). Вокруг медно-никелевых комбинатов сформировались основные стадии техногенных сукцессий техногенная пустошь – техногенные редколесья – дефолиирующие леса – фон (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2005).

Промышленное аэротехногенное воздействие на лесные экосистемы региона приводит к сокращению видов и их местообитаний, к качественным и количественным изменениям грибов (Брындина, 2000; Исаева, 2002, 2005; Рассеянные элементы…, 2004; Вотинцева, Исаева, 2006; Химич, Исаева, 2007, 2008, 2009, 2011; Исаева, Химич, 2009).

В течение последних 15 лет на комбинате «Североникель» ОАО «Кольская ГМК» происходит реконструкция производства и снижение количества выбросов загрязняющих веществ. Учитывая то, что в многолетних циклах изменения нагрузок установлен эффект 5–10-летнего запаздывания отклика экосистем, как на резкие увеличения нагрузок, так и на падения объемов выбросов (Цветков В. Ф., Цветков И. В., 2010), исследование реакции грибов на влияние аэротехногенного загрязнения весьма актуально. Химический элементный состав грибов-макромицетов важен для выявления биологических особенностей видов, их участия в биогеохимических процессах лесных экосистем и для оценки пищевого качества грибов.

В работе предпринята попытка изучить реакцию трутовых и съедобных грибов на влияние воздушного промышленного загрязнения.

1. Трутовые грибы

Известно, что грибы могут накапливать тяжелые металлы в больших количествах (Гордиенко, Горленко, 1987; Горбунова, Терехова, 1995; Gabriel et al., 1997; Поддубный и др., 1998; Чураков и др., 2004; Иванов, 2005). На аккумуляцию тяжелых металлов в плодовых телах грибов влияют две группы факторов: факторы окружающей среды (концентрация металлов в субстрате, pH, органическое вещество, загрязнение атмосферных осадков) и

организменные факторы (структура гриба, биохимический состав, деструктивная активность, развитие мицелия и спорокарпов, морфологические свойства) (Karaman, Matavulj, 2005). Мицелий ксилотрофных грибов обладает высокой сорбционной активностью и аккумулирует тяжелые металлы из субстрата, концентрация которых в плодовых телах может существенно превышать фоновые значения (Чураков и др., 2004; Исаева, 2005; Иконникова и др., 2005; Ровбель, Гончарова, 2005), что и приводит к снижению активности ферментного комплекса трутовиков вблизи крупных металлургических предприятий (Горбунова, Терехова, 1995; Мухин и др., 2000; Александрова и др., 2005). Базидиомы многолетних ксилотрофов (*Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Phellinus igniarius*) обладают прочной деревянистой консистенцией, защитным корковым слоем, что, несомненно, снижает проникновение и накопление элементов. Важным фактором, влияющим на доступность тяжелых металлов, является pH субстрата. Установлено, что по мере увеличения кислотности растет подвижность соединений металлов, а щелочная реакция среды, в свою очередь, снижает доступность проникновения элементов. При этом минеральный состав древесины в пределах одного ствола может варьировать в зависимости от положения и типа гнили (Ostrofsky et al., 1997). Реакция ксилотрофных базидиомицетов на действие сернистого ангидрида неоднозначна, у разных видов пределы токсических и ингибирующих концентраций различны (Гордиенко, Горленко, 1987). Общим ответом грибных организмов на присутствие токсичных соединений металлов является синтез специфических связывающих металлы белков – металлотионеинов, небольших (8–10 кДа) полипептид, богатых цистеином, которые связывают такие металлы, как Cu, Zn, Cd и Hg (Горбунова, Терехова, 1995).

Цель исследований: изучить элементный состав трутовых грибов на мониторинговых площадках, расположенных на различном удалении от комбината «Североникель».

Объекты и методы

Объектами исследований явились еловые (кустарничково-зеленомошный тип) и сосновые леса (кустарничково-лишайниковый тип) разной степени нарушенности. Отбор образцов трутовых грибов: *Fomitopsis pinicola* (Sw. : Fr.) P. Karst., *Fomes fomentarius* (L. : Fr.) Fr., *Piptoporus betulinus* (Bull. : Fr.) P. Karst., *Phellinus igniarius* (L. : Fr.) Quél. осуществлялся в полевых условиях на постоянных мониторинговых площадках, расположенных на расстоянии в 7, 10, 25, 29, 31 км от комбината «Североникель». Фоновый участок располагался в 250 км на ЮЗЗ от источника загрязнения. Грибы преимущественно отбирались на сухостойных деревьях, буреломе, валеже. В качестве субстрата использовалась древесина под плодовым телом.

В лабораторных условиях подготовка образцов (плодовых тел грибов) к химическому анализу была выполнена двумя способами. Первый заключался в том, что гриб в сыром виде делили по годичным слоям, измельчали и высушивали при комнатной температуре. Другим способом плодовое тело гриба высушивали при комнатной температуре, затем по центру гриба вырезали (выпиливали нержавеющей пилкой) пластину, захватывая все слои, толщиной до 1 см, который затем измельчали. Субстрат отбирали непосредственно в месте роста плодового тела гриба, высушивали при комнатной температуре и измельчали.

Содержание металлов в дереворазрушающих грибах и субстрате определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии, серы и фосфора – колориметрическим методом.

Результаты

Содержание элементов в мг/кг абс. сухого веса в трутовых грибах и субстрате в природных и поврежденных воздушным промышленным загрязнением лесах представлено в таблицах 1–4.

В фоновых условиях (ненарушенные леса) содержание элементов в базидиомах сильно варьирует (табл. 1), вероятно, это можно объяснить разной степенью разложения древесины, содержанием элементов в субстрате и другими факторами. Плодовые тела исследуемых трутовых грибов активно аккумулируют цинк, по сравнению с другими микроэлементами. Известно, что источником повышенного содержания цинка в плодовых телах трутовиков является разлагаемый луб (Надеин, Тарханов, 2005). Концентрации марганца в трутовиках ниже, по сравнению с его высоким содержанием в субстрате. Тяжелые металлы содержатся в незначительных количествах. Наибольшие показатели меди, никеля и серы характерны для плодовых тел *Phellinus igniarius* по сравнению с *Fomes fomentarius* и *Piptoporus betulinus.* Окаймленный трутовик (*Fomitopsis pinicola*) активно аккумулирует макроэлемент Mg, настоящий березовый (*Fomes fomentarius*) – K, ложный осиновый (*Phellinus igniarius*) – Ca, березовая губка

(*Piptoporus betulinus*) – Р. Несмотря на высокое содержание кальция в субстрате, для *Piptoporus betulinus* и *Fomitopsis pinicola* отмечается весьма низкая его концентрация в плодовых телах этих видов.

Результаты исследований показали, что по мере приближения к комбинату «Североникель» концентрации никеля и меди в базидиомах трутовых грибов увеличиваются (см. табл. 2–4).

Таблица 1

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В ПЛОДОВЫХ ТЕЛАХ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ И В СУБСТРАТЕ* НЕНАРУШЕННЫХ ЛЕСОВ, мг/кг (по: Химич, Исаева, 2008)

Вид гриба	Ca	Mg	K	Mn	Zn	Al
Fomitopsis pinicola (n=3)	96,5±36,4 60,0–132,9	6005,7±1676,4 4329,2–7682,1	1759,9± 407,3 1352,6–2167,2	7,96±1,7 6,3–9,7	115,9±2,3 113,6–118,2	13,2±0,3 12,9–13,5
Субстрат	732,8	2084,9	1242,9	54,6	39,6	34,1
Fomes fomentarius (n=3)	3940,1±412,8 1077,5–7367,1	2887,9±642,6 211,0–6642,3	3148,9±506,3 1163,6–9928,0	68,5±21,3 4,3–355,2	66,6±6,5 27,1–116,6	24,7±3,3 6,21–43,4
Субстрат	1246,5±268,6 556,5–2247,3	344,1±71,3 91,4–622,4	889,8±240,0 217,1–2163,1	341,5±67,8 175,0–668,7	33,3±9,5 4,8–73,9	14,7±5,7 5,2–48,4
Phellinus igniarius (n=3)	5978,7±2452,8 3525,9–8431,5	5767,5±244,9 5522,6–6012,4	2649,2±180,9 2468,3–2830,1	53,2±23,4 29,84–76,6	291,0±98,7 192,4–389,7	26,1±4,4 21,7–30,4
Субстрат	2242,8	529,4	1613,8	271,5	69,2	27,0
Piptoporus betulinus (n=3)	336,3±14,9 307,0–355,8	678,1±32,2 626,1–736,9	2393,4±129,5 2217,3–2645,9	22,7±5,0 17,7–32,7	134,3±15,9 114,6–165,7	6,1±0,7 4,7–7,0
Субстрат	548,9	186,5	384,3	260,8	40,1	5,2

Продолжение табл. 1

Вид гриба	Fe	S	P	Cu	Ni	Pb	Cd
Fomitopsis pinicola (n=3)	18,7±6,4 12,3–25,0	433,3±55,3 378,0–488,6	643,4±264,8 378,7–908,2	3,1±0,6 2,4–3,7	0,7±0,04 0,6–0,7	0,4±0,02 0,3–0,4	0,1±0,02 0,05–0,1
Субстрат	17,4	н/о	274,1	3,0	0,6	н/о	н/о
Fomes fomentarius (n=3)	20,2±2,4 9,9–42,7	745,2±126,9 50,0–1887,7	1248,4±136,8 409,5–2972,3	14,7±1,5 5,1–24,7	0,9±0,2 0,3–3,4	0,7±0,1 0,2–1,9	0,28±0,04 0,1–0,8
Субстрат	11,5±2,3 5,7–25,1	н/о	244,7±43,38 142,51–458,45	2,66±0,6 1,27–5,67	1,26±0,36 0,45–3,14	н/о	н/о
Phellinus igniarius (n=3)	17,2±3,4 13,8–20,6	1438,5±54,1 1384,3–1492,6	1018,9±38,4 980,4–1057,3	33,9±3,4 30,5–37,3	3,9±0,9 2,9–4,8	1,1±0,1 1,0–1,2	0,26±0,02 0,1–0,2
Субстрат	16,7	н/о	161,77	2,26	0,86	н/о	н/о
Piptoporus betulinus (n=3)	14,7±1,0 12,7–16,2	439,6±42,2 373,2–517,9	1364,9±127,3 1150,1–1590,7	1,42±0,5 0,7–2,4	0,3±0,1 0,2–0,4	0,3±0,1 0,2–0,4	н/о
Субстрат	7,7	н/о	123,32	2,31	0,5	н/о	н/о

Примечание. В числителе – среднее значение ± стандартная ошибка, в знаменателе – минимум-максимум; н/о – не определяли; * субстрат для Fomitopsis pinicola – древесина сосны, для других видов трутовых грибов – древесина березы разной степени разложения.

Таблица 2

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В ОКАЙМЛЕННОМ ТРУТОВИКЕ И В СУБСТРАТЕ* НАРУШЕННЫХ ЛЕСОВ, мг/кг

Вид гриба	км*	Ca	Mg	K	Mn	Zn	Al
Fomitopsis pinicola (n=5)	7	309,6±25,7 260,3–408,1	4245,3±99,3 2279,4–7020,7	1713,2± 404,0 460,1–2990,6	18,6±3,0 13,4–30,2	150,0±20,1 89,3–201,1	34,1±6,5 23,2–59,5
Субстрат (n=4)	7	1083,6±261,4 442,5–1719,5	73,5±26,1 25,0–146,0	267,9± 72,4 151,0–473,1	43,0±8,7 26,1–65,7	14,2±4,6 7,5–27,9	12,7±2,1 7,3–16,8
Fomitopsis pinicola (n=7)	25	359,9±131,8 31,1–932,0	2451,2±377,8 1468,5–4408,7	1456,0±296,8 553,5–2893,1	41,5±16,9 6,7–112,0	117,1±25,2 66,4–238,7	23,7±2,3 17,2–35,9
Субстрат (n=3)	25	933,1±80,6 810,4–1084,9	85,1±34,5 30,0–148,7	190,8±38,6 115,6–243,2	52,3±15,3 22,4–72,6	14,9±1,8 11,4–17,7	4,9±0,6 3,7–5,9
Fomitopsis pinicola (n=3)	30	105,5±61,4 30,6–227,2	1588,3±121,0 1383,2–1802,2	1894,7±759,6 677,8–3290,8	15,3±9,6 1,6–33,8	74,4±24,3 46,3–122,7	15,8±2,0 11,8–17,9
Субстрат (n=1)		2226,6	241,7	617,6	179,8	41,6	11,1

Продолжение табл. 2

Вид гриба	км*	Fe	S	P	Cu	Ni	Pb	Cd
Fomitopsis pinicola (n=5)	7	98,2±42,1 39,1–262,2	997,3±113,1 715,8–1356,2	1109,0±334,6 227,7–2272,1	34,9±10,9 12,8–65,6	234,7±55,2 98,3–424,0	1,3±0,5 0,5–3,3	0,2±0,05 0,07–0,39
Субстрат (n=4)	7	17,4±4,9 11,1–31,9	н.о.	80,0±22,3 29,4–137,5	16,8±1,8 12,7–20,0	18,7±12,7 3,7–56,4	н.о.	н.о.
Fomitopsis pinicola (n=7)	25	27,7±4,5 15,3–52,7	571,6±43,9 439,9–706,3	676,7±99,8 337,0–1137,7	7,7±3,3 1,9–26,6	28,4±8,2 6,6–64,3	0,3±0,04 0,2–0,5	0,08±0,01 0,04–0,13
Субстрат (n=3)	25	9,5±3,2 4,6–15,6	н.о.	58,7±14,2 31,4–79,5	2,7±1,1 1,4–4,9	21,8±18,9 2,2–59,7	н.о.	н.о.
Fomitopsis pinicola (n=3)	30	29,0±4,6 22,6–37,9	535,9±121,8 312,6–731,9	801,7±229,4 385,9–1177,6	5,3±2,3 1,2–9,3	5,6±1,7 2,3–8,0	0,2±0,01 0,13–0,2	0,07±0,03 0,04–0,12
Субстрат (n=1)	30	11,8	н.о.	113,7	4,1	4,3	н.о.	н.о.

Примечание. * Расстояние от источника загрязнения; в числителе – среднее значение ± стандартная ошибка, в знаменателе – минимум-максимум; н.о. – не определяли; * субстрат для *Fomitopsis pinicola* – древесина ели.

Таблица 3

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В НАСТОЯЩЕМ БЕРЕЗОВОМ И ЛОЖНОМ ТРУТОВИКАХ И В СУБСТРАТЕ* НАРУШЕННЫХ ЛЕСОВ, МГ/КГ

Вид гриба	Расстояние от комбината, км	Ca	Mg	K	Mn	Zn	Al
Fomes fomentarius (n=6)	7	2993,6±367,8 1881,7–4487,1	1181,0±673,0 383,2–4542,2	2162,4±329,6 1216,6–3205,8	36,5±28,0 1,6–176,1	33,5±3,6 21,9–44,9	18,1±4,9 11,9–42,2
Субстрат (n=3)	7	4433,3±2403,9 753,3–8952,7	1056,2±593,6 209,2–2200,2	4054,4±1153,5 1761,5–5444,3	705,8±242,1 355,4–1170,4	178,2±121,8 28,0–419,4	11,0±2,2 7,3–15,1
Phellinus igniarius (n=3)	7	6001,1±1878,9 4122,2–7880,0	3188,5±682,1 2506,4–3870,6	1453,0±471,5 981,5–1924,5	37,9±12,8 25,1–50,8	53,8±9,8 44,0–63,6	48,2±2,8 45,4–51,0
Субстрат	7	2065,3	310,3	363,6	476,8	72,4	6,9
Fomes fomentarius (n=4)	30	3789,4±381,7 3032,0–4802,5	2856,2±1129,9 499,9–5097,0	3016,7±839,1 1780,4–5494,6	74,2±22,2 41,1–139,1	78,0±20,1 31,6–127,6	16,1±5,5 6,2–30,7
Субстрат (n=4)	30	1590,4±613,7 416,5–2990,9	299,8±113,7 74,9–603,9	960,3±388,4 126,8–1843,0	635,0±285,1 16,4–1322,9	132,2±116,8 5,6–482,3	15,8±6,8 5,8–35,3
Fomes fomentarius	100	2344,8	864,0	1039,2	257,1	86,7	22,9
Субстрат	100	1532,0	393,8	792,2	620,3	37,7	6,9

Продолжение табл. 3

Вид гриба	км	Fe	S	P	Cu	Ni	Pb	Cd
Fomes fomentarius (n=6)	7	33,6±3,9 20,9–46,5	859,3±202,3 295,9–1748,7	856,5±162,6 523,2–1571,7	37,1±7,3 16,2–63,7	30,9±5,7 11,2–46,0	0,6±0,1 0,3–1,2	0,2±0,02 0,2–0,3
Субстрат (n=4)	7	9,0±1,4 6,6–11,3	н.о.	808,7±318,4 268,6–1371,0	26,5±17,9 2,4–61,4	38,7±19,0 5,4–71,3	0,8±0,4 0,5–1,2	0,7±0,14 0,5–0,8
Phellinus igniarius (n=3)	7	99,0±28,7 70,3–127,7	2435,8±362,5 2073,3–2798,3	556,1±37,3 518,8–593,4	174,1±25,0 149,1–199,1	164,5±13,9 150,5–178,4	2,5±0,1 2,4–2,6	0,2±0,1 0,1–0,3
Субстрат	7	12,9	н.о.	225,7	5,6	11,7	н.о.	н.о.
Fomes fomentarius (n=4)	30	27,1±7,3 18,3–48,8	1496,4±385,1 770,4–2484,0	912,1±154,8 513,8–1249,8	38,6±12,6 19,3–75,5	6,9±2,7 3,2–14,7	0,3±0,1 0,2–0,4	0,1±0,02 0,1–0,2
Субстрат (n=4)	30	17,1±6,9 8,0–37,5	н.о.	359,1±184,6 26,4–876,6	3,7±2,2 0,4–10,1	6,3±1,6 4,3–11,2	0,8±0,2 0,6–1,2	0,3±0,2 0,02–0,8
Fomes fomentarius	100	34,2	524,0	476,7	22,2	2,7	0,9	0,09
Субстрат	100	18,9	н.о.	293,9	2,4	1,4	н.о.	н.о.

На расстоянии 7 км от источника загрязнения в плодовых телах *Fomitopsis pinicola* максимально накапливается никель (до 424 мг/кг), в плодовых телах *Phellinus igniarius* – медь (до 199,1 мг/кг) и сера (до 2798,3 мг/кг). Следует отметить, что значительное содержание серы в ложном трутовике выявлено и в условиях фона, что подтверждает выводы других исследователей (Колонтаева, 2006), что (*Phellinus igniarius*) является макроконцентратором серы. В однолетних плодовых телах березовой губки *Piptoporus betulinus* Ni и Cu содержатся до 7,0 и 25,8 мг/кг соответственно. Кроме вышеуказанных элементов в окаймленном трутовике вблизи комбината отмечены максимальные значения по Mg, Zn и Fe; в ложном трутовике – по Fe и Ca, в березовой губке – по K, P и Zn (см. табл. 2–4). Известно, что повышение содержания Fe в выбросах приводит к усиленному

накоплению основных поллютантов. Отмечен синергетический эффект в аккумуляции металлов, в частности, Fe с Cu и Zn в плодовых телах ксилотрофов (Karaman, Matavulj, 2005).

При максимальной приближенности к комбинату концентрация никеля и меди в плодовых телах изучаемых ксилотрофов существенно превышает содержание этих элементов в субстрате. По мере удаления от комбината разница в содержании основных поллютантов в субстрате и плодовом теле гриба становится меньше; особенно отчетливо это прослеживается по *Fomitopsis pinicola* (см. табл. 2).

Таблица 4

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В БЕРЕЗОВОЙ ГУБКЕ И В СУБСТРАТЕ* НАРУШЕННЫХ ЛЕСОВ, мг/кг

Вид	Расстояние от комбината, км	Ca	Mg	K	Mn	Zn	Al
Piptoporus betulinus (n=3)	7	493,7±153,3 198,0–711,8	772,0±26,4 737,1–823,8	5597,2±1300,8 3015,4–7166,5	4,8±1,9 1,2–7,8	171,4±16,7 145,8–202,9	7,3±0,8 6,0–8,8
Субстрат (n=3)	7	888,1±88,4 749,6–1052,4	162,2±21,9 119,3–191,0	1197,9±701,2 475,3–2600,1	67,1±19,3 41,3–104,7	28,9±8,4 12,7–40,9	5,8±0,1 5,7–5,9
Piptoporus betulinus	100	104,4	444,3	3426,2	2,2	62,1	6,0
Субстрат	100	6421,3	476,3	837,2	204,3	68,6	317,8

Продолжение табл. 4

Вид	Расстояние от комбината, км	Fe	S	P	Cu	Ni	Pb	Cd
Piptoporus betulinus (n=3)	7	11,8±1,1 10,2–13,9	429,2±93,1 298,0 – 609,2	1277,3±251,8 852,4–1753,8	17,0±7,3 2,6–25,8	4,9±1,1 3,6–7,0	0,6±0,2 0,4–1,0	0,1±0,03 0,04–0,13
Субстрат (n=3)	7	18,3±6,8 5,7–28,8	н.о.	130,2±20,1 91,7–159,1	14,4±6,3 2,8–24,4	11,6±5,5 1,5–20,4	0,2±0,04 0,2–0,3	0,2±0,06 0,1–0,2
Piptoporus betulinus	100	18,7	513,6	1427,0	2,6	0,8	0,7	0,03
Субстрат	100	198,1	н.о.	747,3	15,0	14,4	н.о.	н.о.

Примечание. В числителе – среднее значение ± стандартная ошибка, в знаменателе – минимум-максимум; н/о – не определяли; * субстрат для *Piptoporus betulinus* – древесина березы.

Результатами исследований послойного трубчатого слоя трутовиков выявили аналогичные закономерности распределения макро- и микроэлементов (табл. 5). В трубчатых слоях трутовиков *Fomitopsis pinicola* (K, Mg, Mn, Fe, Zn, Ni, Cu, Cd и P) и *Fomes fomentarius* (Ca, Mg, K, Fe, Cd и P) элементы преимущественно концентрируются в гименофоре (текущего года). В березовой губке (*Piptoporus betulinus*) Ni, Cd, Pb распределяются относительно равномерно, бóльшая часть элементов накапливается в гименофоре, кроме Mn, который концентрируется в мякоти гриба (Химич, Исаева, 2011).

Таблица 5

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В *FOMITOPSIS PINICOLA* В НАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ (ПОСЛОЙНО), мг/кг

Тип сообщества	Расстояние от комбината, км	Слой	Ni	Cu	Cd	Pb	Zn	Ca	Mg	K	Al	Fe	Mn	P
Еловое редколесье	7	2001	228,6	6,0	0,10	0,31	179,0	284,7	3789,8	2322,3	44,9	32,1	8,8	1056,8
		2002	323,2	31,1	0,33	0,64	311,8	298,2	11229,5	3479,1	20,4	55,5	12,9	2685,0
		2003	416,5	58,2	0,53	0,82	462,1	299,9	18464,4	3563,2	18,5	76,1	11,7	2791,4
Еловое редколесье	7	2000	227,3	11,0	0,07	1,06	98,0	536,2	2205,1	721,0	37,3	28,5	11,5	485,1
		2001	337,8	13,9	0,16	0,88	261,2	1113,8	5255,7	1368,3	27,0	41,8	30,7	919,7
		2002	390,0	22,7	0,26	0,99	381,1	1212,2	10285,3	1668,3	26,0	50,2	54,4	1164,5
		2003	496,2	49,5	0,45	1,24	597,7	1676,0	24992,7	2102,0	33,1	118,8	72,4	1578,7
Еловое редколесье	7	2000	227,3	11,0	0,07	1,06	98,0	536,2	2205,1	721,0	37,3	28,5	11,5	485,1
		2001	337,8	13,9	0,16	0,88	261,2	1113,8	5255,7	1368,3	27,0	41,8	30,7	919,7
		2002	390,0	22,7	0,26	0,99	381,1	1212,2	10285,3	1668,3	26,0	50,2	54,4	1164,5
		2003	496,2	49,5	0,45	1,24	597,7	1676,0	24992,7	2102,0	33,1	118,8	72,4	1578,7

Продолжение табл. 5

Тип сообщества	Расстояние от комбината, км	Слой	Ni	Cu	Cd	Pb	Zn	Ca	Mg	K	Al	Fe	Mn	P
Сосновое редколесье	10	1999	215,5	31,1	0,2	1,8	82,4	901,5	3259,3	1591,4	33,8	62,0	113,7	835,5
		2000	330,4	61,4	0,3	1,3	202,6	1210,5	3895,0	956,4	35,9	111,2	168,9	728,2
		2001	375,6	66,4	0,6	1,6	283,8	1191,5	5538,6	1677,3	41,1	127,5	296,2	1084,5
		2002	492,1	124,7	0,9	1,5	422,1	1459,8	7342,7	2084,6	49,2	167,3	428,7	1815,9
		2003	551,0	139,9	1,1	1,7	423,9	1161,6	8824,0	2275,1	42,5	174,4	297,6	4630,5
Ельник кустарничковый	25	2000	27,0	5,8	0,03	0,22	97,7	109,9	2166,1	1258,4	11,0	17,1	39,7	784,6
		2001	39,7	3,8	0,07	0,99	173,1	115,1	3339,6	1315,8	23,4	31,3	54,7	1208,1
		2002	168,4	21,8	0,32	0,39	796,3	140,5	21923,5	2914,7	25,5	45,7	137,7	1496,2
Ельник кустарничковый	28	1999	50,2	5,9	0,03	1,2	81,9	314,5	1836,5	1352,0	21,2	47,3	38,8	421,4
		2000–2001	59,5	6,6	0,05	0,3	197,9	277,7	4244,5	2106,3	24,8	41,4	58,1	805,9
		2002	75,0	17,1	0,06	1,2	248,7	333,8	5340,7	3186,5	8,7	48,8	58,7	1187,1
		2003	78,3	15,6	0,08	0,7	313,3	294,3	5609,4	3899,5	9,1	61,5	86,7	1917,1

Известно, что гриб в первую очередь поглощает минеральные элементы через мицелий, затем элементы перераспределяются в плодовое тело, в первую очередь, в растущий и спорулирующий гимениальный слой, который располагается в гименофоре (Wázny, 1963).

Таким образом, исследованиями выявлена видоспецифичность накопления элементов трутовыми грибами: окаймленный трутовик (*Fomitopsis pinicola*) активно аккумулирует макроэлемент Mg, настоящий березовый (*Fomes fomentarius*) – K, ложный осиновый (*Phellinus igniarius*) – Ca, березовая губка (*Piptoporus betulinus*) – P. По мере приближения к источнику загрязнения в трутовых грибах наблюдается увеличение содержания Cu и Ni. Большим количеством содержания Ni и Cu отличаются многолетние плодовые тела, по сравнению с однолетними базидиомами. В гименофоре текущего года содержание исследуемых элементов выше, по сравнению с остальной частью гриба.

Таблица 6

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В *FOMES FOMENTARIUS* В НАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ (ПОСЛОЙНО), мг/кг

Тип сообщества	Расстояние от комбината, км	Слой (год)	Ni	Cu	Cd	Pb	Zn	Ca	Mg	K	Al	Fe	Mn	P
Еловое редколесье	7	2000	63,7	54,4	0,2	1,3	43,2	2429,3	418,6	3007,8	33,1	43,1	24,9	1342,6
		2001	29,9	139,1	0,2	0,2	180,1	3777,9	557,9	3943,0	16,7	23,4	4,4	1065,8
		2002	31,2	113,3	0,4	0,4	288,7	6546,9	746,0	3839,7	17,4	19,1	4,6	1206,8
		2003	59,6	97,8	0,8	1,2	266,4	10130,6	682,0	4122,9	33,8	62,3	7,8	3163,7
Сосновое редколесье	10	2000	189,4	28,9	0,4	0,6	440,7	345,0	13224,8	3521,0	8,7	98,4	208,3	1856,5
		2001	312,6	44,4	0,5	0,8	827,4	419,4	17796,9	4171,5	8,9	113,0	199,7	3884,3
		2002	362,6	63,7	0,7	0,8	1138,6	566,9	28422,9	4082,9	8,7	152,6	271,1	5475,7
		2003	321,7	69,2	0,8	0,8	1001,3	601,1	31748,1	4516,3	<0,5	142,2	179,7	6687,5
Ельник кустарничково-зеленомошный	31	2000	3,2	53,8	0,1	0,8	236,7	1715,3	907,3	1562,4	<0,5	18,7	8,9	774,7
		2001	3,3	42,3	0,1	0,7	240,5	4047,1	635,6	2209,4	<0,5	16,0	5,8	986,4
		2002	2,7	38,6	0,1	0,5	240,9	4636,6	603,3	2684,5	<0,5	14,8	5,9	1070,0
		2003	14,2	47,5	0,6	1,1	417,6	21037,4	1076,4	3777,7	8,4	34,5	9,5	3478,9

2. Съедобные грибы

Сбор и потребление съедобных грибов имеют давнюю традицию на Севере России. В настоящее время грибы активно собираются для домашнего потребления, для продажи на местных рынках, для заготовительной промышленности пищевых продуктов. Употребление съедобных грибов является чрезвычайно значимым для жителей Мурманской области, как источник дополнительного питания и источник освобожденного от налогов дохода. В разные периоды элементный состав, особенно концентрации тяжелых металлов, в съедобных грибах на территории Мурманской области вызывал интерес ряда

исследователей (Баркан и др., 1990; Barcan et al., 1998; Исаева, Химич, 2009; Катаева, Катаев, 2009; Катаева, 2012).

Макромицеты могут накапливать тяжелые металлы в больших количествах, причем, представители различных экологических групп отличаются по способности концентрировать отдельные химические элементы (Горбунова, Терехова, 1995; Поддубный и др., 1998; Костычев, 2009; Исаева, Химич, 2009). Некоторые исследователи отмечают неравномерное распределение элементов в шляпках и ножках гриба (Горелышев, Калиненко, 2003; Alonso, 2006; Pelkonen et al., 2006).

Цель исследований: изучить элементный состав съедобных грибов на различном удалении от комбината «Североникель».

Объекты и методы

Объекты исследований – съедобные грибы: *Leccinum versipelle* (Fr. et Hök) Snell., *Boletus edulis* Bull., *Suillus variegates* (Sw.) Kuntze, *Russula* sp. и *Lactarius torminosus* (Schaeff.) Gray. Образцы грибов отбирались в августе–сентябре 2011–2012 гг. на различном удалении от комбината «Североникель» в зоне расположения мониторинговых площадок (табл. 7). Плодовые тела трубчатых грибов (белый гриб, подосиновик, моховик желто-бурый) в свежем виде разделяли на гименофор, шляпки и ножки; пластинчатые грибы (сыроежки и волнушка розовая) разделялись на шляпки и ножки. Затем отдельные части гриба мелко измельчались и высушивались в электросушилке при установленной температуре 40–45 °С. Получали смешанную пробу, включающую часть гриба (например, только шляпки или ножки) с 3-х – 5-ти и более грибов одного вида.

Элементы Ca, Mg, K, Fe, Mn, Zn, Ni, Cu, P, S, Pb, Cd в мг/кг абс. сухого веса отдельно в каждой высушенной части гриба определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии, серу – колориметрически. В результате изучения содержания химических элементов в различных частях плодовых тел условно выделяли 5 типов распределения (Костычев, 2009) с учетом наших исследований: первый тип: максимальные концентрации элементов фиксировались в гименофоре, средние – в шляпках, минимальные – в ножках; второй тип: шляпки > гименофор > ножки; третий тип: гименофор > ножки > шляпки; четвертый тип: шляпки > ножки > гименофор; пятый тип: ножки > гименофор > шляпки.

Таблица 7

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ

ППП	Расстояние от комбината, км	Тип леса	Количество смешанных проб
23–98	270 (фон)	Сосняк кустарничково-лишайниковый	10
12–94	100	Ельник кустарничково-зеленомошный	4
M1K4	48	Сосняк кустарничково-лишайниковый	4
8–93	31	Ельник кустарничково-зеленомошный	2
M1K5	31	Сосняк кустарничковый	7
2P-06	31	Сосняк лишайниково-кустарничковый	10
1S-06	31	Ельник кустарничково-зеленомошный	10
6-92	28	Ельник злаково-кустарничковый	4
M1K7	10	Сосновое техногенное редколесье	11
1–85	7	Еловое техногенное редколесье	8

Результаты

Рассмотрим распределение элементов в трубчатых грибах (подосиновике, белом грибе и моховике желто-буром).

Подосиновик. Содержание элементов в каждой фракции подосиновика представлено в табл. 8. В условиях природных экосистем (фон, 270 км от источника загрязнения), не испытывающих существенного техногенного загрязнения, отмечено преобладание первого типа распределения элементов (максимальные концентрации – в гименофоре, средние – в шляпке, минимальные – в ножках). Эту закономерность хорошо иллюстрируют данные по Mg, Zn, Cu, P, Cd. В фоновых условиях из биофильных элементов в составе подосиновика превалируют K, S, P и Mg. По тяжелым металлам химический состав отличается более высоким содержанием Zn, Cu и Cd. Концентрации Ni и Cu в условиях фона варьируют: в *Leccinum versipelle* никеля – от 1,3 (в ножках) до 1,8 мг/кг (в гименофоре), меди – от 27,9 (в ножках) до 61,8 (в гименофоре); в *Leccinum scabrum* никеля от 0,4 до 1,4, меди – от 24,7–87,5 (Исаева, Химич, 2008); в *Leccinum aurantiacum* – никеля от 0,4 до 0,5, меди от 55,4 до 69,7 (Катаева, Катаев, 2009); в *Leccinum percandidum* – никеля 0,6, меди 39,2 мг/кг (Tyler, 1980; Катаева, 2012).

По мере приближения к источнику загрязнения происходит увеличение содержания никеля и меди в плодовых телах гриба. Установлено, что в гимениальном слое содержание многих биофильных

элементов и большей части тяжелых металлов, так же как и в фоновых условиях, остается значительно выше по сравнению с остальной частью плодового тела. На мониторинговых площадках (10 и 31 км от комбината) превалирует первый тип распределения элементов. Концентрации Mn и Ni в гимениальном слое меньше, чем в остальной части плодового тела, особенно вблизи комбината «Североникель». Из макроэлементов доминируют K (40597,8 мг/кг), S и P. Следует отметить, что по мере удаления от комбината увеличивается содержание Ca, Mn и P, причем в каждой фракции гриба соответственно. Закономерность прослеживается во всех частях гриба: чем ближе к источнику загрязнения, тем ниже концентрация. В условиях экосистем, характеризующихся техногенным загрязнением, содержание Ni было в десятки раз выше по сравнению с фоновыми условиями. Причем, данное соотношение больше всего прослеживается в шляпках и ножках гриба. Концентрации Zn в подосиновике по сравнению с другими грибами достоверно выше, максимум содержится в шляпке гриба (248,8 мг/кг), это объясняется тем, что подосиновик является биоконцентратором цинка (Иванов, Костычев, 2007). По мере удаления от комбината характерно уменьшение содержания Zn, Cu, Pb и Cd.

Таблица 8

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В ТРУБЧАТЫХ ГРИБАХ ПО МЕРЕ УДАЛЕНИЯ ОТ КОМБИНАТА «СЕВЕРОНИКЕЛЬ», МГ/КГ

Расстояние, км	Анализируемая часть гриба	Ca	Mg	K	Fe	Mn	Zn	Ni	Cu	P	S	Pb	Cd
Подосиновик (*Leccinum versipelle*)													
10	Гименофор	44,4	1193,3	**40597,8**	43,8	0,9	211,5	7,3	110,0	9919,3	9426,1	0,2	н/о
31		64,8	1053,5	36019,2	37,4	8,7	194,2	7,7	95,3	8322,3	10413,2	0,2	н/о
270		121,2	1089,3	34516,3	34,7	10,6	121,1	1,8	61,8	9330,7	11352,1	0,3	н/о
7	Шляпки	43,6	949,9	36832,6	54,0	7,6	**248,8**	29,2	87,1	7305,2	7690,7	0,4	н/о
10		125,8	604,0	24033,9	51,3	8,4	67,6	23,9	39,4	3175,0	6022,0	0,3	0,7
31		162,1	620,0	25064,4	22,4	12,6	71,4	6,2	32,5	3023,6	7702,4	0,2	0,7
270		160,8	885,9	36220,5	45,2	20,8	82,8	1,9	39,8	5395,1	8537,4	0,3	0,6
7	Ножки	186,1	488,3	21620,2	33,8	7,5	58,9	34,6	53,5	2957,6	6445,5	0,2	н/о
10		58,8	235,4	18186,3	25,1	5,6	31,6	18,3	20,5	1986,1	6743,3	0,2	0,2
31		83,6	360,3	17860,9	21,8	19,2	48,6	5,8	19,6	2827,9	7204,0	0,1	0,3
270		188,5	630,3	22234,9	35,5	38,9	67,9	1,3	27,9	4957,3	9065,8	0,4	0,6
Белый гриб (*Boletus edulis*)													
5	Гименофор	446,8	1134,5	26655,3	79,5	7,8	198,3	23,4	285,6	6207,5	6258,2	0,5	0,8
7		20,7	1026,3	25904,2	52,6	8,8	208,2	19,0	**651,8**	**10368,2**	8780,6	1,3	н/о
10		23,2	774,5	27106,2	43,5	7,4	125,6	14,2	79,7	5485,7	7959,2	0,3	**1,9**
5	Шляпки	613,1	443,4	15517,5	39,1	9,3	31,6	28,6	81,4	2372,5	5900,3	0,2	0,004
7		39,0	704,1	26762,2	53,0	11,4	119,1	14,2	316,3	6124,7	8187,5	0,8	н/о
10		**1219,4**	678,6	19068,0	852,3	20,1	29,6	9,0	20,6	3161,8	2033,3	0,2	0,4
5	Ножки	300,7	596,2	29919,5	348,1	9,0	82,6	**122,5**	133,2	3423,6	6198,1	0,9	0.004
7		59,0	374,5	11557,3	20,5	7,3	41,3	11,5	159,6	3209,1	7408,2	0,7	н/о
10		91,6	314,0	10704,6	83,7	13,1	58,6	15,9	75,0	2823,4	**14520,9**	0,1	0,7
Моховик желто-бурый (*Suillus variegates*)													
7	Шляпки и ножки	26,0	937,2	**43471,6**	28,6	4,4	93,4	27,9	36,1	4870,0	2367,6	0,2	0,8
10	Шляпки	78,5	1046,8	27217,6	1570,2	7,6	73,8	45,8	83,1	7450,5	1971,5	0,4	н/о
	Ножки	59,2	447,6	18923,7	914,5	7,1	34,0	43,4	46,8	3780,3	1912,6	0,3	н/о
31	Шляпки и ножки	82,8	676,2	23424,5	2257,9	11,1	56,6	14,0	45,3	5494,6	1616,7	0,2	1,1
270	Шляпки	673,9	**1336,1**	36898,2	**3006,2**	20,7	115,0	2,8	30,1	**10252,4**	2914,7	0,4	0,9
	Ножки	97,7	516,8	18699,0	1579,0	25,8	53,9	1,6	12,0	4653,3	1510,6	1,1	0,3

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения по элементу.

Белый гриб. Образцы гриба были отобраны на незначительном расстоянии друг от друга, т. е. в экосистемах с достаточно сходным техногенным загрязнением. В содержании химических элементов в отдельных частях гриба прослеживается некая закономерность, при которой на более близком

расстоянии (5 км от источника загрязнения) максимальные их концентрации фиксируются в гименофоре, минимальные – в шляпках, средние – в ножках (третий тип), это можно проследить по Cu, Zn, Mg и P (см. табл. 8). При удалении от источника (в 7 км) изменяется характер накопления элементов и имеет место второй тип распределения химических элементов (шляпка > гименофор > ножка), это показывают данные по Ni, Cu, P, S, Pb, Cd, Mg.

В целом различие концентраций большинства микроэлементов в белых грибах, собранных в 5, 7 и 10 км от источника, невелико и в среднем составляет 1,5–2 раза. Результаты анализа показали, что белый гриб по сравнению с другими элементами аккумулирует больше всего K, кроме того, наблюдаются высокие концентрации S, P, Ca, Mg и Fe. Максимальное содержание Cu и Zn выявлено в гименофоре грибов, в ножках и шляпках их количество почти вдвое меньше. По мере удаления от источника загрязнения, содержание Ni уменьшается равномерно. Для Zn, Cu, Pb максимум отмечается на расстоянии 7 км в условиях елового техногенного редколесья.

В условиях загрязнения выявлены максимальные концентрации элементов в белом грибе по сравнению с другими грибами, такие как кальций (1249,4 мг/кг), фосфор (10368,2 мг/кг), сера (14520,9 мг/кг), никель (122,5 мг/кг) и медь (651,8 мг/кг). Склонность к аккумуляции никеля белыми грибами отмечали и другие исследователи (Иванов, Костычев, 2007).

Моховик желто-бурый. В связи с малым количеством проб моховика можно определить величину и избирательный характер накопления тяжелых металлов только в шляпках и ножках гриба. Результаты исследований показывают, что в фоновых условиях практически все из исследуемых нами химических элементов, кроме Mn и Pb, содержатся в шляпках гриба примерно в 2 раза больше по сравнению с их концентрациями в ножках (см. табл. 8). Среди макроэлементов преобладают Ca, K, Fe, P и S. Высокие концентрации отмечаются по Zn и Cd. Отмечено высокое содержание в шляпках гриба Mg (1336,1 мг/кг) и Fe (3006,2 мг/кг), по данным финских исследователей (Ohtonen et al., 1993), моховик является активным биоконцентратором железа. Средние показатели содержания железа в моховике желто-буром в условно фоновых лесах Мурманской области 2237,6 мг/кг (Исаева, Химич, 2008).

В условиях техногенной нагрузки тенденция распределения элементов в плодовых телах сохраняется: больше в шляпках, чем в ножках гриба. При приближении к источнику загрязнения наблюдается резкое снижение количества макроэлементов в плодовом теле гриба. Так на расстоянии 31 км от источника содержание Fe в шляпках и ножках гриба составляет 2257,9 мг/кг, а в 7 км этот показатель равен 28,6 мг/кг.

Данная закономерность также характерна Ca и Mn. Максимальные значения по Cu отмечены в условиях соснового техногенного редколесья (10 км от источника загрязнения) в шляпках грибов, для Zn максимум зафиксирован в еловом техногенном редколесье.

Рассмотрим состав и распределение элементов в пластинчатых грибах (сыроежке и волнушке розовой).

Сыроежка. Содержание элементов в грибах, собранных в лесных экосистемах на разном удалении от источника выбросов, приведено в табл. 9. Анализ плодовых тел *Russula* sp., собранных в фоновых условиях, показал, что все исследуемые элементы доминируют в шляпках, по сравнению с их содержанием в ножках гриба. Из макроэлементов в сыроежках преобладают K, Mg, Ca, P и S, из тяжелых металлов – Zn и Cu. Например, концентрации меди в плодовых телах *Russula decolorans* варьируют от 0,4 до 3,7 мг/кг, никеля – от 18,9 до 69,7 мг/кг (Исаева, Химич, 2008).

По мере приближения к источнику загрязнения прослеживается более интенсивное накопление многих элементов в плодовых телах гриба, по сравнению с фоновой территорией. Содержание некоторых элементов в шляпках гриба значительно выше, чем их концентрации в ножках. Разница между отдельными элементами в данных частях гриба составляет 2–3 раза. Высокие концентрации характерны для Ni и Zn. Причем содержание Ni в шляпках вблизи источника загрязнения в 30 раз выше в сравнении с фоном. В сыроежках (в 7 км от источника загрязнения) отмечено максимальное содержание свинца (1,6 мг/кг) по сравнению с его концентрациями в других грибах.

Волнушка. Собрано незначительное количество проб исследуемого вида (в основном шляпки), поэтому накопление элементов по степени их распределения в шляпках и ножках гриба в условиях фона определить не удалось (см. табл. 9). В фоновых условиях отмечены в грибе высокие концентрации макроэлементов K, P, S и Mg, из тяжелых металлов Zn. Среднее содержа-

ние никеля в волнушке розовой в неповрежденных лесах региона составляет 2,4 мг/кг, меди – 10,5 мг/кг (Исаева, Химич, 2008).

При приближении к источнику загрязнения в волнушках наблюдается увеличение концентраций химических элементов, особенно тяжелых металлов. Данная закономерность хорошо прослеживается в отношении Zn, Ni, Cu, Cd. Например, на расстоянии 10 км от комбината содержание никеля в волнушке 24,6 мг/кг, меди – 24,6 мг/кг, а в условиях фона 1,7 и 10 мг/кг соответственно. Для таких макроэлементов как Mn, P, Mg и Ca характерна обратная зависимость, при которой их концентрации увеличиваются по мере удаления от источника загрязнения. Так для Mn разница между концентрациями элемента в фоновых условиях и вблизи комбината составляет 4,5 раза, для остальных элементов разница в среднем составляет 1,5 раза. Определить характер распределения элементов отдельно по каждой фракции можно по содержанию элементов в шляпке и ножке гриба на расстоянии 31 км от источника загрязнения. В шляпках гриба содержание многих элементов значительно выше, чем их концентрации в ножках, так для P, Mg и S данная разница превышает 1,5–2 раза; для Cd – 23 раза. Наоборот, Ca Mn и Pb преобладают в ножках гриба.

Таблица 9

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В ПЛАСТИНЧАТЫХ ГРИБАХ ПО МЕРЕ УДАЛЕНИЯ ОТ КОМБИНАТА «СЕВЕРОНИКЕЛЬ», мг/кг

Расстояние, км	Анализируемая часть гриба	Ca	Mg	K	Fe	Mn	Zn	Ni	Cu	P	S	Pb	Cd
Сыроежки (*Russula sp.*)													
7	Шляпки	128,6	858,5	37410,3	35,5	9,6	214,3	51,4	119,5	4609,9	1900,5	**1,6**	1,5
10		77,0	756,9	37555,2	23,6	14,5	213,8	41,0	96,9	4726,6	1511,5	1,2	0,6
28		77,1	912,8	**43053,5**	29,8	28,0	107,1	14,1	74,9	6082,3	1984,5	0,6	0,5
31		67,8	869,5	39063,9	16,9	22,3	105,2	11,8	74,0	6412,9	1638,6	0,7	0,3
270		135,2	896,2	38050,1	29,4	30,7	162,9	1,7	67,3	6460,3	1467,4	0,7	0,2
7	Ножки	292,1	584,3	31405,5	31,6	7,2	182,6	55,5	68,6	3067,4	1271,6	1,1	0,6
10		107,6	569,7	26588,1	21,3	10,5	143,1	31,7	61,9	2364,4	877,0	0,7	0,4
28		65,0	652,2	35691,3	31,2	10,2	89,8	9,8	61,3	3928,1	1020,8	0,3	0,2
31		22,9	523,0	22198,9	17,1	8,2	61,4	12,7	36,0	2561,2	905,7	0,4	0,1
270		72,4	755,3	30212,9	24,1	22,9	124,4	1,2	50,2	5211,8	1139,5	0,4	0,1
Волнушки (*Lactarius torminosus*)													
10	Шляпки	142,1	1239,3	30549,3	83,6	6,5	111,5	24,6	37,9	4890,1	1599,1	0,4	0,9
28	Шляпки	79,0	1289,6	31595,2	60,9	6,6	153,6	8,5	16,0	6818,3	1579,8	0,2	0,3
31	Шляпки	30,4	1142,7	23304,3	28,4	16,7	89,7	10,4	11,1	5498,5	1239,1	0,2	0,2
	Ножки	295,7	458,6	20688,6	16,7	**102,2**	76,7	9,4	10,6	1972,4	531,1	0,2	0,01
100	Шляпки	122,0	1301,1	26675,6	50,1	9,0	102,1	2,9	20,0	6880,5	2262,4	0,2	0,1
260	В основном шляпки	153,4	1208,7	32625,4	35,8	30,6	136,6	1,7	10,0	2267,3	1350,3	0,04	0,04

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения по элементу.

Заключение

Содержание элементов в съедобных грибах сильно варьирует. В гименофоре съедобных трубчатых грибов исследуемые элементы аккумулируются более интенсивно, чем в шляпках и ножках. Вероятно, это объясняется тем, что биохимические процессы, связанные в первую очередь с образованием спор в базидиомах, протекают наиболее интенсивно именно в гименофоре (Костычев, 2009). Это подтверждают и другие исследования, при отделении гименофора в плодовых телах агариковых макромицетов был получен следующий ряд по интенсивности накопления тяжелых элементов в плодовом теле: гименофор > карпофор целиком > оставшаяся часть карпофора (Alonso, 2006).

Содержание тяжелых металлов в шляпках пластинчатых грибов выше, чем в трубчатых, эта особенность отмечена и другими исследователями (Баркана, Панкратова, Силина, 1990; Barcan, Kovnatsky, Smetannikova, 1998).

В условиях аэротехногенного загрязнения концентрации тяжелых металлов в съедобных грибах достоверно выше по сравнению с фоном. По мере приближения к источнику загрязнения наблюдается увеличение содержания меди и никеля и уменьшение Ca, Mg, K, Mn. Тяжелые

металлы в съедобных грибах в условиях промышленного загрязнения распределяются в следующие ряды: в подосиновике – Zn > Cu > Ni > Cd > Pb; в белом грибе – Cu > Zn > Ni > Cd > Pb; в моховике – Cu > Zn > Ni > Cd > Pb; в сыроежке – Zn > Cu > Ni > Pb > Cd; в волнушке – Zn > Cu > Ni >> Cd > Pb.

В связи с реконструкцией комбината «Североникель» и сокращением промышленных выбросов в начале XXI в., наблюдается снижение концентраций по никелю и меди в съедобных грибах лишь на расстоянии 80–100 км от источника загрязнения по сравнению с результатами исследований, проведенных в конце 80-х гг. XX в.

Рекомендуется собирать съедобные грибы не ближе 30-ти км от комбината «Североникель» в южном и юго-западном направлении вдоль трассы Мончегорск – Полярные Зори и на расстоянии 50 м от основных дорог. При чистке грибов для приготовления в пищу желательно срезать трубчатый слой у белых грибов, подосиновиков, подберезовиков, моховиков.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Г. П., Волчатова И. В., Медведева С. А., Хамидуллина Е. А. Воздействие условий произрастания древесины в зоне выброса техногенных загрязнителей на ферментативную систему дереворазрушающих грибов // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Т. 1. СПб., 2005. С. 32–36.

Баркан В. Ш., Панкратова Р. П., Силина А. В. Накопление никеля и меди лесными ягодами и грибами, произрастающими в окрестностях комбината «Североникель» (г. Мончегорск) // Растительные ресурсы. 1990. Т. 26, № 4. С. 498–509.

Брындина Е. В. Действие выбрасов медеплавильного завода на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Сибирский экологический журнал. 2000. № 6. С. 679–684.

Вотницева А. А., Исаева Л. Г. Рост и развитие настоящего трутовика в зоне аэротехногенного загрязнения медно-никелевым производством // Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О. И. Семенова-Тян-Шанского). Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2006. Часть 1. С. 40–43.

Горбунова Е. А., Терехова В. А. Тяжелые металлы как фактор стресса для грибов: проявление их действия на клеточном и организменном уровнях // Микол. и фитопатол. 1995. Т. 29, вып. 4. С. 63–67.

Гордиенко П. В., Горленко М. В. Антропогенное воздействие на развитие грибных болезней леса // Микол. и фитопатол. 1987. Т. 21, вып. 4. С. 377–387.

Горелышев Д. В., Калиненко А. Н. Возможность использования грибов в качестве биоиндикаторов тяжелых металлов // Естественные науки и экология. 2003. № 7. С. 197–199.

Зайцева И. В., Кобяков К. Н., Никонов В. В., Смирнов Д. Ю. Коренные (старовозрастные) леса Мурманской области // Лесоведение. 2002. № 2. С. 15–23.

Иванов А. И. Накопление токсических элементов в плодовых телах дикорастущих видов грибов на полигонах уничтожения химического оружия // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Т. 1. СПб., 2005. С. 220–222.

Иванов А. И., Костычев А. А. Характер накопления металлов и мышьяка в базидиомах грибов порядка Boletales // Микол. и фитопатол. 2007. Т. 41, вып. 6. С. 500–505.

Исаева Л. Г. Афиллофоровые грибы центральной части Кольского полуострова и промышленное загрязнение // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Матер. 5-й Междунар. конф. (Москва 7–10 (14) октября 2002 г. / Под ред. В. Г. Стороженко, Н. Н. Семяник. М., 2002. С. 107–112.

Исаева Л. Г. Влияние воздушного промышленного загрязнения медно-никелевого производства на химический состав трутовых грибов // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию начала работы профессора А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Т. 1. СПб., 2005. С. 234–238.

Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Содержание элементов в съедобных грибах бореальных лесов Мурманской области // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: сборник материалов VII Междунар. конф. (г. Пермь 7–13 сентября 2009 г.). Пермь: Перм. гос. пед. ун-т, 2009. С. 68–71.

Иконникова Н. В., Ровбель Н. М., Гончарова И. А. Связывание ионов тяжелых металлов меланинами базидиомицетов // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Т. 1. СПб., 2005. С. 231–234.

Катаева М. Н. Характер накопления минеральных элементов в плодовых телах *Leccinum percandidum* на Кольском полуострове // Микол. и фитопатол. 2012. Т. 46, вып. 2. С. 140–144.

Катаева М. А., Катаев Г. Д. Содержание химических элементов в *Leccinum aurantiacum* и лесных подстилках // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Апатиты: K&M, 2009. С. 55–56.

Колонтаева Н. В. Ксилотрофные базидиомицеты как индикаторы загрязнения среды сернистым ангидридом // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. № 4. С. 64–66.

Костычев А. А. Биоабсорбция тяжелых металлов и мышьяка агарикоидными и гастероидными базидиомицетами: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2009. 23 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1998. 316 с.

Лукина Н. В., Сухарева Т. А., Исаева Л. Г. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука, 2005. 245 с.

Мухин В. А. и др. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем / В. А. Мухин, Д. В. Веселкин, Е. В. Брындина, О. А. Храмова, Н. В. Ушакова // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. С. 26–36.

Надеин А. Ф., Тарханов С. Н. Распределение серы и тяжелых металлов в системе древесина – кора – дереворазрушающие грибы // Экологическая химия. 2005. № 14, вып. 1. С. 47–51.

Поддубный А. В., Христофорова Н. К., Ковековдова Л. Т. Макромицеты как индикаторы загрязнения среды тяжелыми металлами // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 47–51.

Рассеянные элементы в бореальных лесах / В. В. Никонов, Н. В. Лукина, В. С. Безель и др.; Отв. ред. А. С. Исаев. М.: Наука, 2004. 616 с.

Ровбель Н. М., Гончарова И. А. Сорбционный потенциал структурных компонентов мицелия ксилотрофных базидиомицетов // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Т. 2. СПб., 2005. С. 143–147.

Химич Ю. Р., Исаева Л. Г. Накопление тяжелых металлов в плодовых телах макромицетов Мурманской области // Геосферно-биосферные взаимодействия, биоразнообразие и состояние биосистем в высоких широтах / Тез. молодежн.-науч. конф. Апатиты-Кировск, 2007. С. 56–59.

Химич Ю. Р., Исаева Л. Г. Некоторые итоги исследований по видовому составу афиллофороидных грибов Мурманской области // Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований (Вологда, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 265–267.

Химич Ю. Р., Исаева Л. Г. Химический состав трутовых грибов в лесных экосистемах Мурманской области // Изучение грибов в биогеоценозах: сборник материалов V Междунар. конф. (Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). Пермь: Перм. гос. пед. ун-т, 2009. С. 247–250.

Химич Ю. Р., Исаева Л. Г. Химический состав трутовых грибов в зоне влияния медно-никелевого производства // Вестник Московского государственного областного университета, 2011. Сер. «Естественные науки». Т. 1. С. 72–76.

Цветков В. Ф., Цветков И. В. Нагрузка техногенного загрязнения лесных земель в ретроспективной оценке // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Матер. III-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Ч. 2. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2010. С. 57–62.

Чураков Б. П., Зырянова У. П., Пантелеев С. В., Морозова Н. В. Тяжелые металлы в представителях различных эволюционных групп грибов // Микол. и фитопатол. 2004. Т. 38, вып. 2. С. 68–77.

Alonso J. Bioacumulación de metales pesados y otros contaminantes en macromicetos // Recursos Rurais. 2006. Serie cursos 3. P. 19–28.

Barcan V. Sh., Kovnatsky E. F., Smetannikova M. S. Absorption of heavy metals in wild berries and edible mushrooms in area affected by smelter emissions // Water, Air and Soil Pollution. 1998. Vol. 103. P. 173–195.

Gabriel J., Baldrian P., Krenzelok M. Heavy metal content in wood-decaying fungi collected in Prague and in the National Park Sumava in the Czech Republic // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1997. Vol. 59. P. 595–602.

Karaman M. A., Matavulj M. N. Macroelements and heavy metals in some lignicolos and tericolous fungi // Зборник Матице српске за природне науке / Proc. Nat. Sci. Matica Srpska Novi Sad. 2005. Vol. 108. P. 255–267.

Ohtonen R., Vdre H., Markola A. M. et al. A review of forest soil biology under the influence of gaseous pollutants and CO_2 // Aquilo Ser. Bot. 1993. Vol. 32. P. 41–54.

Ostrofsky A., Jellison J., Smith K. T., Shortle W. C. Changes in cation consentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi // Can. J. For. Res. 1997. Vol. 27. P. 567–571.

Pelkonen R., Alfthan G., Järvinen O. Cadmium, lead, arsenic and nickel in wild edible mushrooms // The Finnish Environment. 2006. Vol. 17. 60 p.

Siegel S. M., Galun M., Siegel B. Z. Filamentous fungi as metal biosorbents: a review // Water Air Soil Pollut. 1990. Vol. 53. P. 335–344.

Tyler P. Metals in sporophores of Basidiomycetes // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1980. Vol. 74, N 1. P. 41–49.

Wazny J. Über die Bedeuntung der Mineralenährung für Wachstum holzzerstörenden Pilze // Holzzerstörung durch Pilze. 1nt. Symp. Eberswalde, Academic-Verlag, Berlin, 1963. S. 171–179.

МАССОВОЕ УСЫХАНИЕ САМШИТА КОЛХИДСКОГО В СОЧИНСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ: СОСТОЯНИЕ, КОМПЛЕКС ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ, ДИНАМИКА ПАТОЛОГИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА

Г. Б. Колганихина

Московский государственный университет леса,
Институт лесоведения РАН, kolganihina@rambler.ru

В последнее время на территории России и за рубежом наблюдается массовое усыхание насаждений целого ряда древесных пород. К числу таких проблемных видов в настоящий период следует отнести и самшит колхидский (*Buxus colchica* Pojark.) (в базе данных The *Plant List* это название рассматривается как синоним *B. sempervirens* L., по базе данных NCBI вид идентифицируется как *B. sempervirens*).

Самшит колхидский, или кавказская пальма является третичным реликтом и эндемиком колхидско-лазистанской флоры. В прошлом запасы ценной самшитовой древесины были варварски истреблены. В настоящее время вид находится под охраной государства, он занесен в Красную книгу РФ и некоторые региональные Красные книги. Его естественный ареал простирается по территории западного Закавказья, Северного Кавказа, Малой Азии (Деревья…, 1957). На Черноморском побережье Кавказа, где расположен Сочинский Национальный парк (СНП), самшит распространен во влажных и свежих типах леса, растет преимущественно под пологом бука, граба и дуба, встречается также под пологом ясеня и клена, редко каштана и ольхи, образуя 2-й или 3-й ярус сложных древостоев. Самшит распространен по каньонам рек и балкам ручьев, удаляясь местами, на расстояние до 300 м от русла, в горы поднимается до 800 м над у.м. (Дворецкая, 2006).

В лесных экосистемах СНП прогрессирующее ослабление и усыхание деревьев отмечается с 2009 г. (Дворецкая, 2011). Примерно в то же самое время неблагополучное состояние самшита было зарегистрировано также в Республике Адыгея, в тисо-самшитовой роще в г. Сочи, являющейся частью Кавказского биосферного заповедника, на территории, сопредельной Абхазии и в Грузии (Грабенко, 2011; Гасич и др., 2012, 2013; Мепаришвили и др., 2013).

Исследования по проблеме массового усыхания самшита колхидского в Сочинском НП ведутся совместно специалистами научного отдела СНП и Московского государственного университета леса, начиная с 2011 г. (Колганихина и др., 2012; Колганихина, 2013, 2014а, б; Аксенов, Колганихина, 2014). За истекший период были проведены комплексные исследования по этой проблеме, которые включали картирование самшитников на территории НП и оценку их санитарного состояния; детальное лесопатологическое обследование отдельных участков произрастания самшита в Адлерском, Верхне-Сочинском и Дагомысском лесничествах; микологический, молекулярно-фитопатологический и анатомо-гистохимический анализ образцов пораженных органов растений; дендрохронологический анализ; анализ климатических показателей за несколько десятилетий; изучение динамики состояния насаждений.

В данной работе обобщены накопленные автором материалы по состоянию насаждений самшита колхидского, комплексу возбудителей болезней и динамике патологического процесса в природных экосистемах СНП.

Материалы и методы

Материалы получены в результате проведения рекогносцировочного и детального лесопатологического обследования насаждений самшита на территории Адлерского, Верхне-Сочинского и Дагомысского лесничеств СНП. Помимо лесных насаждений были обследованы посадки самшита в парке «Дендрарий» и питомнике СНП. Основные материалы собраны в 2012 и 2013 гг.

В ходе обследования 2012 г. в насаждениях с различными эколого-лесоводственными параметрами закладывали безразмерные временные и постоянные пробные площади (ПП). На ПП проводили оценку состояния деревьев верхнего яруса самшита, подроста и самосева. Каждая ПП включала не менее 25 деревьев основного полога. Состояние деревьев оценивалось по степени усыхания кроны с использованием следующей шкалы: «0» – без признаков ослабления (усыхание ветвей в кроне не наблюдается либо до 1 %), «1» – умеренно ослабленные (усыхает менее 25 % кроны), «2» – среднеослабленные (усыхает от 25 до 50 % кроны), «3» – сильно ослабленные (усыхает от 50 до 75 % кроны), «4» – усыхающие (усохло более 75 % кроны), «5» – свежий сухостой (деревья, усохшие в текущем году), «6» – сухостой прошлых лет. Состояние подроста оценивалось по четырехбалльной шкале: 1 – здоровые, 2 – ослабленные, 3 – усыхающие, 4 – усохшие. Всего было заложено 23 пробные площади. В перечет было включено 650 деревьев основного полога и 449 единиц подроста.

С целью изучения особенностей протекания патологического процесса в кронах растений и установления его причины рубили модельные деревья и отбирали образцы различных органов. Также брали образцы почвы в прикорневой зоне и собирали опавшие листья под кронами модельных деревьев для выявления грибной инфекции, сохранившейся на листовом опаде. Всего было проанализировано 15 модельных деревьев (в их числе 10 представителей основного яруса самшита) и отобрано более 1000 различных образцов. Осмотр собранных образцов осуществляли в лабораторных условиях, одновременно отбирали наиболее информативные фрагменты для проведения микологических, молекулярно-фитопатологических и анатомо-гистохимических исследований. Идентификацию грибов проводили классическими методами в сочетании с современными методами фитопатологических исследований. Молекулярно-фитопатологическая диагностика (МФД) образцов тканей самшита, чистых культур и спороношений грибов выполнялась специалистами лаборатории генетики и биотехнологии Института леса НАН Беларуси под руководством в.н.с., к.б.н. О. Ю. Баранова.

Повторные наблюдения были проведены в апреле, июне и октябре 2013 г. на части ранее обследованных участков, включая 2 постоянные ПП на территории Верхне-Сочинского лесничества и 3 постоянные ПП на территории Дагомысского лесничества. Под постоянным наблюдением находилось 130 деревьев основного полога. В процессе лесопатологической таксации осуществляли тщательный осмотр ветвей, включая водяные побеги, в доступной части кроны и ствола с целью обнаружения каких-либо отклонений, таких как частичное или полное изменение окраски листовых пластинок, преждевременное опадение листьев, засыхание ветвей.

Результаты и обсуждение

Состояние обследованных насаждений. Ослабление и усыхание самшита происходит по всей территории СНП, включая насаждения в Адлерском, Верхне-Сочинском и Дагомысском лесничествах (рис. 1).

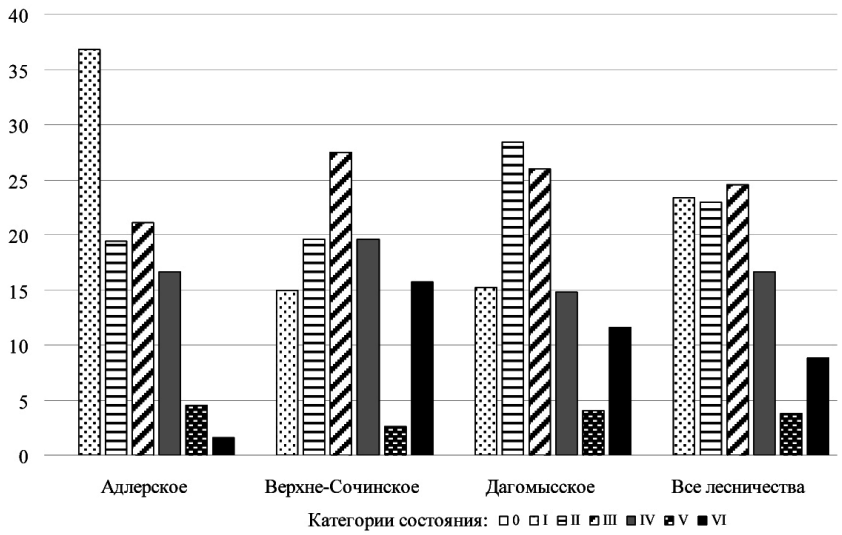


Рис. 1. **Состояние основного полога самшита на пробных площадях в Адлерском, Верхне-Сочинском и Дагомысском лесничествах в 2012 г.**

Это явление наблюдается на участках произрастания самшита вне зависимости от их экспозиции и положения над у.м., возраста растений, а также степени удаленности от русел рек и ручьев. Однако, как показало обследование, картина состояния деревьев на разных ПП весьма различна (Колганихина, 2013). Во всех вышеупомянутых лесничествах встречаются насаждения как с высоким уровнем сильно ослабленных и усыхающих деревьев, так и относительно благополучные, в которых существенно превышает доля умеренно ослабленных и среднеослабленных деревьев. Так, например, на отдельных пробных площадях в Адлерском лесничестве доля умеренно ослабленных деревьев весьма высокая (72 и 96 %). В Верхне-Сочинском и Дагомысском лесничествах количество участков с высокой долей умеренно ослабленных деревьев меньше, равно как и сама доля деревьев этой категории состояния (в максимуме она составляет, соответственно, 50 и 44 %). Следует отметить, что за весь период наблюдений даже на самых благополучных участках нам ни разу не встретились деревья без признаков ослабления.

Несмотря на имеющиеся сравнительно благополучные «островки» самшита, большинство обследованных участков все же характеризуется сильным ослаблением и усыханием деревьев. Только на 1/5 части ПП (21,7 %) умеренно ослабленные деревья составили 50 % и более. Менее чем на половине всех участков (43,5 %) доля таких растений превысила 40 %. Тогда как более чем на половине ПП зафиксирован весьма высокий уровень усыхающих и усохших деревьев. По данным обследования 2012 г. на ПП в Адлерском лесничестве максимальная доля текущего отпада составила 16,7 %, максимальная доля усыхающих деревьев – 68 % (в среднем 4,5 и 16,6 %). На ПП в Верхне-Сочинском лесничестве эти показатели, соответственно, равны 7,7 и 32,2 % (в среднем 2,5 и 19,6 %) и в Дагомысском – 17,0 и 25 % (в среднем 4 и 14,8 %). При этом максимальная доля сухостоя прошлых лет на ПП в этих лесничествах составила, соответственно, 9,5, 56 и 66,7 %, а в среднем – 1,6, 15,7 и 11,6 %. Возможно, более высокий уровень сильно ослабленных, усыхающих и усохших растений отчасти свидетельствует о большей степени развития негативного процесса на территории последних двух лесничеств и, по-видимому, его большей давности.

Ослаблению подвержены деревья разного диаметра и с различной степенью развития кроны. На рис. 2 показано распределение описанных деревьев по категориям состояния и ступеням толщины ствола.

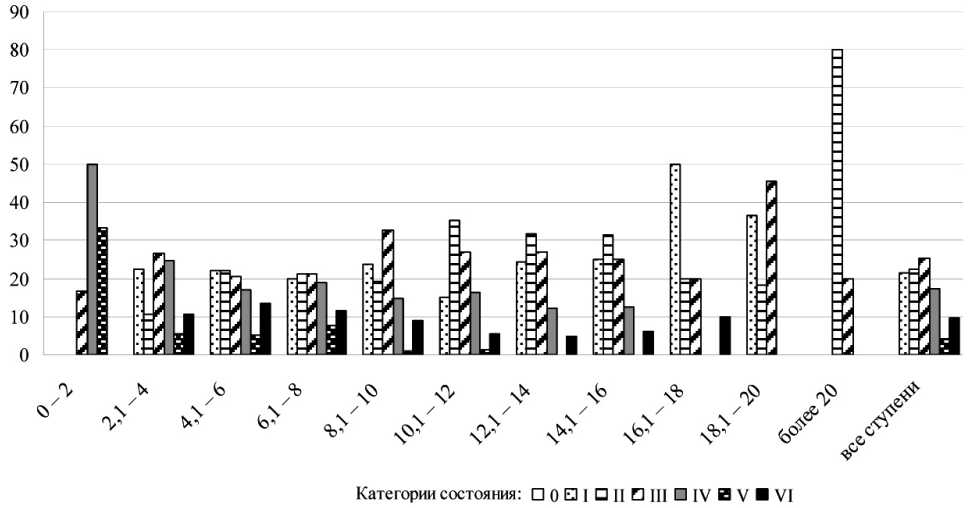


Рис. 2. **Распределение деревьев основного полога по категориям состояния зависимости от толщины ствола**

Наблюдения показали, что более крупные деревья основного яруса самшита в целом имеют лучшее состояние, хотя и у них наблюдаются признаки ослабления. Средние диаметры усыхающих деревьев, свежего сухостоя и сухостоя прошлых лет ниже, чем у других категорий состояния (средний диаметр деревьев 1 категории состояния равен 9,1 см, далее, соответственно, 2–10,1, 3–9,2, 4–7,7, 5–6,4 и 6–7,8, в среднем диаметр учтенных деревьев (всего 596 шт.) равен 8,9 см. Таким образом, наиболее уязвимыми оказались прежде всего менее развитые растения.

В зависимости от соотношения умеренно ослабленных деревьев, более сильно ослабленных

и усыхающих деревьев, а также с учетом размера и характера текущего отпада только на 8,7 % обследованных участков самшитовый полог можно считать относительно здоровым, доля участков с нарушенной устойчивостью самшитового полога и участков с утраченной устойчивостью составила, соответственно, 43,5 и 47,8 %. Полученные показатели свидетельствует о катастрофическом состоянии самшитников на территории СНП.

Удручающая картина состояния самшитовых насаждений еще более усиливается при анализе состояния естественного возобновления. Учет подроста самшита проводили на 21 пробной площади. На большинстве из них подрост был редким, на трех участках он отсутствовал вовсе. Обследование показало, что почти на всех ПП состояние подроста неудовлетворительное. Лишь на одной ПП преобладали здоровые растения (47,8 %) и отсутствовали усохшие, хотя доля ослабленных и сильно ослабленных деревьев и здесь оказалась довольно высокой. Еще на трех ПП здоровые растения составили от 20 до 30 %. На большинстве же ПП преобладали сильно ослабленные и усохшие растения. На отдельных ПП наблюдалось почти полное усыхание подроста, доля усохших растений достигала в подобных случаях 90 % и более. Плачевное состояние самшитового подроста на ПП имеет место во всех обследованных лесничествах (рис. 3) и не связано напрямую с состоянием основного яруса самшита. Так, например, даже на более благополучных участках в Адлерском лесничестве состояние подроста также было неудовлетворительным.

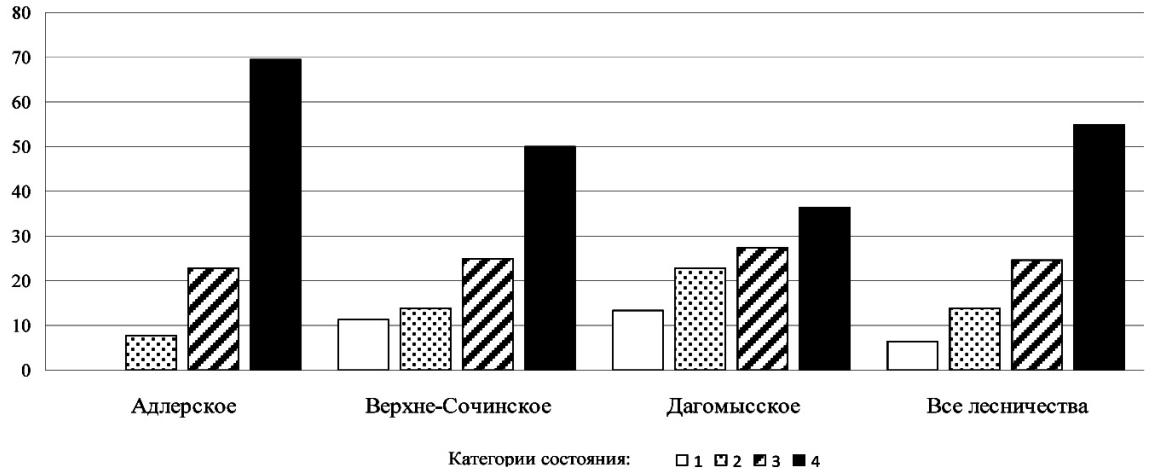


Рис. 3. **Состояние самшитового подроста на пробных площадях в Адлерском, Верхне-Сочинском и Дагомысском лесничествах в 2012 г.**

С увеличением высоты растений количество усохшего подроста уменьшается (рис. 4). Это наглядно подтверждают и наблюдения в Адлерском лесничестве, где при перечете молодых деревьев высота указывалась для каждой куртины в целом. Так, на ПП № 1 сплошные учеты были проведены на трех куртинах. Доля усохших растений в среднем здесь весьма велика (70 %). При этом на первой куртине при высоте растений 0,6–0,8 м доля сухостоя составляет 80 %, при высоте подроста до 0,5 м, где жизнеспособные растения практически отсутствовали – 96 %, при высоте растений от 0,5 до 2 м – 32 %. Все это говорит о том, что самыми уязвимыми оказались наиболее маленькие растения.

Самосев на большинстве ПП отсутствует. Единичные всходы и тем более двулетние сеянцы изредка попадаются как на ПП с относительно благополучным состоянием основного полога, так и на участках с большим количеством деревьев неудовлетворительного состояния. Лишь на отдельных ПП число сеянцев на учетных площадках размером в 1 м^2 колебалось от 7 до 25 шт. при неравномерном их распределении на обследуемом участке. В то время как в прежние годы в благоприятных условиях роста самосев самшита всегда был дружным.

Несмотря на то, что ослабление и усыхание растений самшита на территории СНП носит всеобщий характер, все же прослеживается некоторая взаимосвязь между состоянием насаждений и их расположением. Так вблизи рек и ручьев состояние самшита в целом хуже, хотя это и не всегда так. На некоторых участках, находящихся в отдалении от рек и ручьев, состояние самшита никак нельзя назвать благополучным.

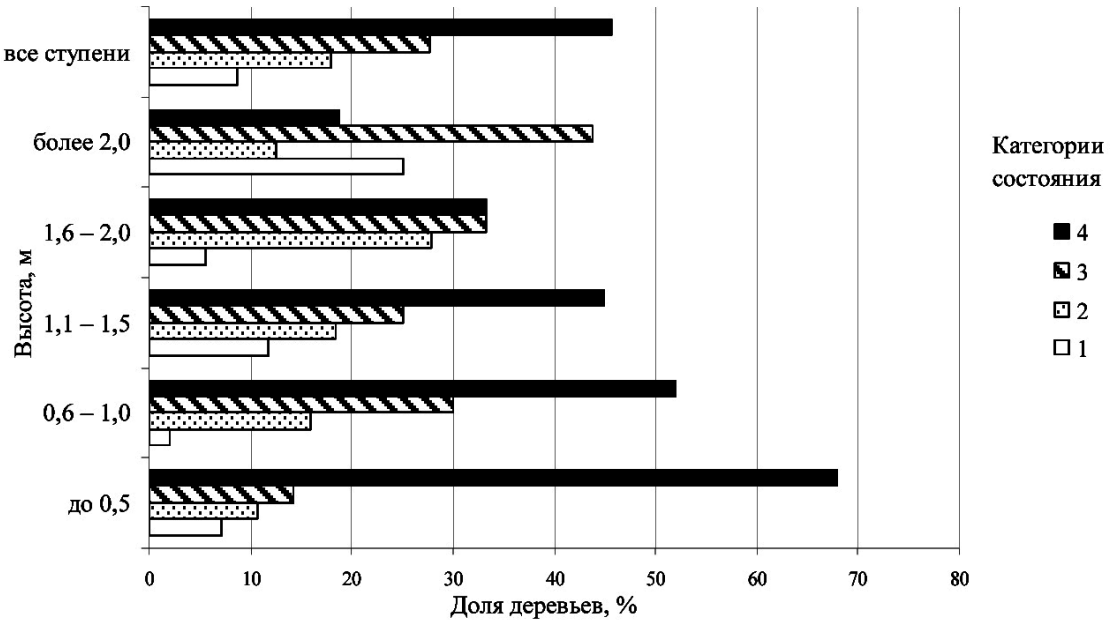


Рис. 4. **Распределение подроста самшита по категориям состояния и ступеням высоты**

На всех обследованных участках наблюдается одинаковый характер ослабления и усыхания растений. Из-за частичного преждевременного опадения листьев ветви оголяются, причем концевые тонкие веточки с мертвыми верхушечными почками вскоре отмирают, затем отмирают веточки покрупнее, а потом и более крупные. В результате этого крона дерева изреживается. Процесс усыхания сильнее выражен в нижней ее части. По мере продвижения патологического процесса вверх по кроне ее нижняя часть становится все более изреженной и нередко засыхает полностью. Затем то же самое происходит в средней, а потом и в верхней ее части. В конце концов, в кроне усыхающего дерева остаются лишь отдельные живые ветви на вершине. На некоторых участках у деревьев прослеживалась четкая граница между живой и усохшей частью кроны.

На стволах и скелетных ветвях часто образуются водяные побеги, которые впоследствии частично или полностью отмирают, рядом возникают новые побеги, и процесс повторяется снова. Водяные побеги различны по размеру и возрасту. Иногда они довольно густо покрывают стволы и скелетные ветви деревьев. На основании увиденного сложилось впечатление, что формирование вторичной кроны в виде водяных побегов, а это явный признак ослабления растений, началось еще до того, как состояние самшита резко ухудшилось.

Изредка встречается усыхание другого типа, когда крона дерева (или ее оставшаяся верхняя часть) усыхает очень быстро, при этом мертвые листья продолжают оставаться на ветвях.

В дополнение к общей характеристике ситуации с самшитом следует сказать еще и о массовом опадении листьев самшита, которое лесники и сотрудники научного отдела наблюдали в разных частях национального парка в июне 2010 г. В частности, это произошло в насаждениях, произрастающих недалеко от устья реки Агва, где в 2012 г. была заложена одна из ПП. Участок характеризуется неблагополучным состоянием самшита. На тот момент количество сухостоя на ПП составило 56 %, доля усыхающих, сильно ослабленных и среднеослабленных деревьев составила, соответственно, 28, 12 и 4 %. Вероятно, внезапное массовое опадение листьев явилось следствием негативного воздействия какого-то фактора, природу которого выяснить не удалось. Опавшие листья имели светлую окраску.

Комплекс возбудителей болезней. В результате проведенных в 2012 г. исследований было выявлено несколько десятков видов грибов. В списке (табл.), включающем более 50 видов, представлены только те из них, для которых установлена видовая или родовая принадлежность. Встречаемость видов указана в зависимости от доли образцов (единиц субстрата) с признаками того или иного вида гриба от общего количества исследованных образцов (единиц субстрата): 5 – очень редко (отмечен единично), 4 – редко (встречается время от времени, менее 10 %), 3 – довольно

часто (встречается периодически, 10–30 %), 2 – часто (отмечен на многих единицах субстрата, 30–50 %), 1 – очень часто (отмечен на большинстве единиц субстрата, более 50 %). Виды, у которых были зафиксированы телиоморфа и анаморфа, отмечены [*], встречаемость указана отдельно для каждой стадии. Встречаемость видов, выявленных исключительно в результате МФД, указана, исходя только из количества образцов, анализируемых этим методом. Результаты МФД приведены в соответствии с базой данных генного банка NCBI. Современные названия грибов уточнялись по базе данных Index Fungorum.

Большинство выявленных видов ранее не были отмечены для НП (Ширяева, Гаршина, 1998, 2000; Гаршина, 2003). На листьях развивается 27 видов, 34 вида – на ветвях, 4 – на стволах, 3 – на корнях. Из обнаруженных видов 35, или 69 % являются патогенными и характеризуются той или иной степенью паразитической активности. Наиболее распространенные из них поражают листья и побеги. Это такие виды, как *Pseudonectria buxi* с патогенной несовершенной стадией *Volutella buxi, Bionectria coronata* с патогенной несовершенной стадией *Clonostachys buxi*, виды *Phomopsis, Macrophoma candollei, Geejayessia desmazieri, Guignardia* sp. и *Puccinia buxi*. Сходный комплекс грибов выявлен и на образцах, присланных Е. И. Волобуевой из ЦЗЛ Республики Адыгея. На территории СНП также был обнаружен возбудитель опасного заболевания листьев и побегов самшита *Cylindrocladium buxicola* Henricot, не отмечавшийся здесь ранее. Это вредоносное заболевание некоторые исследователи рассматривают как основную причину массового усыхания самшита в кавказском регионе (Грабенко, 2011; Гасич и др., 2012, 2013; Мепаришвили и др., 2013), в связи с чем цилиндрокладиоз, или ожог самшита в насаждениях СНП оказался под самым пристальным вниманием.

На стволах самшита значимых патогенов не отмечено, за исключением вида из рода *Phomopsis*, выявленном в результате МФД из древесины ветвей и стволов деревьев (свежий сухостой), характеризующихся внезапным усыханием живой части кроны. Такие деревья (как среди взрослых, так и из числа подроста) изредка встречаются на территории НП наряду с деревьями с типичным характером усыхания.

В крупных и средних корнях значимых видов патогенных грибов также не выявлено. Отдельные виды, зарегистрированные на этом субстрате, отмечены лишь на отдельных корешках в единичных случаях и, как правило, на усыхающих или усохших деревьях. В мелких корнях и в исследованных образцах почвы, включая ризосферу корней, инфекции не обнаружено.

Присутствие патогенов в древесине ветвей, стволов и корней, способных привести к массовому усыханию деревьев, не выявлено. Исследованные образцы стволовой, корневой древесины, а также древесины ветвей не имеют ярко выраженных патологических изменений, способных кардинально изменить ряд физиологических процессов в растении и, тем самым, привести к их частичному или полному усыханию.

Инфекция на опавших листьях. На опавших листьях и побегах отмечено более 15 видов грибов, которые по большей части являются сапротрофами. Среди выявленных видов обнаружено несколько патогенов, способных вызывать преждевременное опадение листьев, это *Volutella buxi* (также совершенная стадия *Pseudonectria buxi*), *Clonostachys buxi* (также совершенная стадия *Bionectria coronata*), *Cylindrocladium buxicola* и *Macrophoma candollei*. Последний считается вторичным колонизатором, развивающимся на растениях, предварительно ослабленных другими факторами, в том числе болезнями (Boxwood, 2010). В условиях влажной камеры уже через 2–4 дня доля листьев со спороношениями существенно увеличилась и составила в разных образцах от 71 до 100 %. При этом доля листьев со спороношениями *Volutella buxi* в среднем составила 33,2 % (от 0 до 74,6 %), *Macrophoma candollei* – 49,2 % (от 19,7 до 95,8 %), *Cylindrocladium buxicola* – 10,9 % (от 0 до 23,2 %), *Clonostachys buxi* – 4,1 % (от 0 до 9,1 %). Следует отметить, что зависимости между уровнем инфекции на опавших листьях и состоянием насаждений не прослеживается. Как правило, на опавших листьях одновременно развиваются сразу несколько видов грибов, в том числе патогенных. В одной и той же единице субстрата одновременно довольно часто встречаются *Volutella buxi* и виды *Bionectria*, преимущественно *B. coronata*, редко отмечено совместное развитие *Volutella buxi* и *Cylindrocladium buxicola*, а также *Cylindrocladium buxicola* и сапротрофных гифомицетов.

На опавших побегах текущего года с более тонкими и часто еще не до конца развившимися листовыми пластинками в основании и иногда в узлах, на черешках листьев и междоузлиях побегов во влажной камере обильно разви-

вался белый или бело-кремовый мицелий. На стеблях побегов зафиксированы спороношения *Volutella buxi* и *Bionectria* sp. На листочках побегов преобладают спороношения *Volutella buxi* (часто поражены все листочки побега), к которой иногда примешивается *Bionectria coronata* и *Bionectria* sp. При сравнении с более старыми листьями доля зараженных молодых листочков, пораженных *Volutella buxi*, оказалась выше примерно в 1,4 раза.

Патогены, выявленные на опавших листьях, способны долгое время сохраняться в пораженных тканях и образовывать во влажных условиях новые спороношения. Это многократно было подтверждено инкубированием во влажной камере образцов, хранившихся несколько месяцев при комнатной температуре в сухом виде. Данные наблюдений согласуются с литературными данными (Shi, Hsiang, 2012). Биологические особенности выявленных патогенов обусловливают их продолжительное сохранение на остатках растений. Все это способствует накоплению вредоносной инфекции в насаждениях национального парка.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ГРИБОВ, ОБНАРУЖЕННЫХ НА РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ САМШИТА КОЛХИДСКОГО

№ п/п	Название вида	Пораженные органы	Вызываемая болезнь	Встречаемость	Примечание
Отдел *Ascomycota*					
1	*Arthothelium* sp.	Листья		5	МФД
2*	*Bionectria coronata* (Juel) Schroers [= *Nectriella coronata* Juel, *Pseudonectria coronata* (Juel) Lowen]	Листья, тонкие облиственные веточки	Некроз	3	+ МФД
3	*Bionectria* sp.	Листья	Некроз	3	МФД
4	*Ceratocystis* sp.	Тонкие веточки	Вилт	5	МФД
5	*Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. & De Not.	Древесина ветвей, чистая культура	*Биотрофный гриб*	5	МФД
6	*Didymosphaeria* sp.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	4	
7	*Geejayessia desmazieri* (Becc. & De Not.) Schroers, Gräfenhan & Seifert [= *Nectria desmazieri* De Not. & Becc. [as '*desmazierii*']	Тонкие веточки (узлы), почки, черешки, редко листовые пластинки	Некроз	2	+ МФД
8*	*Guignardia* sp.	Листья, стебли побегов	Кремовая пятнистость	2	МФД
9	*Nectria* sp.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	4	
10*	*Pseudonectria buxi* (DC.) Seifert, Gräfenhan & Schroers [= *Nectriella rousseliana* (Mont.) Sacc., *Pseudonectria rousseliana* (Mont.) Wollenw., несовершенная стадия -*Volutella buxi* (DC.) Berk.]	Листья, стебли	Некроз, ожог	3	+ МФД
Отдел *Basidiomycota*					
11	*Coprinellus micaceus* (Bull.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson	Ствол	*Сапротроф*	5	МФД
12	*Marasmius* sp.	Ствол, ветви; древесина	Гниль	5	МФД
13	*Hericium erinaceus* (Bull.) Pers.	Корни	Гниль	4	МФД
14	*Puccinia buxi* Sowerby [= *Puccinia buxi* DC]	Листья	Ржавчина	3	
Отдел *Deuteromycota*					
15	*Alternaria* sp.	Листья, стебли	Плесень	4	
16	*Brachysporium obovatum* Keissl	Тонкие ветви	*Сапротроф*	5	
17	*Cladophyalophora* sp.	Листья		5	МФД
18	*Cladosporium herbarum* (Pers.) Link	Листья, тонкие веточки	Оливковая плесень	3	
19	*Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries	Корень, обнаженная древесина	Гниль	5	МФД
20	*Cladosporium* sp.	Скелетные ветви, древесина	Гниль	5	МФД
21*	*Clonostachys buxi* (J.C. Schmidt ex Link) Schroers [= *Fusidium buxi* J.C. Schmidt, *Fusisporium buxi* (J.C. Schmidt ex Link) Fr., *Sesquicillium buxi* (J.C. Schmidt ex Link) W. Gams, *Verticillium buxi* (J.C. Schmidt ex Link) Sacc., *Verticillium buxi* (Link) Auersw. & Fleischh.]	Листья, тонкие облиственные веточки	Некроз	2	+ МФД
22	*Clonostachys phyllophila* Schroers	Листья	*Сапротроф*	4	МФД

Продолжение табл.

23	*Clonostachys rosea* (Link) Schroers, Samuels, Seifert & W. Gams f. rosea	Листья	*Сапротроф*	4	
24	*Colletotrichum* sp.	Листья		5	МФД
25	*Coniothyrium olivaceum* Bonord.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	3	
26	*Cryptosporiopsis ericae* Sigler	Корни, древесина	Гниль	5	МФД
27	*Cylindrocladium buxicola* Henricot	Листья	Пятнистость	4	+ МФД
28	*Diplodia buxi* Fr.	Тонкие ветви	Некроз	4	
29	*Discosia artocreas* (Tode) Fr.	Листья	Пятнистость	4	
30	*Discostroma* sp.	Листья	Пятнистость	4	МФД
31	*Fusarium* sp.	Тонкие веточки (узлы), листья	Некроз	3	
32	*Graphium* sp. (сумчатая стадия – *Ceratostomella buxi* Borissov)	Тонкие веточки	Увядание	3	
33	*Helminthosporium velutinum* Link	Тонкие веточки	*Сапротроф*	4	
34	*Hendersonia buxi* Sacc. et Cub.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	4	
35	*Leptostroma punctiforme* Wallr.	Листья	Некроз	4	
36	*Macrophoma candollei* (Berk. & Broome) Berl. & Voglino	Листья, тонкие облиственные веточки	Некроз	1	
37	*Macrophomina* sp.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	5	МФД
38	*Menispora ciliata* Corda	Тонкие веточки	*Сапротроф*	5	
39	*Montagnula* sp.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	4	МФД
40	*Neofusicoccum* sp.	Листья, тонкие веточки	Некроз	3	МФД
41	*Phialemonium* sp.	Ствол, древесина	Гниль	4	МФД
42	*Phoma herbarum* Westend.	Тонкие веточки	*Сапротроф*	3	
43	*Phoma* sp.	Ветви		5	МФД
44	*Phomopsis stictica* (Berk. & Broome) Traverso	Листья, тонкие веточки	Некроз	3	+ МФД
45	*Phomopsis* sp.	Тонкие веточки, черешки листьев	Некроз	2	+ МФД
46	*Phomopsis* sp.	Ствол, ветви		4	МФД
47*	*Phyllosticta* sp. (сумчатая стадия - *Guignardia* sp.)	Листья, стебли тонких зеленых побегов	Кремовая пятнистость	2	+ МФД
48	*Scytalidium* sp.	Листья	*Сапротроф*	5	МФД
49	*Trichothecium* sp.	Листья, ветви, спороношения других грибов	*Сапротроф*	3	
50	*Tubercularia vulgaris* Tode	Ветви	Некроз	4	
51*	*Volutella buxi* (DC.) Berk. [= *Chaetostroma buxi* (DC.) Corda, *Nectriella rousseliana* (Mont.) Sacc., *Pseudonectria rousseliana* (Mont.) Wollenw.]	Листья, тонкие облиственные веточки	Ожог, некроз ветвей, опадение листьев	1	+ МФД

Инфекция на тонких веточках и листьях в кронах усохших деревьев. Исследованы усохшие тонкие веточки с листьями, сохранившиеся в верхней части кроны внезапно засохшего дерева, также взятого нами в качестве модели. Стебли растения в этой части кроны соломенно-коричневые, местами почти черные вследствие развившихся спороношений грибов, листья зеленовато-соломенные, соломенно-оливковые или соломенно-коричневые. В нижней и средней части кроны сохранились тонкие ветви без листьев. Вероятно, ослабление этого дерева сначала происходило по основному типу, затем оставшаяся живая часть кроны на вершине дерева быстро засохла. На территории НП такой тип усыхания периодически встречается как у взрослых деревьев, так и у подроста.

На веточках и листьях внезапно усохших деревьев самшита выявлен комплекс грибов, включающий более 10 видов. Из них наиболее часто встречается *Clonostachys buxi* с сумчатой стадией *Bionectria coronata*. Спороношения этого гриба обильно развиваются на стеблях и нижней стороне листовых пластинок. В американской литературе гриб известен под названием *Sesquicillium buxi* (J. C. Schmidt ex Link) W. Gams как возбудитель рака, некроза и вилта (Farr et al., 1989). Таким образом, этот вид может являться причиной внезапного усыхания самшита. Увядание также вызывает гриб *Ceratostomella buxi* с несовершенной стадией *Graphium* sp., но он встречается значительно реже. Внезапное усыхание растений может быть связано с отравлением токсинами гриба *Phomopsis* sp. (третий вид из этого рода

в табл.), обнаруженного в древесине, но этот вопрос требует дополнительного изучения.

На листьях также встречаются *Volutella buxi, Phomopsis stictica, Phomopsis* sp. на черешках и *Macrophoma candollei*. Все эти виды в большей степени развиваются на стеблях. Помимо этого на стеблях часто встречается гриб *Geejayessia desmazieri,* известный в России как *Nectria desmazieri* De Not. & Becc. (Визначник…, 1971) с несовершенной стадией *Fusarium* sp. Как правило, спороношения этого патогена развиваются в узлах побегов на почках, листовых рубцах, реже на стеблях на фоне предварительного ослабления.

Комплекс видов на стеблях и листьях в целом сходен с комплексом грибов на опавших листьях и тонких засохших веточках на деревьях с типичным характером усыхания, но в этом случае доминирует *Clonostachys buxi* с сумчатой стадией *Bionectria coronata*, чаще встречается *Graphium* sp., а в древесине присутствует *Phomopsis* sp. На усохших тонких веточках при типичном характере усыхания наряду с часто встречающимися видами *Phomopsis*, можно увидеть также сапротрофные виды, например, *Hendersonia buxi* и *Coniothyrium olivaceum*. Усохшие веточки и листья являются одним из источников вредоносной инфекции.

Патогены на живых облиственных ветвях. На живых листьях часто встречается кремовая пятнистость (*Phyllosticta* sp., сумчатая стадия – *Guignardia* sp.) и довольно часто ржавчина листьев (*Puccinia buxi*). Степень поражения растений и отдельных листовых пластинок низкая. Существенного вреда эти болезни не причиняют. Кремовая пятнистость нередко встречается также на тонких зеленых стеблях.

На частично или полностью оголенных побегах, равно как и на нормально облиственных зеленых ветвях, в момент сбора образцов явных признаков болезней обнаружено не было. На отдельных бурых листочках, расположенных на более старых участках ветвей, а также на единичных мелких усохших концевых веточках были отмечены спороношения *Macrophoma candollei*. При выдерживании подобных образцов во влажной камере, на них развивались спороношения *Volutella buxi*. При подсыхании собранных образцов на отдельных более старых листьях обнаружились формирующиеся спороношения *Macrophoma candollei*, явно проявились бурые пятна на черешках части листьев.

Интересные результаты получились при помещении внешне непораженных образцов во влажную камеру. Во всех случаях проявился комплекс грибов, в котором доминируют упомянутые выше патогенные виды.

Во всех влажных камерах уже на 3-й день развивался довольно густой белый или белокремовый мицелий на торцах веточек и очень часто в узлах побегов, включая почки и черешки. При открывании камеры ощущался неприятный резкий запах. Исследование мицелия с разных ветвей и разных участков побегов методами МФД показало, что он ассоциируется с разными видами грибов, чаще всего *Phomopsis* sp., *Volutella buxi, Geejayessia desmazieri, Neofusicoccum* sp. и *Discostroma* sp.

Через 5–7 дней во влажных условиях образовывались спороношения грибов. На веточках часто встречались виды *Phomopsis* (иногда также на черешках и листовых пластинках) и *Macrophoma candollei*, редко *Volutella buxi*. От *Phomopsis* sp. довольно часто наблюдалось потемнение стебля и черешков. Иногда на веточках и отдельных листьях развивались спороношения *Graphium* sp. Окраска листьев во влажной камере также изменилась и стала с верхней стороны тускло-серо-зеленой, с нижней стороны приобрела буро-оливковый оттенок. На листьях появились спороношения *Volutella buxi* и *Macrophoma candollei*. По данным учета на листьях побегов разного возраста доминирует *Volutella buxi*. *Macrophoma candollei* отмечена только на более старых листьях. Подобная картина наблюдается на ветвях, взятых из разных частей кроны и на водяных побегах.

На живых ветвях и листьях, собранных в феврале 2013 г. в окрестностях поселка Верхняя Волковка, при первичном осмотре также не было отмечено явных признаков поражения болезнями, за исключением начальной стадии развития спороношений *Macrophoma candollei* на отдельных старых листьях. При хранении срезанных ветвей в прохладных условиях на еще живых листьях были зафиксированы бурые пятна. При инкубировании во влажной камере на пятнах появились спороношения *Clonostachys buxi* и *Volutella buxi*. Тогда как на буровато-соломенных листьях свежеусохших ветвей самшита в массе проявились спороношения *Volutella buxi*. На засохших ветвях самшита колхидского и самшита вечнозеленого из «Дендрария» СНП, собранных в январе и апреле, также доминировала *Volutella buxi*.

Подобная картина наблюдалась и на частично оголенных побегах самшита, собранных в апреле 2013 г. на подросте в пойме реки Сочи. При хра-

нении срезанных ветвей в прохладных условиях на листьях также появились бурые пятна, на которых во влажной камере образовались спороношения *Volutella buxi*. На молодых развивающихся побегах текущего года также появились бурые пятна, на отдельных из них обнаружен *Fusarium* sp.

Интересные наблюдения были сделаны в апреле 2013 г. при осмотре ветвей, оставшихся после рубки модельного дерева, т. е. пролежавших в насаждении примерно полгода. На листьях в массе обнаружился комплекс видов, где доминировали *Volutella buxi* и *Macrophoma candollei*. Увиденное напоминает картину во влажных камерах и убеждает в том, что выявленные массовые виды патогенов нападают на предварительно ослабленные растения или их части.

Исследование фрагментов живых ветвей и листьев, взятых с частично или полностью оголенных побегов, методами МФД показало присутствие нескольких видов грибов. В узлах и междоузлиях отдельных веточек обнаружен патогенный гриб *Ceratocystis* sp., также зафиксирован гриб *Guignardia* sp. (возбудитель кремовой пятнистости листьев и побегов). Подобные результаты получены лишь в единичных случаях. Все другие грибы, по-видимому, являются эпифитами.

Наблюдения в полевых и лабораторных условиях свидетельствуют о наличии комплекса патогенных видов, способных вызывать преждевременное опадение листьев и ослаблять растения, и о высоком уровне накопившейся инфекции. Однако учитывая особенности проявления выявленных болезней самшита, можно заключить, что ни одну из них не следует рассматривать в качестве первостепенной причины усыхания растений в насаждениях парка.

Любопытно, что на живых растениях такой важный патоген как *Cylindrocladium buxicola* первоначально был зафиксирован в «Дендрарии» СНП в декабре 2012 г. на единичных побегах самшита вечнозеленого (*Buxus sempervirens* var. *suffruticosa* L.). Дополнительные сведения о развитии цилиндрокладиоза в насаждениях СНП были получены в результате регулярных наблюдений на ППП в течение вегетационного периода 2013 г.

Динамика патологического процесса. За период с октября 2012 г. по октябрь 2013 г. те или иные изменения в состоянии растений произошли на всех вторично обследуемых участках (Колганихина, 2014б). Однако уровень этих изменений невысокий, и в целом они имеют положительную тенденцию. За годичный период наблюдений резкого ухудшения состояния деревьев и массового усыхания не произошло. Как показал анализ результатов повторных учетов на постоянных ПП, за годичный период 23 дерева (или 17,7 %) перешли в другую (соседнюю) категорию состояния. При этом у половины из них (11 шт. или 8,5 % от общего количества учтенных деревьев) категория улучшилась, у другой половины (12 шт., или 9,2 %), наоборот, ухудшилась. Изменения произошли у деревьев разных категорий, но по большей части ими оказались деревья 3 (10 шт.) и 2 (8 шт.) категорий состояния. Диаметры стволов самшитов, перешедших в другую категорию, варьируют от 5 до 24 см. При этом диаметры стволов растений, состояние которых улучшилось, в целом близки к средним показателям на пробных площадях, но имеются случаи нерезкого отклонения в ту или иную сторону. Диаметры стволов деревьев, состояние которых по визуальной оценке в текущем году стало несколько хуже, варьируют в большей степени (от 5 до 24 см), но среди них преобладают те, у которых диаметры существенно ниже среднего на ППП или близки к нему.

Переход в категорию свежего сухостоя зафиксирован только у 2 деревьев 4 категории состояния, у которых ранее в кроне были отмечены лишь единичные живые ветви. Одно дерево 5 категории состояния с усохшей кроной и мелкими живыми водяными побегами на стволе усохло окончательно. Диаметры этих деревьев существенно ниже средних на ППП.

Некоторое внешнее улучшение состояния самшита в целом можно объяснить образованием в 2013 г. хорошего текущего прироста и вторичной кроны на скелетных ветвях и стволах деревьев, чему благоприятствовали погодные условия.

За истекший временной период массового опадения листьев зарегистрировано не было. Незначительное пожелтение листьев в отдельных местах наблюдали в апреле, но на всех ППП, обследованных повторно, это явление отмечали в июне и октябре. Пожелтение листьев ассоциировалось, прежде всего, с более старыми участками побегов, а также отдельными тонкими веточками преимущественно в нижней и средней частях кроны. В июне такие листья частично стали опадать. Пожелтение листьев не носило массовый характер. В октябре 2013 г. местами частичное опадение листьев было вызвано развитием цилиндрокладиоза.

Ранее (в ноябре 2011 г., а также в сентябре и октябре 2012 г.) в естественных насаждениях

СНП признаки *Cylindrocladium buxicola* были зафиксированы лишь на опавших листьях в небольшом количестве. В результате периодических наблюдений в течение 2013 г., которые на отдельных участках начались еще в феврале месяце, характерные признаки вредоносного заболевания на живых растениях в виде бурых пятен на листьях и черно-бурых штрихов на зеленых стеблях одно- или двулетних приростов появились только в октябре. Этому предшествовал период довольно прохладной и дождливой погоды.

Болезнь проявилась лишь на части деревьев (доля пораженных растений на ППП составила от 24 до 48,1 %), преимущественно на водяных побегах, образовавшихся на стволах и скелетных ветвях в нижней части кроны, хотя были отмечены случаи поражения отдельных участков нормально развитых нижних ветвей, а также жизнеспособного подроста. Степень поражения растений (судя по количеству пораженных побегов в просматриваемой части кроны и количеству опавших листьев), как правило, была слабая, в редких случаях – средняя.

Сильнее других цилиндрокладиозом были поражены мелкие водяные побеги в пучках, особенно образующие на стволах плотные подушки. На стеблях таких побегов, как правило, были развиты некрозы в виде черно-бурых штрихов, а сохранившиеся на них пораженные листья были уже засохшими, иногда немного скрученными и имели зеленовато-серую окраску. В условиях влажной камеры на этих листьях помимо *Cylindrocladium buxicola* в массе появлялись также спороношения *Volutella buxi* и *Clonostachys buxi*. Плотные подушки из мелких водяных побегов дольше удерживают влагу и тем самым способствуют развитию болезней, являясь при этом постоянным источником инфекции.

Цилиндрокладиоз, безусловно, следует рассматривать в ряду важных факторов ослабления самшита, учитывая тот факт, что самшит является вечнозеленым растением, и что болезнью поражаются преимущественно молодые побеги, преждевременно теряющие часть листьев в результате развития заболевания. Тем не менее, и в октябре 2013 г., в момент проведения очередных наблюдений, массового опадения листьев вследствие поражения самшита цилиндрокладиозом не наблюдалось. Проведенные исследования свидетельствуют о более сложной этиологии патологического процесса. В связи с чем возрастает актуальность проведения мониторинговых работ как на территории СНП, так и в других районах произрастания самшита колхидского.

В 2014 г. и без того неблагополучная ситуация с самшитом еще более усугубилась вследствие быстрого распространения самшитовой огневки (*Cydalima perspectalis* Walker), весьма опасного инвазивного вида вредителя, в г. Сочи и далее по территории Краснодарского края. В июне 2013 г. при осмотре самшитов в экспозициях парка «Дендрарий» СНП нами было зафиксировано сильное повреждение этим вредителем растений самшита вечнозеленого (*Buxus sempervirens* L.), тогда как в лесных насаждениях распространение вредителя на тот момент еще не наблюдалось. По сообщению вед. н.с. СНП Г. А. Солтани, в настоящее время (сведения на сентябрь 2014 г.) самшитовой огневкой повреждено уже 280 га природных насаждений СНП.

Деградация самшита, несомненно, отразится и на других компонентах горных лесных экосистем Кавказа. Данная проблема требует дальнейшего всестороннего изучения и поиска способов сохранения этого древнего вида.

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам научного и лесного отделов СНП и лично зам. директора СНП по научной работе Б. С. Туниеву, н.с. Е. В. Дворецкой, вед.н.с. Г. А. Солтани, н.с. И. С. Пастуховой, лесничему Верхне-Сочинского лесничества С. А. Быковскому, лесничему Дагомысского лесничества А. Г. Алексееву, а также Н. А. Левандовской за содействие в проведении полевых исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов П. А., Колганихина Г. Б. Изучение анатомической структуры самшита колхидского в связи с его массовым усыханием в Сочинском Национальном парке // Тез. докл. V Междунар. симпоз. РКСД. М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2014. С. 5–6.

Гаршина Т. Д. Болезни деревьев и кустарников Северного Кавказа. Сочи, 2003. 130 с.

Гасич Е. Л., Казарцев И. А., Ганнибал Ф. Б. и др. Возбудитель ожога самшита *Calonectria pseudonaviculata* – первая находка в Абхазии // Современная микология в России. Т. 3. Материалы 3 съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2012. С. 277.

Гасич Е. Л., Казарцев И. А., Ганнибал Ф. Б. и др. Новый для Абхазии вид *Calonectria pseudonaviculata* – возбудитель ожога самшита // Микол. и фитопатол. 2013. Т. 47, № 2. С. 129–131.

Грабенко Е. А. Ботаники бьют тревогу [Электронный ресурс] Кавказский государственный природный биосферный заповедник. 18.04.2011.

Режим доступа: http://kgpbz.ru/index.php?option=com_content&task=view&id=991. Загл. с экрана.

Дворецкая Е. В. Биоэкологические особенности произрастания самшита колхидского на Черноморском побережье Кавказа // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского Национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Научные труды СНП. Вып. 2. М.: Изд-во «Престиж», 2006. С. 160–178.

Дворецкая Е. В. Вспышка заболеваемости самшита колхидского в Сочинском Национальном парке // Экологический вестник Северного Кавказа. Краснодар, 2011. Т. 7, № 2. С. 45–50.

Деревья и кустарники СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 941 с.

Колганихина Г. Б. Массовое усыхание самшита на территории Сочинского Национального парка и роль патогенных грибов в этом процессе // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2013. № 6. С. 117–124.

Колганихина Г. Б. О причинах массового усыхания самшита на Кавказе // Матер. V Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 25-летию науч. школы чл.-корр. РАН А. К. Темботова и 20-летию Института экологии горных территорий им. А. К. Темботова КБНЦ РАН. Нальчик, 2014. С. 152–153.

Колганихина Г. Б. Годичная динамика состояния самшита колхидского и развитие цилиндрокладиоза в Сочинском Национальном парке // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2014. № 6 (104). (В печати).

Колганихина Г. Б., Дворецкая Е. В., Туниев Б. С. Усыхание самшита в Сочинском Национальном парке // Матер. IV Междунар. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». Сухум, 2012. С. 16–17.

Мепаришвили Г., Горгиладзе Л., Сихарулидзе З., Мепаришвили С. Внимание! *Buxus colchica* в опасности // Роль ботанических садов в сохранении разнообразия растений. Матер. юбилейной конф., посвященной 100-летию Батумского ботанического сада Ч. II. Батуми, 2013. С. 212.

Ширяева Н. В., Гаршина Т. Д. Вредные членистоногие и микофлора коллекционных растений Сочинского «Дендрария» (на 1 января 1997 года) (справочник). Сочи, 1998. 60 с.

Ширяева Н. В., Гаршина Т. Д. Вредные членистоногие и паразитная микофлора древесных растений Сочинского Национального парка (справочник). Сочи, 2000. 40 с.

Визначник грибів України. Т. 3. Незавершені гриби / С. Ф. Морочковский и др. Київ: Наукова думка, 1971. 696 с.

Boxwood [Электронныйресурс] / Sherrie Smith, Rhik Cartwright / Plant health clinic news. Issue 21–July 22, 2010. Режим доступа: http://plantpathology.uark.edu/Number_21-2010.pdf. Загл. с экрана.

Farr D. F. et al. Fungi on plants products in the United States / D. F. Farr, G. F. Bills, G. P. Chamuris, A. Y. Rossman. St. Paul, Minnesota USA: APS PRESS, 1989. 1252 p.

Shi F. A., Hsiang T. Volutella blight of boxwood // Landscape Trades. 2012. Vol. 34(6). P. 16–17.

МАССОВОЕ УСЫХАНИЕ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО САЯНА – МОНИТОРИНГ, ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ, МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИГРЕССИВНЫХ СУКЦЕССИЙ

И. Н. Павлов

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, forester12@mail.ru

Кедровые леса (*Pinus sibirica* Du Tour) представляют особую ценность и гордость Сибири и всей России в целом. Их средообразующая роль, особая пищевая ценность семян определяют и наше особенное отношение к ним. Значительные площади сосны сибирской (кедр сибирский) сосредоточены в Сибири, в частности, на территории Хакасии (843, 6 тыс. га, 180,4 млн м^3). Поэтому массовое усыхание кедровых лесов в 2011–2012 гг. в Республике Хакасия (Абазинское и Копьевское лесничества) вызвало огромный резонанс общественности первоначально на факт усыхания (рис. 1), в дальнейшем на проведение в них санитарных рубок. В качестве причины усыхания Госкомитетом по лесу Республики Хакасия первоначально было названо поражение шестизубым короедом.

Рис. 1. **Усыхание кедрово-пихтового древостоя**

Однако общеизвестно, что шестизубый короед (*Ips sexdentatus*) «заселяет ослабленные сосны в очагах корневой губки, на гарях, в изреженных насаждениях, в лесах, пострадавших от хвоегрызущих вредителей, особенно сибирского шелкопряда. Заселяет лесопродукцию на лесосеках, сильно размножается в местах выборочных рубок, хорошо идет на ловчие деревья» (Воронцов, 1982, с. 301). Обитает в сосняках, ельниках, кедровниках и пихтарниках разнообразных типов леса. Заселяет преимущественно еще сочные, отмирающие или свежеотмершие спелые и приспе-

вающие толстомерные деревья. Развивается на сваленных, крупных деревьях, чаще – лежащих на открытых местах. Селится также на деревьях, ослабленных первичными вредителями (Ижевский и др., 2005).

Следовательно, шестизубый короед, как и большинство прочих ксилофагов, не может быть признан причиной гибели кедровых лесов. В связи с этим наши исследования были направлены на выявление основных причин ослабления и гибели сосны сибирской для принятия адекватных хозяйственных решений.

Мониторинг санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Хакасия

В целом по данным Центра защиты леса Красноярского края, общая площадь насаждений Республики Хакасия с нарушенной и утраченной устойчивостью на конец 2011 г. составила 63697 га. В том числе по причинам ослабления и гибели: неблагоприятные погодные условия и почвенно-климатические факторы – 32487 га; болезни леса – 17807 га; насекомые-вредители – 12127 га (в том числе 2907 га отнесено на счет шестизубого короеда); лесные пожары – 847 га; антропогенные факторы – 428 га. С 2009 г. наблюдается устойчивый рост площади насаждений с наличием усыхания (рис. 2).

Динамика площадей очагов стволовых вредителей показана на рис. 3.

Площадь кедровых насаждений на конец 2011 г., ослабленных в результате воздействия короеда шестизубого и черного елового усача, составила соответственно 2907 га и 4515 га.

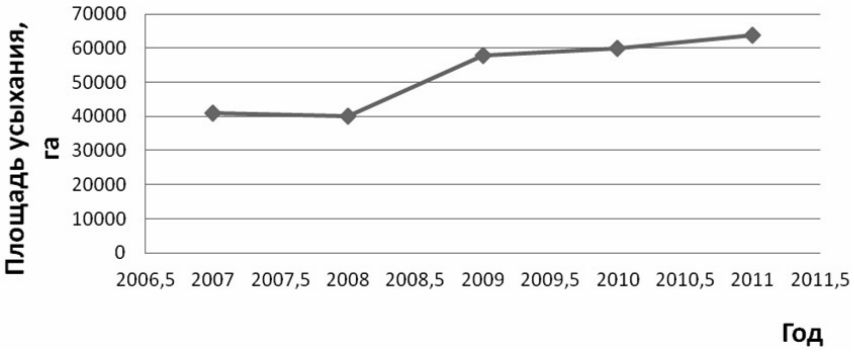


Рис. 2. **Динамика площади усыхания насаждений Республики Хакасия**

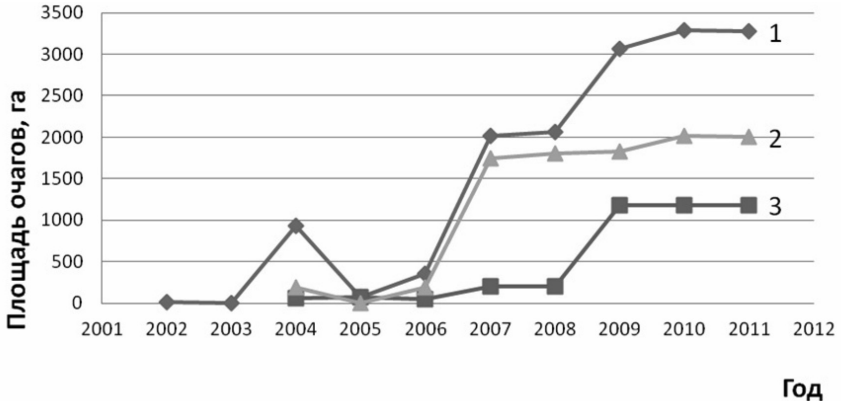


Рис. 3. **Динамика развития очагов стволовых вредителей (1), в том числе усача черного елового большого (2) и короеда шестизубого (3) на территории Республики Хакасия**

Объекты и методы

Исследуемая территория относится к Нижне-Онинскому среднегорному округу горно-таежных и лесостепных светлохвойных лесов (Хакасская провинция) и Верхне-Онинскому тундрово-таежному району кедровых лесов (Северная Алтае-Саянская провинция) (Назимова, 1968).

Под Западным Саяном принято понимать горную систему, расположенную в пределах Южной Сибири, начинающуюся в верховьях реки Малый Абакан (к востоку от Телецкого озера)

и простирающуюся на северо-восток на расстояние около 600 км до стыка с Восточным Саяном в истоках рек Казыр и Уда. Пояс темнохвойных горных лесов развит на высотах от 400 до 1500–1800 м.

Климат резко континентальный, с продолжительной и холодной зимой, коротким и прохладным (в горах) летом. Осадки выпадают главным образом летом. Количество их сильно изменяется в зависимости от высоты местности и ориентации склонов от 400–500 мм в год в северных предгорьях до 1000–1200 мм на северных склонах, открытых в сторону влажных воздушных потоков. При этом небольшая часть северного макросклона Западного Саяна, включающая бассейны рек Карасибо и Оны (район исследования), а также хребты, граничащие с хакасскими степями, резко выделяются по условиям увлажнения и структуре поясности на фоне влажной «темнохвойной» Северной провинции (Назимова, 1968). В этих местах выпадает примерно в два раза меньше осадков, чем на тех же высотах в Северной провинции. Причина заключается в барьерной роли Абаканского хребта и влиянии сухой Минусинской котловины. Темнохвойные леса с преобладанием кедра распространены по высоким водоразделам.

Климатические условия определили формирование широкой полосы перехода от светлохвойных к темнохвойным лесам. Большинство лесов после пожарного происхождения. В связи с неоднородностью литологической основы и парцеллярной структурой лесных биогеоценозов выделяются неупорядоченные малоконтрастные пятнистые микрокомбинации почв, которые образуют спорадически литогенные и неупорядоченные мезонеоднородности (Ершов, 1999). Неупорядоченные литогенные микрокомбинации состоят из подбуров, подбуров оподзоленных и подзолов. Наличие в мелкоземе значительного количества обломочного материала обусловливает повышенную скважность и высокую водопроницаемость почв.

Исследования были проведены в кедровых лесах разного возраста, состава, с учетом вертикальной поясности, произрастающих на почвах разной мощности и имеющих разную степень санитарного состояния. Характеристика пробных площадей представлена в таблице.

Для стимулирования образования плодовых тел корневой губки на исследуемой территории в начале вегетационного периода в очагах куртинного усыхания была произведена раскопка корней сильно ослабленных и усыхающих деревьев пихты и кедра. Раскопанные корни накрывались непрозрачным перфорированным полиэтиленом, ветвями, мхом, травой, древесным опадом. Таким образом, была смоделирована естественная среда образования плодовых тел корневой губки, образующаяся, например, при вывале деревьев или в норах землеройных животных. При этом следует иметь в виду, что избыток влаги так же вреден для образования базидом, как и ее недостаток.

Для изучаемой территории характерны маломощные и среднемощные почвы. Наряду с описанием почвенных разрезов для изучения глубины корнеобитаемого слоя был изготовлен металлический щуп (по аналогии с «мечом Колесова»). Измерения проводились от центра очагов усыхания в нескольких радиальных направлениях с шагом 1–2 м. Высоты деревьев были измерены высотомером Haglof Vertex IV.

Для понимания причин усыхания в качестве контроля были выбраны древостои аналогичного возраста в Анзасском участковом лесничестве, для которого характерно более благоприятное санитарное состояние. Пробные площади расположены в 30 км западнее. Очаговое усыхание встречается крайне редко (ПП 80/41, очаг) и не принимает значительных масштабов, как, например, в Абазинском лесничестве.

На всех деревьях лиственницы установлена частичная дефолиация хвои гусеницами сибирского шелкопряда, приведшая в результате к незначительной гибели текущих побегов. На деревьях сосны сибирской и пихты сибирской повреждения шелкопрядом не обнаружено.

Очаговый характер поражения, развитие мицелия (в том числе и на деревьях второй и третьей категории состояний – ослабленные и сильно ослабленные), характерные признаки деструкции ксилемы корней и основания ствола, истечение смолы позволили нам сделать предположение о воздействии корневых патогенов.

Результаты и обсуждение

Среди причин усыхания роль корневых патогенов остается по-прежнему недооцененной. Даже при наличии явных описанных симптомов поражения *Armillaria mellea* s.l., роль армилляриоза в этиологии патологического процесса игнорируется (Манько, 1998; Nagel, Diaci, 2006).

ТАКСАЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ

Показатель		№ ПП										
		Абазинское участковое лесничество						Анзасское участковое лесничество				
		143/12		143/8		131/18	148/19	80/41		80/40-1	80/40-5	80/39
		очаг	контроль	очаг	контроль			очаг	контроль			
Абсолютная высота, м		1000		1100		1200	1800	1180	1200	1100	950	1050
Экспозиция склона, уклон, град		***СВ 15***		***СЗ 12***		***СВ 10***	**плато**	**ЮЗ 16**		***С 12***	***С 10***	***ЮЗ 15***
Площадь усыхания, га		16	–	21	–	–	диффузное усыхание	3 очага, сопряженных вдоль одной линии, 0,015	–	–	–	–
Состав леса		6К3П1Б	7К3П+Б	9К1П+Б	9К1П	6К2Л1П1Б	10К	10К+П	8К1Лц1С+П	9К1Лц едП	9К1П1Б +Лц	6К2Лц2П
Кедр – возраст, лет/ высота, м/ диаметр, см		120–200/ 22,5/26	140–200/ 23,8/ 30	120–180/ 21/ 26	120–180/ 21/ 26	140–160/ 23,7/50	100–140/ 13,4/49	160–200/18,1/31	160–200/ 19,4/33	160–200/ 24,1/36	160–200/ 27,2/44	160–220/ 29,8/53
Бонитет		4	3	4	4	3	5а	5	4	3	2	2
Тип леса		осочково-разнотравный	ягодно-зеленомошный	вейник-зеленомошный	осочково-разнотравно-бадановый	вейниковый	разнотравно-бадановый	ягодно-зеленомошный	ягодно-зеленомошный	ягодно-зеленомошный	чернично-папоротниковый	бадановый
Почва		подбуры таежные сильнока-менистая	подбуры таежные оподзоленные среднещеб-нистая	дерново-таежные, сильнока-менистая	дерново-таежные среднещеб-нистая	дерново-таежные среднещеб-нистая	горно-луговые сильнока-менистая	подбуры таежные сильнокаме-нистая	подбуры таежные сильнокаме-нистая	подбуры таежные сильнока-менистая	подбуры таежные сильнока-менистая	подбуры таежные сильнока-менистая
Глубина корне-проницаемого слоя		31±4,5	65±5,1	23±3,3	52,0±4,7	–	–	–	–	–	–	21±2,7
Глубина гумусового горизонта		5±0,9	9±1,3	5±0,7	8±1,1	–	–	–	–	–	–	8±1,3
Корневые патогены, установленные на ПП	*Heterobasidion parviporum*	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
	Armillaria mellea s.l.	+	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–
	Phellinus sulphurascens	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–

Причиной значительного занижения вредоносности возбудителей корневых гнилей является сложность их идентификации (часто отсутствие плодовых тел, обязательное сопряженное наличие следов поражения другими болезнями и вредителями). Ранее нами была установлена определяющая роль корневых патогенов (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilát) в куртинном усыхании ленточных Минусинских боров (Павлов и др., 2008, 2009а, 2010); сосновых лесов зеленой зоны г. Красноярска (Павлов, Миронов, 2006, 2007; Павлов и др., 2010, 2012); темнохвойных лесов Восточного Саяна (Павлов и др., 2009б).

Поэтому одним из направлений работы было исследование корневых систем не только ослабленных и свежеусохших деревьев, но и деревьев без выраженных признаков ослабления, входящих в одну биогруппу с ними. Были взяты образцы пораженной древесины корней, мицелиальные образования. Наряду с исследованием глубины корнеобитаемого слоя почвы на ключевых участках были выполнены почвенные разрезы.

В предыдущих исследованиях по результатам скрещивания моноспоровых культур из плодовых тел опенка из очагов куртинного усыхания с тестерами европейских и китайских видов, проведенного при активном содействии и помощи К. Корхонена (Finnish Forest Research Institute), на территории Сибири было выявлено два вида входящих в комплекс *Armillaria mellea* s. l.:

Armillaria borealis Marxm. & Korhonen – обладает ярко выраженными патогенными свойствами и встречается во всех обследованных нами усыхающих древостоях.

Armillaria cepistipes Velen. – обнаружен только на старом сухостое.

Опенок осенний является уникальным организмом. Так, отдельные клоны опенка осеннего могут формировать в лесу очаги размером от одного дерева до нескольких десятков гектар. В лесах Британской Колумбии площадь, занимаемая одним генетом (генет – генетически дискретная единица, аналогичная микробиологическому клону или семейству родственных клонов *Armillaria ostoyae*), изменяется от 0,7 до более 15 га (Dettman, van der Kamp, 2001). Возраст, по самым приблизительным подсчетам, варьирует от 440 до 1340 лет.

Усыхание кедрово-пихтовых лесов, значительно превышающее текущий естественный отпад, в горах Восточного и Западного Саяна наблюдается с конца XX в. Гибель деревьев имеет ярко выраженный очаговый характер (рис. 4).

Рис. 4. **Куртинное усыхание сосны сибирской**

Очаги усыхания образуются на склонах разных экспозиций. Куртинное усыхание не установлено на пониженных элементах рельефа с глубокими почвами. Площадь очагов изменяется от 1 до 30 га. Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Возраст погибших деревьев кедра и пихты – 70–260 лет. Возобновление темнохвойными породами в очагах – удовлетворительное.

В результате обследования в очагах усыхания было выявлено поражение корней сосны сибир-

ской и пихты сибирской у всех деревьев 2–5 категорий санитарного состояния.

Веер мицелия *A. mellea* s.l. был найден на многих ослабленных и сильно ослабленных деревьях кедра (рис. 5). При этом поражалась какая-либо одна из сторон дерева, и именно с этой стороны происходило заселение ствола короедом.

У живых деревьев кедра, растущих в непосредственной близости от деревьев, погибших в текущем году или ранее при небольшом усыхании боковых ветвей, также обнаружена гибель корней. Усыхание ветвей и корней происходит со стороны ранее погибших деревьев. Возможно, это происходит из-за срастания корневых систем или распространения ризоморф опенка.

Гибель подроста более 0,5 м и молодняка кедра от опенка в данных условиях крайне редка. В то же время нами ранее были отмечены случаи массового поражения кедра в возрасте 20–40 лет на плантациях в нетипичных для него условиях произрастания от корневой гнили, вызываемой *A. mellea* s.l.

Рис. 5. **Мицелий *Armillaria mellea* s.l. на корнях сосны сибирской**

Распространение гнили, вызываемой опенком, ведет к снижению устойчивости деревьев кедра к вредителям (*Ips sexdentatus* Boerner; *Monochamus urussovi* Fisch.; *Ips typographus* L.; *Pityogenes chalcographus* L. и др. ксилофагам) и в дальнейшем приводит к их быстрому усыханию. Гибель наступает даже при отсутствии сопутствующих болезней и вредителей, может быть в течение более длительного времени. Деревья пихты сибирской часто бывают окольцованы быстро растущим мицелием опенка, поднимающегося на высоту до 1,5 м. Окольцевание сосны сибирской старше 50 лет мицелием опенка установлено не было. На деревьях старшего возраста веер мицелия развивается на корнях и, как правило, не поднимается выше корневой шейки.

Активизировались процессы куртинного усыхания кедра 5–7 лет назад. Триггерным механизмом, запустившим процесс, могло явиться сочетание неблагоприятных для деревьев климатических факторов в сочетании с определенными эдафическими условиями. И (или) комплекс благоприятных факторов для патогенных организмов. Одни и те же климатические факторы могли привести как к ослаблению деревьев кедра, пихты, так и росту вирулентности и агрессивности корневых патогенов.

Для очагов куртинного усыхания характерно наличие в почвенном профиле крупных камней (30–50 см). В то же время даже в непосредственной близости от них (20–30 м) под биогруппами кедра 1–2 категории санитарного состоянии в корнеобитаемом слое преобладает мелко- и среднещебенистая фракция. Это является неоспоримым доказательством определяющей роли эдафических условий на устойчивость сосны сибирской.

Куртинное усыхание в результате воздействия корневой губки (*Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen) было установлено в кедровых насаждениях, произрастающих на повышенных элементах рельефа (найдены плодовые тела корневой губки на корнях старого сухостоя кедра).

Одним из наиболее интересных объектов являются предгольцовые кедрачи на высоте 1800 м.

В данных условиях кедр не формирует сплошное насаждение, а растет биогруппами, приуроченными к благоприятным условиям экотопа (проточное увлажнение, защита от ветра, достаточно плодородные почвы). Диффузное усыхание кедра представлено повсеместно на всей площади плато (рис. 6). В качестве причины гибели установлено патогенное воздействие опенка.

Рис. 6. **Усыхание сосны сибирской в предгольцовой зоне (1800 м н. у.м.)**

Однако больших очагов не образуется. Возможно, из-за отсутствия срастания корней. Одной из причин успешного развития опенка в столь неблагоприятных условиях является отсутствие значительного промерзания почвы в зимний период (ручьи не перемерзают, снеговой покров достигает высоты двух метров).

Для территории, выбранной в качестве контроля (Анзасское участковое лесничество), отличительной особенностью является большое количество осадков, типичное для северных предгорий Западного Саяна. Это и является одной из основных причин устойчивости кедра, в том числе к корневым патогенам.

Подтверждением этого является отсутствие значительного куртинного усыхания среди старовозрастных насаждений кедра в предгорьях хребтов Ергаки и Араданский. Их расположение на пути переноса воздушных масс определяет обилие осадков в наветренной части макросклона (1000–1500 мм, половина годовой суммы осадков выпадает в течение трех летних месяцев) и резкое снижение их количества на подветренной стороне. В то же время для Восточного Саяна, где нами установлено массовое куртинное усыхание пихтово-кедровых лесов, характерен более континентальный климат.

Моделирование дигрессивных сукцессий, биосферная роль корневых патогенов (на примере *A. mellea* s.l.)

Одним из основных процессов, участвующих в поддержании баланса биомассы и энергии в лесных сообществах, является процесс разложения древесного отпада (Стороженко, 2012).

Дереворазрушающим грибам (факультативным паразитам и факультативным сапротрофам) в таежных лесах принадлежит особая роль. Наряду с деструкцией органических остатков растений они являются важной частью гомеостатического механизма леса (Одум, 1986). Несмотря на их малую долю в составе экосистемы, управляющее воздействие на общий поток энергии (запас фитомассы) чрезвычайно высок. Степень их патогенного воздействия и вредоносность изменяются значительно и зависят от множества параметров (характеристика ценоза, его соответствие лесорастительным условиям, наличие факторов, вызвавших резкое ослабление и пр.). Любое внешнее воздействие на лесной ценоз (в том числе и активная хозяйственная деятельность) требует его адекватной перестройки. И чем своевременнее произойдет компенсация, чем быстрее ответная реакция отдельных элементов сообщества, тем это будет иметь меньший ущерб.

При существующих глобальных изменениях среды обитания (антропогенное воздействие, климатические аномалии) роль возбудителей микозов древесных растений в биоценозах будет неуклонно возрастать.

Факторы, определяющие необходимость своевременных сукцессионных смен:

1. Климат. Непрерывные многолетние циклы изменения климата, безусловно, определяют потребность адекватного изменения строения биоценоза (состав древостоя, горизонтальная и вертикальная структура, распределение биометрических показателей). Лишь своевременные сукцессионные смены могут обеспечить устойчивое состояние биогеоценоза, выполнение им средообразующих функций в современных условиях. Особенно важны процессы своевременного изменения структуры смешанных по составу биоценозов, состоящих из видов, отличающихся разной экологической пластичностью. Так, в нашем случае именно насаждения с равномерным участием в составе кедра и пихты (а также несколько единиц березы) в большей степени подвержены куртинному усыханию.

2. Истощение почвы. Длительное произрастание темнохвойных видов на одном месте ведет к снижению почвенного плодородия. Поэтому смена на лиственные для его восстановления является необходимым условием дальнейшего устойчивого развития экосистемы. Для того чтобы избежать истощения почвы, которое в дальнейшем может привести к масштабному разрушению существующих хвойных лесов и невозможности функционирования биоценозов, обладающих высокими средообразующими функциями, необходима отрицательная обратная связь. Энергия отрицательной обратной связи крайне мала по сравнению с потоком энергии через систему. Низкоэнергетические компоненты, многократно усиливающие эффекты высокоэнергетических обратных связей – основная особенность кибернетических систем (Одум, 1986). Этим требованиям, характерным для управляющих механизмов, безусловно, отвечает и опенок.

Таким образом, для определенного сочетания лесорастительных и климатических условий существует определенная оптимальная сукцессионная серия, обеспечивающая долговременное (бесконечно долгое) поддержание гомеостаза биогеоценоза в целом.

Схематически сопряженное влияние эдафических условий и осадков на предельный возраст кедровых древостоев показано на рис. 7.

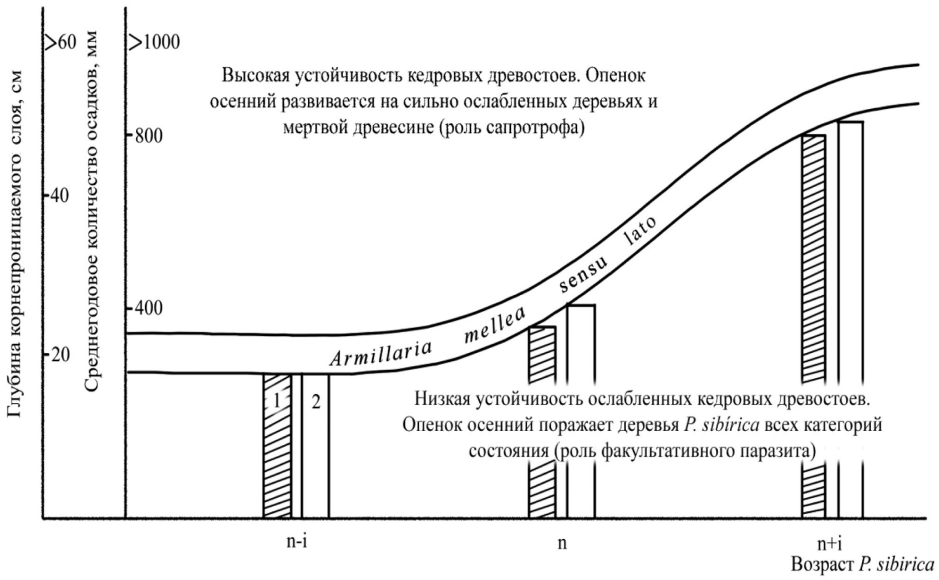


Рис. 7. **Схема влияния эдафических условий и осадков на устойчивость кедровых древостоев к *Armillaria mellea* s.l. :**
(1 – глубина корнепроницаемого слоя, 2 – среднегодовое количество осадков)

В качестве основного управляющего механизма выделен опенок. В оптимальных условиях произрастания (глубокие плодородные почвы и достаточное увлажнение, отсутствие засушливых периодов) опенок развивается на сильно ослабленных деревьях и мертвой древесине (роль сапротрофа), способствуя восстановлению почвенного плодородия. Естественно, что с увеличением возраста кедровых насаждений, для них требуются более глубокие почвы и возрастает потребность во

влаге. Древостой становится избыточной нагрузкой на экосистему. Снижается устойчивость кедра и пихты к биотическому воздействию. Система отклоняется от гомеостатического плато. И при значительном дефиците осадков на маломощных почвах опенок уже поражает все категории состояния деревьев кедра (роль факультативного паразита). При этом, чем меньше выпадает осадков и меньшая глубина корнепроницаемого слоя почвы, тем меньшего возраста может достигнуть кедровое насаждение.

Мозаичность почвенного покрова обеспечивает разный возраст вступления кедрового древостоя в критический период снижения устойчивости к биотическому воздействию. Как следствие, кластерное (от 1 до 30 и более га) постепенное омоложение (с восстановлением или повышением почвенного плодородия) таежных лесов с сохранением их средообразующих функций. При отсутствии данного механизма возможен катастрофический сценарий развития. Кедр благодаря своим биологическим свойствам (долговечность, теневыносливость) может занять огромную территорию. Это будет одноярусный, одновозрастный кедрач с отсутствием подроста, подлесочных пород, микробиологические процессы в почве будут заторможены. Снижение биоразнообразия не может не сказаться на устойчивости экосистемы в целом. Единичная гибель деревьев не может как-то повлиять на омоложение древостоя. В итоге – массовая гибель тайги на огромной территории, например, в результате изменения климата, катастрофического пожара и пр.

На рис. 8 показан алгоритм усыхания кедровых древостоев. Одним из основных ценотических факторов разрушения древостоев кедра является его вступление в возрастную стадию, при которой снижается естественная устойчивость, в том числе и к биотическому воздействию.

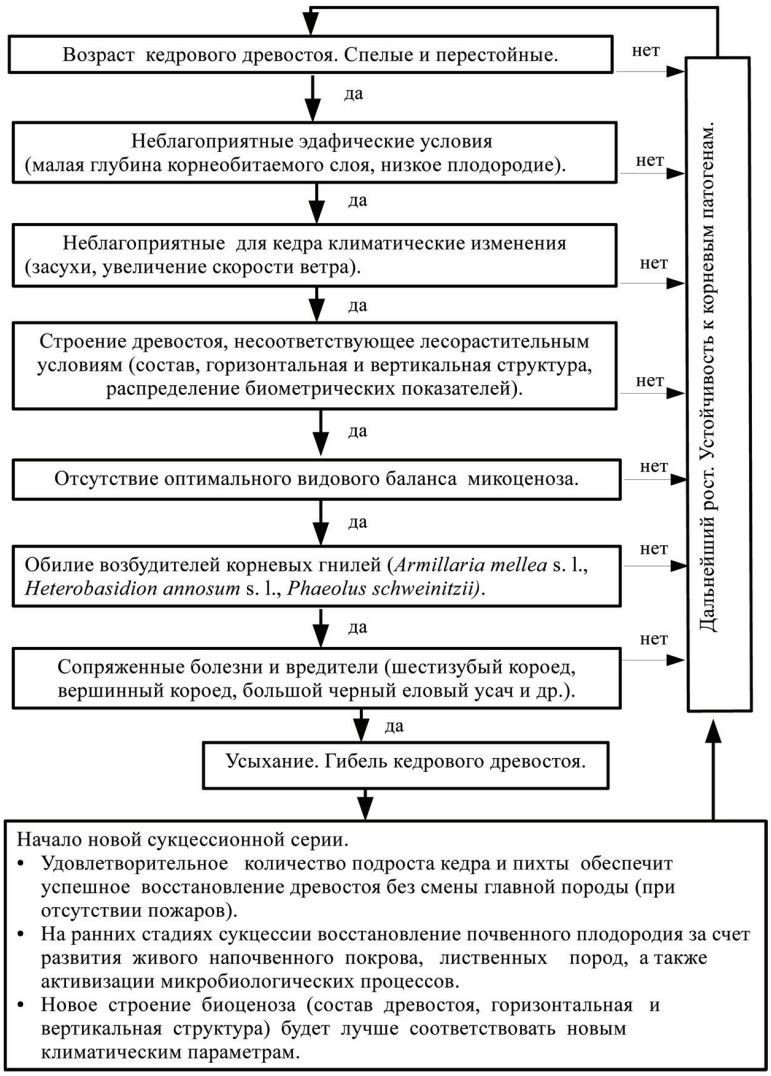


Рис. 8. **Алгоритм усыхания кедровых древостоев**

Устойчивость (и долголетие) снижается при малой глубине корнеобитаемого слоя, низкого плодородия почвы. При наступлении засушливого периода влияние эдафических условий становится определяющим. Увеличение порывов ветра способствует проникновению возбудителей корневых гнилей через повреждения корней.

Корневые патогены легко преодолевают защитные механизмы деревьев кедра сибирского, ослабленного неблагоприятными условиями произрастания. Широкое распространение опенка обеспечивает наличие инфекции практически во всех типах леса.

При проведении раскопок корней в здоровых древостоях в присутствии опенка на пнях лиственных деревьев нами установлено частичное повреждение корней сосны обыкновенной и сибирской, пихты сибирской, ели сибирской. Однако повреждения имели незначительный характер и были успешно инактивированы (засмолены).

Тем не менее куртинное усыхание кедровопихтового древостоя абсолютно не является катастрофическим явлением. Это начало новой сукцессионной серии. Удовлетворительное количество подроста кедра и пихты обеспечит успешное восстановление древостоя без смены главной породы (при отсутствии пожаров). Интенсивное развитие живого напочвенного покрова, березы, подлесочных пород, а также активизация микробиологических процессов в почве обеспечит восстановление почвенного плодородия. Новое строение биоценоза (состав древостоя, горизонтальная и вертикальная структура) будет лучше соответствовать новым климатическим параметрам. С учетом существующего изменения климата данные перестройки будут благоприятны для устойчивого функционирования биоценоза в новых условиях.

Выводы

В результате проведенного исследования установлена определяющая роль опенка осеннего (*A. mellea* s.l.) в куртинном усыхании кедровопихтовых лесов Западного Саяна на общем фоне ценотического ослабления от различных факторов (старение древостоя, маломощные почвы, недостаток увлажнения). Биосферная роль *A. mellea* заключается в обеспечении устойчивых сукцессионных циклов (на новых этапах, оптимально соответствующих климатическим условиям), сохранении благоприятного баланса минеральных веществ не только за счет разложения мертвой древесины, но благодаря активному вмешательству в строение биоценоза (регулирование возрастной структуры, состава, строения и пр.).

ЛИТЕРАТУРА

Воронцов А. И. Лесная энтомология. М.: Высшая школа, 1982. 384 с.

Ершов Ю. И. Основы теории почвообразования. Красноярск: КГПУ, 1999. 384 с.

Ижевский С. С., Никитский Н. Б., Волков О. Г., Долгин М. М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов России. Тула: Гриф и К, 2005. 223 с.

Манько Ю. И. Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в центральном Сихотэ-Алине // Лесоведение. 1998. № 1. С. 3–15.

Назимова Д. И. Лесорастительное районирование Западного Саяна // Лесоведение. 1968. № 1. С. 3–17.

Одум Ю. П. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.

Павлов И. Н., Миронов А. Г. Роль грибов *Armillaria mellea* s.l. в куртинном усыхании хвойных лесов юга Восточной Сибири // Вестник КрасГАУ. 2006. № 12. С. 146–152.

Павлов И. Н., Миронов А. Г. Интенсификация поражающего биотического воздействия в хвойных лесах юга Восточной Сибири // Лесное хозяйство. 2007. № 4. С. 43–45.

Павлов И. Н., Барабанова О. А., Агеев А. А. и др. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна – корневые патогены // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 33–41.

Павлов И. Н., Барабанова О. А., Корхонен К. Патогенные свойства *Heterobasidion annosum* (fr.) Bref s. str. и *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen в различных лесорастительных условиях сосняков Минусинской впадины // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 123–124.

Павлов И. Н., Барабанова О. А., Кулаков С. С. и др. К вопросу образования очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной на старопахотных землях (роль корневой губки, эдафических факторов и изменения климата) // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, № 3–4. С. 263–272.

Павлов И. Н., Губарев П. В., Барабанова О. А. и др. Влияние лесорастительных условий на устойчивость сосняков Минусинской впадины к корневым патогенам // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 48–57.

Павлов И. Н., Корхонен К., Губарев П. В. и др. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, №. 1–2. С. 28–36.

Павлов И. Н., Кулаков С. С., Евдокимова Л. С. и др. Образование и затухание очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной в результате воздействия

Armillaria borealis Marxm. & Korhonen (Сообщение 1. Эдафические закономерности) // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 29, № 3–4. С. 234–246.

Стороженко В. Г. Дереворазрушающие грибы в формировании баланса накапливаемой и разлагаемой биомассы в лесных биогеоценозах // Грибные сообщества. Т. 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 7–21.

Dettman J. R., Kamp B. J. van der. The population structure of *Armillaria ostoyae* in the southern interior of British Columbia // Canadian Journal of Botany. 2001. 79 (5). P. 612–620.

Nagel T. A., Diaci J. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia // Canadian Journal of Forest Research. 2006. 6 (3). P. 629–638.

МОНИТОРИНГ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПЕРМСКОГО КРАЯ (ПОДЗОНА ЮЖНОЙ ТАЙГИ, СОСНЯК ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВЫЙ)

Л. Г. Переведенцева, В. С. Боталов

Пермский государственный университет, perevperm@mail.ru

Изучение агарикоидных базидиомицетов как компонентов лесных сообществ невозможно без проведения стационарных наблюдений, которые в отличие от маршрутных методов дают возможность количественно оценить и выявить структуру грибных сообществ. Микоэкологические исследования и мониторинг изменений микобиоты проводятся стационарным методом в 10 типах южно-таежных лесов Пермского края (окрестности ООПТ «Верхняя Кважва», Добрянский административный район) с 1975 г. по настоящее время.

Материалом для данного сообщения послужили результаты исследований, проведенных в сосняке чернично-сфагновом с 1975 по 2012 гг.

Природно-географические условия района исследований

Исследуемая территория (Пермский край, окр. ООПТ «Верхняя Кважва») расположена в основном на III боровой террасе р. Камы на полуострове, который окружен с востока водами Камского водохранилища (Особо охраняемые территории…, 2002). Согласно ботанико-географическому районированию (Овеснов, 1997) относится к району южнотаежных пихтово-еловых лесов (рис. 1).

Территория района исследований сложена преимущественно осадочными породами палеозойской группы, которые покрывают породы кайнозойской группы континентального происхождения, в частности, озерно-аллювиальные отложения (пески, супеси и глины) (Максимович, 1958).

Климат Добрянского района умеренно-континентальный, имеет ряд особенностей, проявляющихся в распределении температуры воздуха, атмосферных осадков и других метеорологических элементов, что обусловлено влиянием Уральских гор. Климат, главным образом, зависит от движения либо теплых и влажных воздушных масс, приходящих с Атлантики, либо холодных Арктических масс. Типичны умеренное лето и холодная зима. Заметную роль в формировании климата исследуемой территории играет Камское водохранилище. Район относят к зонам достаточного увлажнения, так как за год выпадает в среднем 557 мм осадков с максимумом в июле (68 мм) и минимумом в феврале (22 мм). Причем 70 % годовой нормы приходится на теплый период (Шкляев, Балков, 1963).

За время исследований (I период: 1975–1977 гг.; II период: 1994–1996 гг.; III период: 2010–2012 гг.), по данным Добрянской метеостанции, погодные условия отличались от средних многолетних данных повышенным фоном температур воздуха (рис. 2).

Наибольшая сумма температур свыше +10 °С отмечена для 2010 г. Наибольшее число дней с температурой свыше +10 °С были также характерны для III периода исследований. Высокие температуры воздуха зафиксированы в 2010 и 2012 гг. В I и во II периоды максимальные температуры воздуха были в 1976 и 1995 гг. В целом для III периода были зарегистрированы более высокие значения температуры воздуха и в июле, и в августе, чем в предыдущие периоды исследований.

В количестве выпавших осадков также были зафиксированы значительные отклонения от средних многолетних данных (см. рис. 2). Меньше всего осадков за июль было зарегистрировано в 1975 и в 2010 гг. В остальные годы количество осадков в июле не сильно отклонялось от нормы, за исключением 1996 г., и особенно 1994 г., когда осадков выпало значительно больше нормы.

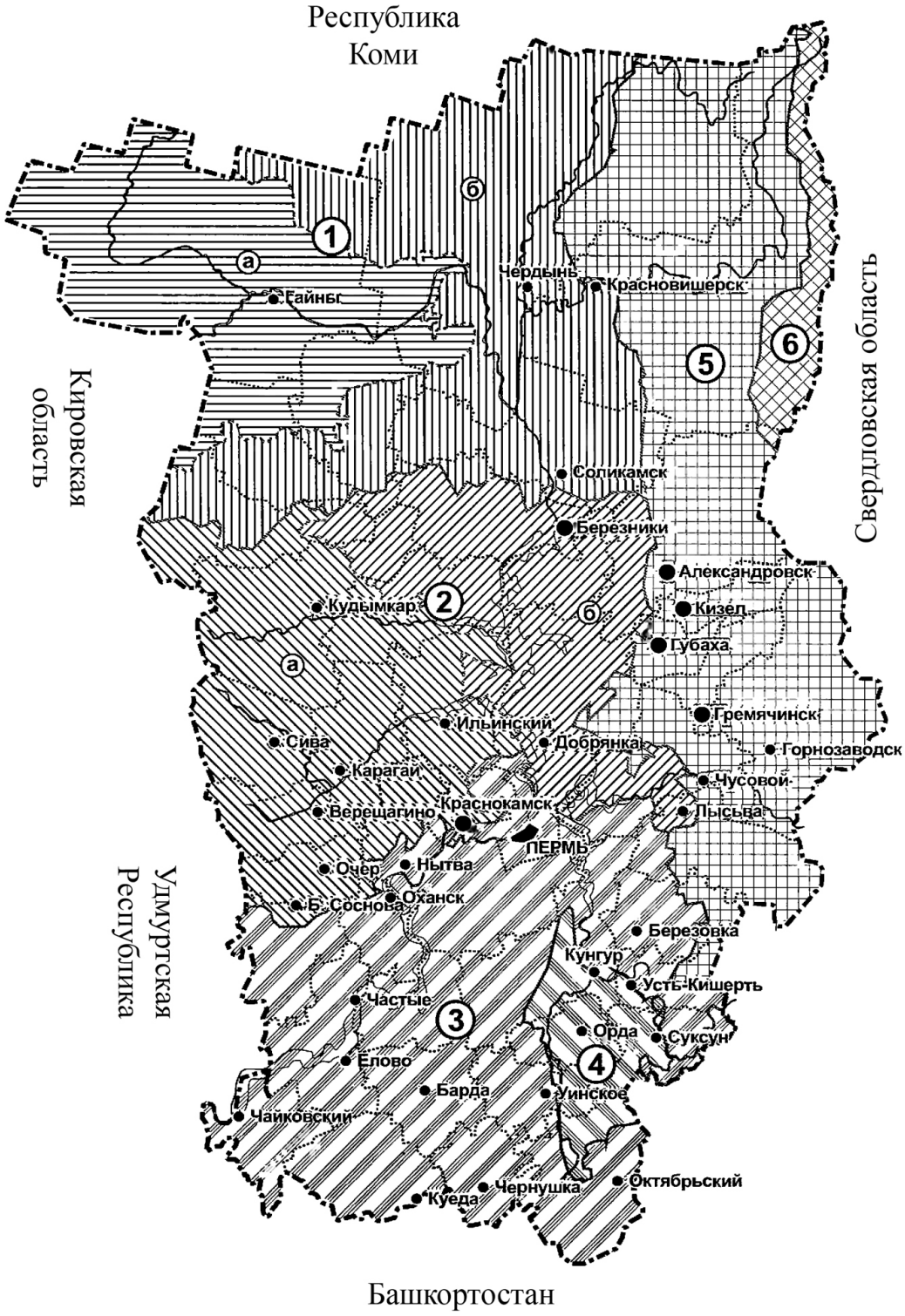


Рис. 1. **Ботанико-географические районы Пермского края (по: Овеснов, 1997)**

Границы районов; подрайонов; Пермского края
●местонахождения района исследований
1 – среднетаежные пихтово-еловые леса: а – с преобладанием Североевропейских сосновых и еловых лесов, б – с преобладанием Камско-Печерско-Западноуральских пихтово-еловых лесов, 2 – южнотаежные пихтово-еловые леса, а – с преобладанием сельскохозяйственных земель, б – с преобладанием осиновых и березовых лесов на месте южнотаежных темнохвойных лесов, 3 – широколиственно-елово-пихтовые леса, 4 – островная Кунгурская лесостепь, 5 – средне- и южнотаежные предгорные пихтово-еловые и елово-пихтовые леса, 6 – северо- и среднетаежные кедрово-еловые горные леса

За август практически во все годы наблюдений количество осадков было меньше средних многолетних, но в 1976, 1994 и 2010 гг. осадков выпало больше нормы. Таким образом, самыми неблагоприятными сезонами для развития грибов следует считать 1975 г. (мало осадков, низкая температура воздуха), 1994 г. (много осадков, пониженная температура воздуха) и 2010 г. (осадков было мало в июле, в августе осадки выпали только в 3 декаду, температура воздуха повышенная).

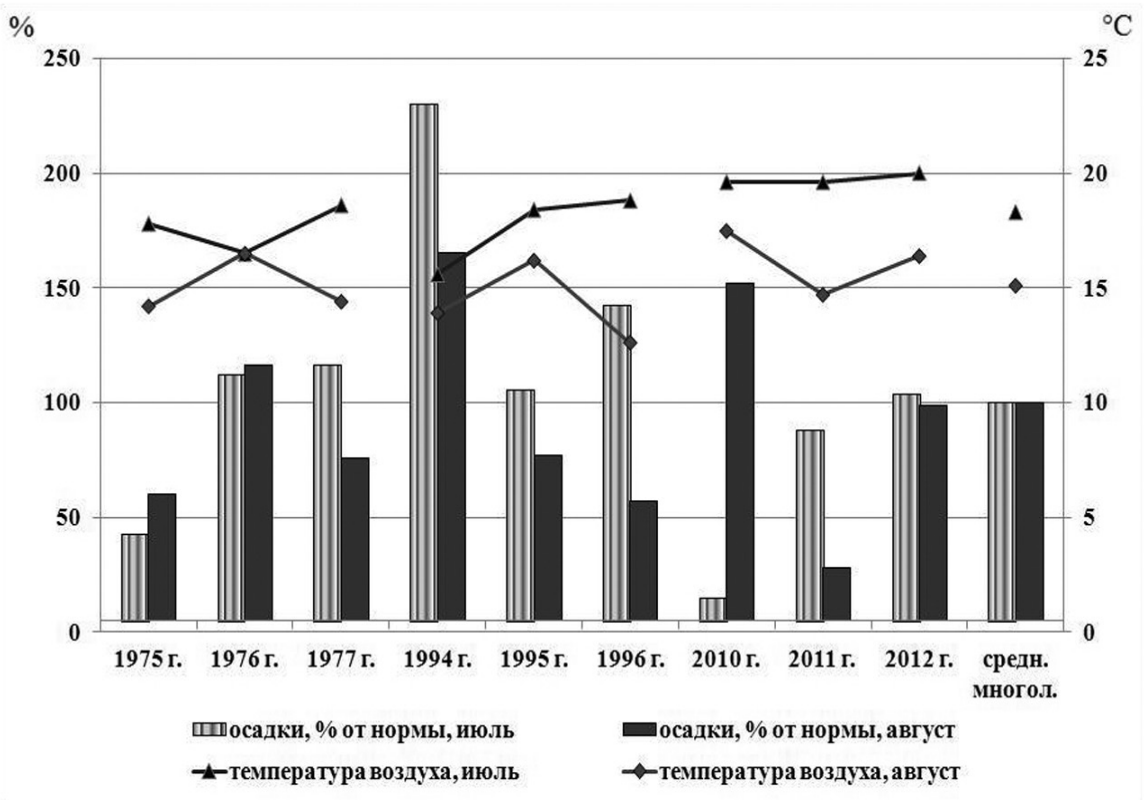


Рис. 2. **Количество осадков (% от средних многолетних данных) и температура (° С) воздуха в разные годы наблюдений в сравнении со средними многолетними данными (по Добрянской метеостанции)**

По Н. Я. Коротаеву (1962) данный административный район расположен в зоне и подзоне подзолистых и дерново-подзолистых почв.

Эколого-ценотическая характеристика сосняка чернично-сфагнового

Геоботаническое описание проведено согласно В. Н. Сукачеву и Е. В. Зонну (1961), так как предыдущие описания и классификация пробных площадей проводились по этой методике (Переведенцева, 1980, 1999). Название биоценоза оставлено прежнее, установленное в 1975 г., во избежание путаницы. Латинские названия растений приводятся по «Иллюстрированному определителю растений Пермского края» (2007).

Сосняк чернично-сфагновый занимает равнинное плато, в настоящее время представляет собой облесенное верховое болото, коренное сообщество, возраст которого 95–105 лет (рис. 3).

Исследуемый биогеоценоз не отличается видовым разнообразием высших растений. В состав древостоя входит только сосна, изредка встречаются угнетенные березы. Состав древостоя 10 С. Сомкнутость крон 0,4. В подросте – *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. Подлесок не выражен. Проективное покрытие травяно-кустарничкого яруса составляет примерно 20 %. Растения обитают в основном около стволов деревьев и на кочках. Встречаются такие растения, как *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L., *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L. и различные виды осок.

Моховой покров сплошной, образован сфагновыми мхами, состоит преимущественно из *Sphagnum magellanicum* Brid. и *Sphagnum girgensohnii* Russow. Валежника мало. На

изучаемой территории имеются сухостойные стволы *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. Почва торфянистая, мощностью более 120 см.

С 1975 до 1994 гг. наблюдалось обильное развитие сфагновых мхов, что привело к заболачиванию изучаемого ценоза.

Рис. 3. **Сосняк чернично-сфагновый**

Количество видов колебалось от 14 (III период) до 17 (II период). Для I и II периодов наблюдений индекс общности (по Жаккару) был равен 83. Для II и III периодов наблюдений индекс общности – 82, а для I и III периодов наблюдений – 75. То есть за 35 лет видовой состав растений практически не изменился. Состав древесных растений остался прежним (состав древостоя 10 С, сомкнутость крон 0,4). Кустарничково-травяной ярус претерпел некоторые изменения не столько по видовому составу, сколько по степени развития. Значительные изменения претерпело проективное покрытие кустарничково-травяного яруса. Так в I период исследований оно было около 50 %, ко II периоду уменьшилось до 20 % и осталось примерно таким же в III период. Если в I период исследований растения произрастали равномерно на всей территории пробной площади, то ко II периоду исследований они остались лишь у стволов деревьев. Произошел значительный прирост сфагновых мхов, застаивание воды и развитие разных видов осок. К III периоду исследований продолжалось интенсивное нарастание сфагновых мхов, развитие осок.

Таким образом, высокая влажность, недостаток кислорода, высокая кислотность, бедность азотом и минеральными веществами и другие свойства торфяного субстрата затрудняют развитие растений на болотах.

Методика исследований

Микоэкологические исследования и мониторинг изменений микобиоты проводились стационарным методом. Пробные площади, размером 50 х 20 м были заложены в 1975 г. в 10 типах леса. Первая серия наблюдений была проведена в 1975–1977 гг., вторая – в 1994–1996 гг. (Переведенцева, 1980, 1988, 1999, 2000, 2012 и др.). Третья серия наблюдений проходила в 2010–2012 гг.

Учет числа видов грибов, количества и биомассы базидиом проводился в августе-сентябре один раз в декаду. Полученные результаты за 2010–2012 гг. сравнивались с данными за 1975–1977 гг. и 1994–1996 гг. При этом обращалось внимание на следующее:

- сходство биогеоценозов по видовому составу грибов;

- наличие доминирующих видов грибов по количеству и биомассе базидиом;
- величину родовых коэффициентов;
- состав экологических групп и их соотношение в изучаемых биогеоценозах;
- сезонное развитие грибов и зависимость их продуктивности от экологических факторов.

Степень сходства или различия биогеоценозов по видовому составу выявлялась при помощи индексов общности, которые вычислялись по формуле Жаккара (Грейг-Смит, 1967):

$$J = c / a + b - c,$$

где J – индекс общности, c – число общих видов в двух сравниваемых ценозах; a, b – количество видов грибов в каждом из биогеоценозов. Этот индекс равен единице (или 100 %) в случае полного сходства сравниваемых биот.

Доминирующие виды грибов по числу базидиом и по биомассе. К доминантам отнесены лишь те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный или более 5, что составляет 5 % или более от общего числа плодовых тел или их биомассы. Для выявления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования, предложенный в работе Бохуша и Бабоша (Bochus, Babos, 1960):

$$Д = a / b \times 100,$$

где $Д$ – индекс доминирования, a – количество базидиом (или биомасса) грибов данного вида, b – количество базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади.

Родовой коэффициент Жаккара (Грейг-Смит, 1967), показывающий отношение числа родов к числу видов (в %), был использован для характеристики условий существования.

Изучение микропризнаков проводилось на исследовательском микроскопе ZEISS Axio Imager A2. Для идентификации грибов использовались определители, атласы, монографии отечественных и зарубежных исследователей.

Конспект агарикоидных базидиомицетов сосняка чернично-сфагнового

Основу списка составляют данные сборов за 1975–2012 гг. Список видов агарикоидных базидиомицетов расположен по системе, принятой М. Мозером (Moser, 1983), так как первые списки видов грибов, выявленных в 1975 г., были составлены в соответствии с этой системой. В скобках указаны синонимы грибов, соответствующие современной классификации (Kirk et al., 2008; www.mycobank.org).

Для каждого вида приводятся русское и латинское названия и общеупотребительные синонимы, субстрат, встречаемость и время нахождения в сосняке чернично-сфагновом. Также указывается принадлежность к экологическим группам (Коваленко, 1980; Urbonas et al., 1986; Столярская, Коваленко, 1996). Сапротрофы: ***Fd*** – на опаде, ***St*** – на подстилке, ***Hu*** – на гумусе, ***Le*** – на древесине, ***M*** – на мхах, ***Mm*** – на базидиомах (плодовых телах) макромицетов, ***Ec*** – на экскрементах, ***H*** – на травянистых растениях, ***C*** – на углях. Симбиотрофы – ***Mr***, микоризообразователи. Паразиты – ***P***, на деревьях и кустарниках.

При составлении списка использованы сокращения: р. – редко, д.р. – довольно редко, ч. – часто, д.ч. – довольно часто; римские цифры обозначают месяцы появления и развития базидиом; съед. – съедобные, несъед. – несъедобные, яд. – ядовитые.

Agaricales Clements – **агарикальные**
Amanitaceae R. Heim ex Pousar – **мухоморовые**

Amanita Pers. – **мухомор, поплавок.** *A. fulva* Pers. – поплавок желто-коричневый, *Mr*, 1975–1977 гг., 2010 г., VII–VIII, ч., съед.; *A. porphyria* Alb. & Schwein. – мухомор порфировый, *Mr*, 1976, 1977 г., VIII–IX, д.ч., яд.

Cortinariaceae R. Heim ex Pouzar – **паутинниковые**

Cortinarius (Pers.) Gray – **паутинник.** *C. acutus* (Pers.) Fr. – паутинник заостренный, *Mr*, 2012 г., VIII, р., несъед.; *C. alboviolaceus* (Pers.) Fr. – паутинник бело-фиолетовый, *Mr*, 1975–1977 гг., VII–VIII, д.ч., съед.; *C. armeniacus* (Schaeff.) Fr. – паутинник абрикосово-оранжевый, *Mr*, 1976, 1977 г., VII–VIII, д.р., съед.; *C. bataillei* J. Favre – паутинник желто-огненноножковый, *Mr*, 1976, 1977, 1996 г., VIII–IX, д.р., несъед.; *C. brunneus* (Pers.) Fr. – паутинник темно-бурый, *Mr*, 1976 г., VIII–IX, д.р., несъед.; *C. candelaris* Fr. – паутинник свечковидный, *Mr*, 1995 г., VIII, д.р., несъед.; *C. cinnamomeus* (L.) Fr. – паутинник темно-коричневый, *Mr*, 2012 г., VIII–IX, р., несъед.; *C. cinnamomeoluteus* P.D. Orton – паутинник коричнево-желтый, *Mr*, 2011, 2012 г., VIII–IX, д.ч., несъед.; *C. croceus* (Schaeff.) Gray – паутинник шафрановый, *Mr*, 1976, 2012 г., VIII–IX, д.р., несъед.; *C. collinitus* (Sowerby) Gray – паутинник пачкающий, *Mr*, 1976, 1977, 1995 г., VIII–IX, д.р., съед.; *C. decipiens* Fr. –

паутинник обманчивый, *St*, 1976, 1977 г., VIII, д.р., несъед.; *C. gentilis* (Fr.) Fr. – паутинник благородный, *Mr*, 1976 г., VI–VIII, р., несъед.; *C. hemitrichus* (Pers.) Fr. – паутинник полуопушенный, *Mr*, 1977, 2012 г., VII–VIII, д.р., несъед.; *C. huronensis* Ammirati & A.H. Sm. – паутинник гуронский, *Mr*, 1977, 1994–1996 гг., VIII, д.р., несъед.; *C. jubarinus* Fr. – паутинник сияющий, *Mr*, 2010 г., VIII, р., несъед.; *C. leucopus* (Bull.) Fr. – паутинник белоножковый, *Mr*, 2010 г., VIII, р., несъед.; *C. malachius* (Fr.) Fr. – паутинник малахитовый, *Mr*, 1977 г., VIII–IX, р., несъед.; *C. trivialis* J.E. Lange – паутинник обыкновенный, *Mr*, 1976 г., VIII–IX, д.ч., несъед.; *C. semisanguineus* (Fr.) Gillet – паутинник кроваво-красноватый, *Mr*, 1976, 1977, 1994, 1995 г., VIII–IX, д.р., несъед.; *C. sphagneti* Singer – паутинник сфагновый, *Mr,* 2010 г., VIII–IX, р., несъед.; *C. tubarius* Ammirati & A.H. Sm. – паутинник сфагновый, *Mr*, 2010, 2011 г., VIII–IX, д. р., несъед.; *C. uliginosus* Berk. – паутинник топяной, *Mr*, 1994 г., в VIII–IX, р., несъед.

Galerina Earle – **галерина.** *G. mycenoides* (Fr.) Kühner [= *G. jaapii* A. H. Sm. & Singer] – галерина миценовидная, *M, H*, 1976, 1994–1996 г., VIII–IX, д.ч., несъед.; *G. paludosa* (Fr.) Kühner – галерина болотная, *M*, 1976, 1977, 1994, 1995, 1996, 2010, 2011 г., VI–IX, ч., несъед.; *G. sphagnorum* (Pers.) Kühner – галерина сфагновая, *M*, 2010–2012 г., VIII, ч., несъед.; *G. tibiicystis* (G.F. Atk.) Kühner – галерина головчато-цистидная, *M*, 2010–2012 гг., VIII, ч., несъед.; *G. vittiformis* (Fr.) Singer – галерина Вайта, *Lep*, 2010 г., VIII–IX, р., несъед.

Hebeloma (Fr.) P. Kumm. – **гебелома.** *H. candidipes* Bruchet – гебелома белоногая, *Mr*, 2012 г., VIII, р., несъед.; *H. claviceps* (Fr.) Quél. – гебелома булавовидноногая, *Mr*, 1976, 1977, 2011 г., VIII–IX, д.р., несъед.; *H. crustuliniforme* (Bull.) Quél. – гебелома клейкая, ложный валуй, *Mr*, 1976, 1994 г., VII–IX, д.р., несъед.; *H. longicaudum* (Pers.) P. Kumm. – гебелома длинноножковая, *Mr*, 1977 г., VII–IX, р., несъед.

Rozites Karst. – **розитес, колпак.** *R. caperatus* (Pers.) P. Karst. [= *Cortinarius caperatus* (Pers.) Fr.] – колпак кольчатый, *Mr*, 1975–1977 гг., VIII–IX, д.ч., съед.

Entolomataceae Kotlaba & Pouzar – **энтоломовые**

Entoloma (Fr.) P. Kumm. – **энтолома, розовопластинник.** *E. cetratum* (Fr.) M.M. Moser – энтолома моховая, *St*, 1976, 1977, 1996 г., VIII–IX, д.р., несъед.; *E. hirtipes* (Schumach.) M.M. Moser – энтолома пушистоножковая, *Hu*, 1976 г., VI, р., несъед.; *E. juncinum* (Kühner & Romagn.) Noordel. – энтолома ситниковая, *St*, 1976 г., VIII, р., несъед.

Pluteaceae Kotl. & Pouzar – **плютеевые**

Pluteus Fr. – **плютей.** *P. atricapillus* (Batsch) Fayod [= *Pluteus cervinus* (Schaeff.) P. Kumm.] – плютей олений, *Le, Mr*, 1976 г., VII–IX, р., съед.

Strophariaceae Singer & A.H. Sm. – **строфариевые**

Hypholoma (Fr.) P. Kumm. – **гифолома, ложноопенок.** *H. elongatum* (Pers.) Ricken – гифолома длинноногая, *M, St*, 1976, 1995, 1996, 2010–2012 гг., VIII–IX, ч., несъед.; *H. udum* (Pers.) Quél. – гифолома влаголюбивая, *M*, 1977, 1995, 1996, 2010–2012 гг., VIII, ч., несъед.

Pholiota (Fr.) P. Kumm. – **чешуйчатка, огневка.** *Ph. tuberculosa* (Schaeff.) P. Kumm. – чешуйчатка бугорчатая, *Lep*, 1995 г., VIII–IX, р., несъед.

Tricholomataceae R. Heim ex Pousar – **трихоломовые, рядовковые**

Cantharellula Singer – **кантареллула.** *C. umbonata* (J.F. Gmel.) Singer – кантареллула бугорковая, *St*, 1977 г., VIII–IX, д.ч., съед.

Collybia (Fr.) Staude – **коллибия.** *C. butyracea* (Bull.) Fr. [= *Rhodocollybia butyracea* (Bull.) Lennox] – коллибия масляная, *Mr*, 1977 г., VII–IX, д.р., съед.; *C. maculata* (Alb. & Schwein.) P. Kumm. [= *Rhodocollybia maculata* (Alb. & Schwein.) Singer] – коллибия пятнистая, *St*, Mr, 1976 г., VIII, д.р., несъед.; *C. tuberosa* (Bull.) P. Kumm. – коллибия клубненосная, *Mm*, 1994–1996, 2011 г., VIII–IX, ч., несъед.

Laccaria Berk. & Broome – **лаковица.** *L. laccata* (Scop.) Cooke – лаковица лаковая, *Mr*, 1995 г., VI–IX, д.р., съед.; *L. proxima* (Boud.) Pat. – лаковица рыжеватая, *Mr*, 1996 г., VIII, р., съед.

Marasmius Fr. – **марасмиус, негниючник.** *M. androsaceus* (L.) Fr. [= *Gymnopus androsaceus* (L.) J.L. Mata & R.H. Petersen] – негниючник тычинковидный, *Fd*, 1976, 1977, 1994–1996 г., VII–IX, ч., несъед.; *M. epiphyllus* (Pers.) Fr. – негниючник листовой, *Fd, St*, 1976 г., VIII, ч., несъед.

Micromphale S. F. Gray – **микромфале.** *M. perforans* (Hoffm.) Gray [= *Gymnopus perforans* (Hoffm.) Antonín & Noordel.] – микромфале продырявливающий, *Fd*, 1976, 1994–1996 г., VIII, д.ч., несъед.

Mycena (Pers.) Roussel – **мицена.** *M. epipterygia* (Scop.) Gray – мицена скользкая, *St, Le*, 1977 г., VI–VIII, р., несъед.; *M. flavoalba* (Fr.) Quél. – мицена желтовато-белая, *St*, 1975 г., VII–VIII, р., несъед.; *M. galopus* (Pers.) P. Kumm. – мицена млечноножковая, *St*, 1975–1977, 2012 г., VI–VIII, д.ч., несъед.; *M. laevigata* (Lasch) Gillet – мицена гладкая, *Le*, 1976 г., VI–VIII, р., несъед.; *M. megaspora* Kauffman & A.H. Sm. – мицена крупноспоровая, *M*, 1976 г., VIII–IX, д.ч., несъед.; *M. rorida* (Fr.) Quél. [= *Roridomyces roridus* (Fr.) Rexer] – мицена росяная, *St*, 1976 г., VI–IX, р., несъед.; *M. stipata* Maas Geest. & Schwöbel – мицена ножковая, *Lep*, 1976–1977 г., VIII–IX, д.ч., несъед.; *M. vitilis* (Fr.) Quél. – мицена плетеная, *St, Lh*, 1994 г., VI–IX, р., несъед.

Omphalina Quel. – **омфалина.** *O. epichysium* (Pers.) Quél. [= *Arrhenia epichysium* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys] – омфалина пневая, *Lep*, 1995 г., VII–IX, р., несъед.; *O. sphagnicola* (Berk.) M.M. Moser [= *Arrhenia sphagnicola* (Berk.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys] – омфалина сфагновая, *M*, 1977, 1995 г., VI–IX, д.р., несъед.; *O. umbellifera* (L.) Quél. [= *Lichenomphalia umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys] – омфалина пустошная, *St, Le*, 1977, 1996 г., VIII–IX, д.р., несъед.

Strobilurus Singer – **стробилурус, шишколюб.** *S. stephanocystis* (Kühner & Romagn. ex Hora) Singer – шишколюб увенчанный, *St*, 1977 г., V–VI, VIII–IX, ч., съед.

Tephrocybe Donk – **тефроцибе.** *T. palustris* (Peck) Donk – тефроцибе болотный, *M*, 1977, 1994–1996 гг., VI, ч., несъед.

Xeromphalina Kühner & Maire – **ксеромфалина.** *X. campanella* (Batsch) Kühner & Maire – ксеромфалина колокольчатая, *Lep*, 1977 г., V–VIII, д.ч., несъед.; *X. cornui* (Quél.) J. Favre – ксеромфалина зернистая, *St*, 1977, 1994 г., VIII–IX, р., несъед.

Boletales J.-E. Gilbert – **болетальные**

Boletaceae Chevall. – **трубчатые, болетовые**

Leccinum Gray – **лекцин, подберезовик, подосиновик.** *L. scabrum* (Bull.) Gray – подберезовик обыкновенный, *Mr*, 1976, 1977, 1996, 2010 г., VI–IX, ч., съед.

Suillus Gray – **масленок.** *S. flavidus* (Fr.) J. Presl – масленок желтоватый, болотный, *Mr*, 1996 г., VIII, р., съед.; *S. variegatus* (Sw.) Kuntze – масленок желто-бурый, *Mr,* 1976, 1977, 1994–1996 гг., VIII–IX, ч., съед.

Gomphidiaceae Maire ex Jülich – **мокруховые**

Chroogomphus (Singer) O.K. Mill. – **хроогомф, мокруха.** *Ch. rutilus* (Schaeff.) O.K. Mill. – хроогомф пурпуровый, *Mr*, 1976, 1994 г., VI–IX, д.р., съед.

Paxillaceae Lotsy – **паксилловые, свинушковые**

Hygrophoropsis (J. Schröt.) Maire ex Martin-Sans – **гигрофоропсис.** *H. aurantiaca* (Wulfen) Maire – лисичка ложная, *St, Lep*, 1996 г., VIII–IX, р., съед.

Paxillus Fr. – **свинушка.** *P. involutus* (Batsch) Fr. – свинушка тонкая, *Mr*, 1977, 1995, 1996, 2010 г., VIII–IX, ч., яд.

Russulales Kreisel ex Kirk et al. – **руссулальные**
Russulaceae Lotsy – **сыроежковые**

Lactarius Pers. – **млечник, груздь.** *L. flexuous var. flexuous* (Pers.) Gray – млечник извилистый, серушка, *Mr*, 1977 г., VII–VIII, д.р., съед.; *L. helvus* (Fr.) Fr. – млечник серо-розовый, *Mr*, 1975–1977 гг., VIII–IX, д.ч., несъед.; *L. rufus* (Scop.) Fr. – горькушка, *Mr*, 1975–1977, 1995, 1996, 2011, 2012 г., VII–IX, ч., съед.; *L. theiogalus* (Bull.) Gray [= *Lactarius chrysorrheus* Fr.] – млечник серномлечный, золотистый, *Mr*, 1975–1977 гг., VIII–IX, д.ч., съед.; *L. trivialis* (Fr.) Fr. – млечник обыкновенный, гладыш, *Mr*, 1976 г., VII–VIII, д.р., съед.; *L. vietus* (Fr.) Fr. – млечник блеклый, *Mr*, 1977 г., VIII–IX, р., съед.

Russula Pers. – **сыроежка.** *R. decolorans* (Fr.) Fr. – сыроежка сереющая, *Mr*, 1975–1977 гг., VII–VIII, д.ч., съед.; *R. emetica* (Schaeff.) Pers. – сыроежка жгучеедкая, *Mr*, 1975–1977, 1995 г., VII–IX, ч., несъед.; *R. paludosa* Britzelm. – сыроежка болотная, *Mr*, 1975–1977, 1994 г., VII–VIII, д.ч., съед.

Анализ таксономической структуры агарикоидных базидиомицетов

В сосняке чернично-сфагновом к настоящему времени выявлено 80 видов агарикоидных грибов, относящихся к 26 родам и 10 семействам (табл. 1). Наиболее крупным по числу видов является порядок *Agaricales* (65 видов или 81 %). Ведущими семействами по числу видов за все время наблюдений оказались сем. *Cortinariaceae* (32 вида, или 40,0 % от общего числа видов), *Tricholomataceae* (24 вида, или 30,0 %) и *Russulaceae* (9 видов, или 11,3 %).

Таблица 1

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В СОСНЯКЕ ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВОМ

Порядок	Семейство (кол-во видов)	Род	Количество видов			
			1975–2012 гг.	1975–1977 гг.	1994–1996 гг.	2010–2012 гг.
Agaricales	*Amanitaceae* (2)	*Amanita*	**2**	2	–	1
	Cortinariaceae (32)	*Cortinarius*	**22**	13	6	9
		Galerina	**5**	2	2	4
		Hebeloma	**4**	3	1	2
		Rozites	**1**	1	–	–
	Entolomataceae (3)	*Entoloma*	**3**	3	1	–
	Pluteaceae (1)	*Pluteus*	**1**	1	–	–
	Strophariaceae (3)	*Hypholoma*	**2**	2	2	2
		Pholiota	**1**	1	–	–
	Tricholomataceae (24)	*Cantharellula*	**1**	1	–	–
		Collybia	**3**	2	1	1
		Laccaria	**2**	–	2	–
		Marasmius	**2**	2	1	–
		Micromphale	**1**	1	1	–
		Mycena	**8**	7	1	1
		Omphalina	**3**	3	2	–
		Strobilurus	**1**	1	–	–
		Tephrocybe	**1**	1	1	–
		Xeromphalina	**2**	2	1	–
Boletales	*Boletaceae* (3)	*Leccinum*	**1**	1	1	–
		Suillus	**2**	1	2	–
	Gomphidiaceae (1)	*Chroogomphus*	**1**	1	1	–
	Paxillaceae (2)	*Hygrophoropsis*	**1**	–	1	–
		Paxillus	**1**	1	1	1
Russulales	*Russulaceae* (9)	*Lactarius*	**6**	6	1	1
		Russula	**3**	3	2	–
Всего:	**10**	**26**	**80**	**61**	**31**	**22**

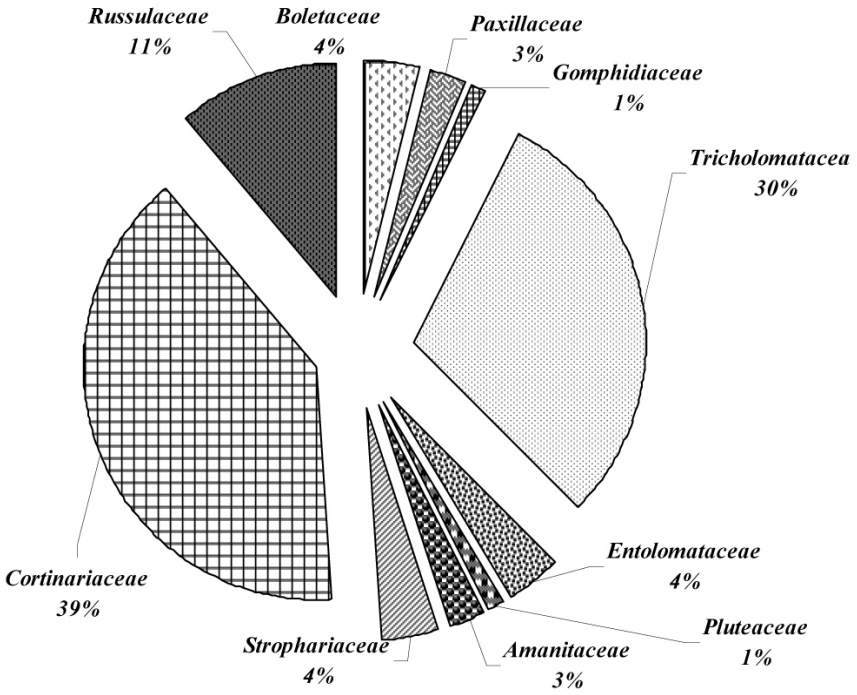


Рис. 4. **Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов сосняка чернично-сфагнового (1975–2012 гг.)**

Сем. *Pluteaceae* и *Gomphidiaceae* являются одновидовыми. Остальные семейства содержат от 2 до 3 видов грибов, что составляет в сумме 13 видов, или 16,3 %. Представители трех ведущих семейств (*Cortinariaceae, Tricholomataceae, Russulaceae*) содержат 81 % от числа всех выявленных грибов в сосняке чернично-сфагновом (рис. 4). Преобладание в микобиоте трех указанных семейств характерно для микобиоты лесной зоны Голарктики (Нездойминого, 1970; Сержанина, 1984; Морозова, 2001; Переведенцева, 2012). Согласно данным литературы доля ведущих семейств изменяется с продвижением с юга на север. В более южных районах ведущее положение занимает сем. *Tricholomataceae*, а с продвижением на север начинает преобладать сем. *Cortinariaceae*, и наибольшего видового разнообразия оно достигает в Арктике (Нездойминого, 2001). Для Пермского края отмечается преобладание представителей сем. *Tricholomataceae* во всех ботанико-географических районах (Переведенцева, 2012). Несмотря на это, именно в сосняке чернично-сфагновом соотношение семейств такое же, какое наблюдается в северных широтах.

В сосняке чернично-сфагновом наиболее широко распространены представители 4 родов: *Cortinarius, Galerina, Mycena* и *Lactarius* (41 вид, или 51 % от числа всех обнаруженных грибов). Данные роды относятся к сем. *Cortinariaceae, Tricholomataceae* и *Russulaceae* и состоят из типично «лесных» представителей. Остальные 22 рода содержат от 1 до 4 видов грибов. Как отмечает Э. Л. Нездойминого (1996), большое видовое разнообразие рода *Cortinarius*, все представители которого являются микоризообразователями, характерно для северных широт. В сосняке чернично-сфагновом на долю этого рода приходится 27,5 % от общего числа видов.

Изменение видового состава грибов по периодам наблюдений довольно значительно. Так, в I период наблюдений был отмечен 61 вид, во II период количество видов грибов уменьшилось почти в 2 раза (31 вид), а в III период было выявлено лишь 22 вида грибов (см. табл. 1). Соотношение ведущих семейств также изменялось в разные периоды наблюдений (рис. 5). Наиболее широко представленными в I и II периоды наблюдений были сем. *Tricholomataceae, Cortinariaceae* и *Russulaceae*. К III периоду произошло уменьшение количества видов почти во всех семействах. Так, число видов сем. *Tricholomataceae* и *Cortinariaceae* к периоду II, по сравнению с I периодом, уменьшилось вдвое. Число видов сем. *Russulaceae* к III периоду уменьшилось втрое. Перестали расти виды рода *Amanita, Pluteus, Rozites*. К 2010–2012 гг. тенденция снижения числа видов сохранилась особенно для сем. *Tricholomataceae.*

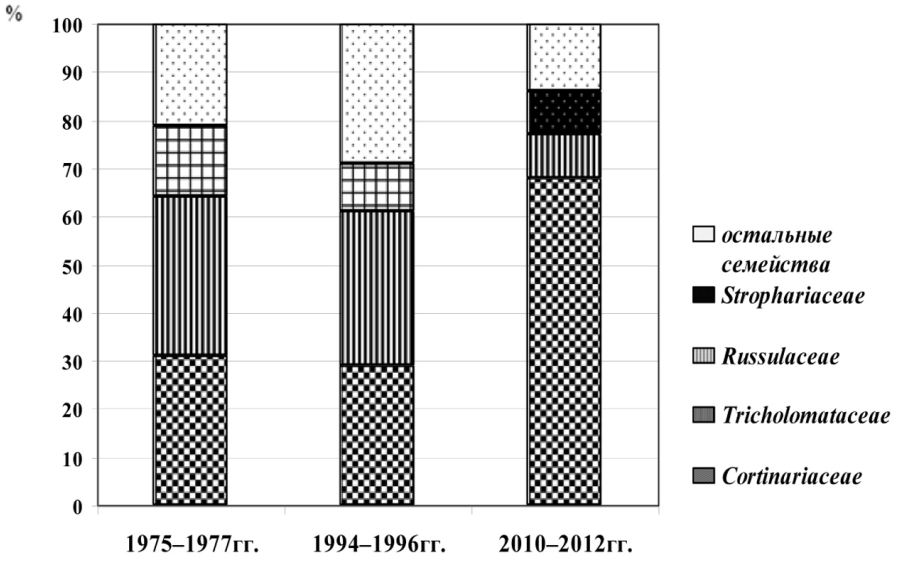


Рис. 5. **Соотношение преобладающих семейств по периодам наблюдений, %**

Значительно преобладающим по числу видов к III периоду становится сем. *Cortinariaceae* (68 % от видового состава за 2010–2012 гг.). В основном за счет увеличения влаголюбивых видов рода *Galerina*.

Особенности видового состава и таксономической структуры микобиоты определенной территории отражают общие закономерности природной среды, которые носят зональный характер (распределение растительности, тепла и влаги).

Появление базидиом грибов имеет волнообразный характер, который регулируется экзогенными и эндогенными факторами. В биогеоценозах с оптимальными экологическими условиями определяющим фактором является трофическая база, позволяющая появляться какому-то определенному числу видов грибов. Однако у других видов грибов не образуются базидиомы, но мицелий остается в жизнеспособном состоянии, образуя плодовые тела в последующие годы. Так, для сосняка чернично-сфагнового в I и III периоды были отмечены *Amanita fulva, Cortinarius hemitrichus, Hebeloma claviceps* и некоторые другие виды грибов, не встречавшиеся во II период исследований. Изменение видового состава грибов в сосняке чернично-сфагновом к III периоду исследований связано также с продолжающимся заболачиванием и развитием сфагновых мхов. Кроме того, повлияли высокие температуры и неравномерное выпадение осадков.

Для сравнения степени различия видового состава грибов, обнаруженных в разные периоды исследований, использовался индекс общности Жаккара (табл. 2).

Таблица 2

ИНДЕКСЫ ОБЩНОСТИ ПО ГОДАМ НАБЛЮДЕНИЙ (×100)

Годы наблюдений	1975–1977 (I период)	1994–1996 (II период)
2010–2012 (III период)	14	13
1994–1996 (II период)	33	–

Индекс общности по грибам между периодами наблюдений свидетельствует о значительной смене видового состава грибов. Общими видами для всех периодов исследований были *Galerina paludosa, Hypholoma elongatum, H. udum, Lactarius rufus* и *Paxillus involutus*. Причем, большинство из них были доминантами в определенные годы исследований. *Lactarius rufus* и *Paxillus involutus* являются микоризообразователями, остальные виды – бриотрофы. Разнообразие грибов может быть обусловлено присутствием видов с широкой экологической амплитудой таких, как *Lactarius rufus, Laccaria laccata, Paxillus involutus* и некоторые другие.

Количество видов грибов по годам наблюдений варьировало от 10 (2010 г.) до 43 (1976 г.). Если за 100 % принять видовой состав 9-летнего периода исследований, то ежегодно обнаруживалось от 13 % (2011 г.) до 54 % (1976 г.) видового разнообразия грибов. В 1976 г. соотношение факторов среды было благоприятным для произрастания наибольшего числа видов.

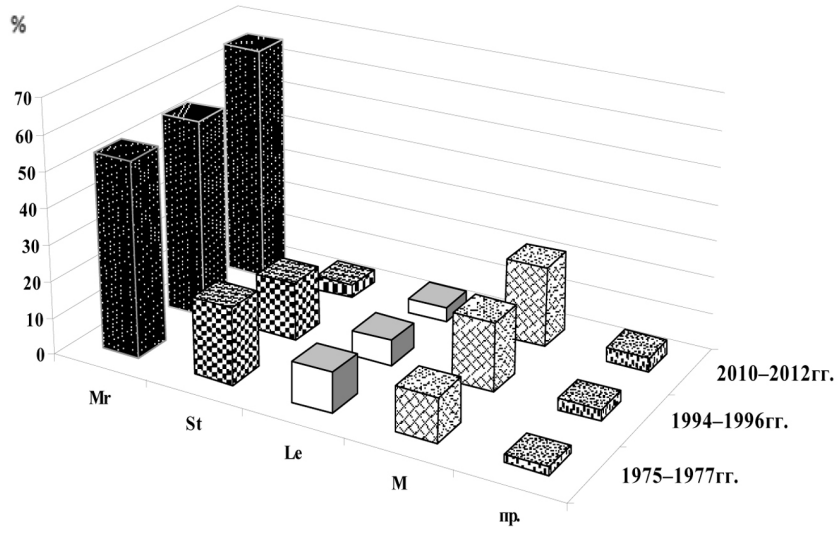
Показателем экологических условий существования грибов могут служить значения родовых коэффициентов, показывающих процентное отношение числа родов к числу видов. Родовые коэффициенты для большинства семейств сосняка чернично-сфагнового имеют высокие значения. Наиболее низкие родовые коэффициенты отмечены для сем. *Cortinariaceae* (13) и *Russulaceae* (22). То есть для указанных семейств экологические условия являются наиболее разнообразными. В первый период наблюдений для указанных семейств были также отмечены самые низкие родовые коэффициенты (21 и 22 соответственно).

Характеристика эколого-трофических групп агарикоидных грибов сосняка чернично-сфагнового

Эколого-трофические группы грибов в сосняке чернично-сфагновом немногочисленны и специфичны по видовому составу. За все время исследований было отмечено 6 эколого-трофических групп грибов: микоризообразователи, подстилочные сапротрофы, ксилотрофы, бриотрофы, гумусовые сапротрофы и микотрофы (рис. 6).

Микоризные грибы имеют наибольшее распространение из 6 экологических групп, составляют 58 % (46 видов) от общего видового разнообразия грибов за весь период исследований, что отражает бореальный характер микобиоты. В I период наблюдений было отмечено 33 вида грибов, ко II периоду их количество сократилось почти в 2 раза и к III периоду наблюдений также прослеживается снижение числа видов. Однако в процентном отношении к общему количеству видов (за период наблюдений) изменения не столь существенны. Индекс общности по микоризным грибам между I и II периодами наблюдений равен 32, между II и III периодами – 10, и между I и III периодами наблюдений равен 17, что свидетельствует о значительном изменении видового состава грибов. Микоризные грибы, особенно в I период наблюдений, представлены видами из сем. *Amanitaceae, Boletaceae*, многими видами сем. *Cortinariaceae, Russulaceae*, а также некоторыми видами сем. *Tricholomataceae*. В III период к микоризообразователям относятся в основном виды

сем. *Cortinariaceae.* В основном это микоризообразователи сосны обыкновенной. Обеднение видового состава микоризных грибов обусловлено нарастанием избыточного увлажнения.



Mr – микоризообразователи;
St – подстилочные сапротрофы;
Le – ксилотрофы;
M – бриотрофы; пр. – прочее

Рис. 6. **Соотношение эколого-трофических групп по периодам исследований (в % от общего количества за период)**

Подстилочные сапротрофы находятся на втором месте, составляющие 18 % (14 видов) от общего видового разнообразия. В I период исследований к подстилочным сапротрофам относился 21 % от всей микобиоты. Ко II периоду их количество сократилось до 16 %, а к III – до 4 %. Индекс общности довольно низкий: от 0 (II × III периоды) до 29 (I × II периоды). В группу подстилочных сапротрофов в I период входили некоторые виды из сем. *Entolomataceae* и *Tricholomataceae*. В III период к данной группе относится только *Mycena galopus*, растущая на хвойном и листовом опаде.

К ксилотрофам относится 9 видов, или 11 % от общего количества грибов. Состав группы также изменился к III периоду наблюдений. Количество видов сократилось с 7 (I период) до 1 (III период). Общие виды были только между I и II периодами (J = 13).

Бриотрофы в исследуемом типе леса представлены незначительным числом видов (11 %, или 9 видов от общего количества грибов), отличающихся массовым развитием в благоприятные сезоны. В I период исследований отмечено 7 видов (12 %), во II период – 6 (19 %), и в III период наблюдений – 5 видов (22 %). В I и II периоды исследований встречалось много общих видов, что отразилось на индексе общности, который равен 86. В дальнейшем индекс общности снизился до 33–38. Большая часть бриотрофов относится к родам *Galerina* (44 %) и *Hypholoma* (22 %). Относительно высокий процент бриотрофов подчеркивает бореальный характер микобиоты и связан с интенсивным развитием сфагновых мхов.

Доля других эколого-трофических групп невелика (2 % от состава микобиоты). Из гумусовых сапротрофов найден один вид во II периоде – *Entoloma hirtipes*, а из микотрофов отмечена *Collybia tuberosa* – во II и III периодах наблюдений.

Доминирующие виды грибов

О доминировании тех или иных видов грибов судят пока лишь по появляющимся базидиомам – их количеству и биомассе. Образование плодовых тел грибов связано с целым набором различных факторов: оптимальной температурой, влажностью воздуха и почвы, наличием достаточного количества субстрата, метеорологическими условиями предыдущих месяцев и даже лет, а также индивидуальными особенностями развития грибов. Поэтому биомасса и количество базидиом не могут дать правильного представления о количестве имеющегося в субстрате мицелия, однако эти показатели могут свидетельствовать об активности мицелия, об оптимальности условий для массово развивающихся видов грибов (Переведенцева, 1999, 2000).

Виды грибов, доминирующие по биомассе или по числу базидиом за все время исследований, довольно разнообразны. Всего было обнаружено

20 видов грибов, сменяющих друг друга во времени (табл. 3). В I период исследований почти все доминирующие виды грибов имели крупные плодовые тела. Во II период появляется много видов, имеющих мелкие базидиомы. К III периоду произошли существенные изменения в составе доминирующих видов грибов. Стали преобладать виды, имеющие небольшие размеры. Тем не менее они доминировали и по количеству плодовых тел, и по биомассе. Наоборот, многие виды с крупными базидиомами исчезли из числа доминантов. Большая часть доминантов (как по биомассе, так и по числу базидиом) III периода относится к сем. *Cortinariaceae* и *Strophariaceae*. Сем. *Russulaceae* представлено лишь одним доминантам по биомассе (*Lactarius rufus*).

Таблица 3

ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ ГРИБОВ В СОСНЯКЕ ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВОМ

Виды грибов	1975–1977 гг.		1994–1996 гг.		2010–2012 гг.	
	по кол-ву	по биомассе	по кол-ву	по биомассе	по кол-ву	по биомассе
Cortinarius cinnamomeoluteus					Mr	Mr
C. croceus					Mr	Mr
C. huronensis			Mr	Mr		
C. tubarius					Mr	Mr
Galerina paludosa			M	M	M	M
G. tibiicystis					M	M
Hebeloma crustuliniforme			Mr	Mr		
Hypholoma elongatum			M	M	M	M
H. udum			M	M	M	M
Laccaria laccata				Mr		
Lactarius helvus	Mr	Mr				
L. rufus	Mr	Mr				Mr
Marasmius androsaceus	St		St			
Micromphale perforans	St		St			
Paxillus involutus				Mr		
Rozites caperatus		Mr				
Russula emetica	Mr	Mr				
R. paludosa	Mr	Mr		Mr		
Suillus variegatus			Mr	Mr		
Tephrocybe palustris			St			
Всего	6	5	9	9	7	8
Итого	7		12		8	

Примечание. Mr – микоризные грибы, St – подстилочные сапротрофы, M – бриотрофы.

В отдельные годы количество доминирующих видов по обоим показателям колебалось от 3 до 7 видов. По числу плодовых тел количество доминантов варьировало от 2 (1976, 1977 гг.) до 5 видов (1994 г.). Доминирующие виды грибов составляли от 81 до 99 % от числа всех плодовых тел грибов, собранных за все время исследований.

По числу базидиом в разные периоды исследований было выявлено 6–9 доминирующих видов грибов. По отдельным годам число доминантов еще меньше, происходит замена одних видов другими. Так, в I период наблюдений больше всего доминантов (4 вида) было зафиксировано в 1975 г., который отмечается как наиболее засушливый. В 1976 и 1977 гг. увеличение осадков и повышение влажности привело к сокращению доминантов до 2. В первый период по числу базидиом ежегодно доминировали *Lactarius helvus* и *L. rufus*.

Во II период исследований наибольшее количество доминантов по числу базидиом было зарегистрировано в 1994 г. (5 видов). В последующие годы их количество сокращалось, и единственным доминантом, встречавшимся все 3 года исследований, была *Galerina paludosa*.

В III период каждый год встречалось по 4 доминанта, большинство из которых были грибы с мелкими плодовыми телами. Общими для всех 3 лет исследований были только *Galerina tibiicystis* и *Hypholoma udum*.

Доминантных видов грибов, общих для всех периодов исследований, по количеству базидиом не обнаружено.

По биомассе доминирующие виды варьировали и по периодам, и по годам наблюдений.

В засушливом 1975 г. было отмечено 5 видов, что является максимальным для первого периода исследований. В I период ежегодно доминировали *Lactarius rufus, L. helvus* и *Russula paludosa*, которые составляли почти всю биомассу грибов (84–93 %) в сосняке чернично-сфагновом.

Во II период доминировали виды с мелкими базидиомами, которые встречались в больших количествах (*Cortinarius huronensis, Hypholoma elongatum, Galerina paludosa* и другие). В целом было отмечено 4–5 доминантов, биомасса которых составляла от 82 (1995 г.) до 92 % (1996 г.). Общих доминантов для всех трех лет II периода исследований не выявлено.

В III период исследований количество доминантов колеблется от 3 (2012 г.) до 5 (2011 г.) видов. Доминанты по биомассе составляли от 86 (2012 г.) до 96 % (2010 г.) всей биомассы грибов и были это также грибы с мелкими плодовыми телами. В качестве доминантов ежегодно встречались *Hypholoma udum* и *Galerina tibiicystis*.

Доминирующие виды грибов, выявленные в сосняке чернично-сфагновом, относятся к трем эколого-трофическим группам: микоризообразователи (13 видов, или 65 % от всех обнаруженных доминантов), подстилочные сапротрофы (2 вида, или 10 %) и бриотрофы (5 видов, или 25 %) (см. табл. 3). В I период наблюдений доминантами по биомассе были микоризные грибы. По числу базидиом доминантами были и микоризные грибы (67 %), и подстилочные сапротрофы (33 %) (рис. 7, 8).

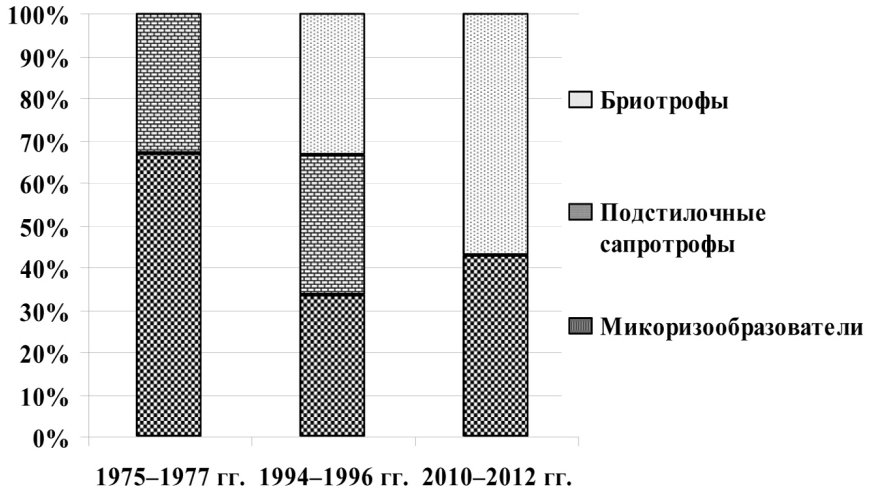


Рис. 7. **Эколого-трофические группы доминантов по числу базидиом, %**

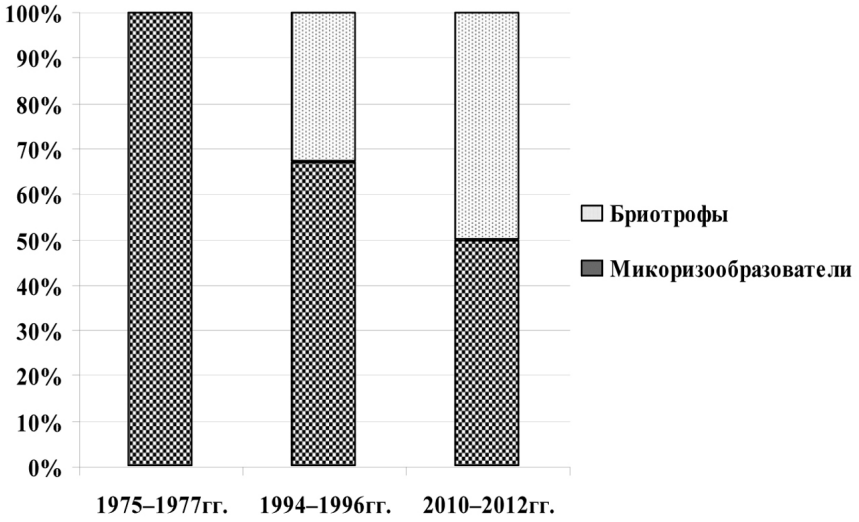


Рис. 8. **Эколого-трофические группы доминантов по биомассе, %**

Ко II периоду наблюдений по числу базидиом доминантами стали все три эколого-трофические группы (примерно по 33 %), однако по биомассе все же преобладали микоризные грибы и примерно одну треть составляли бриотрофы. В огромных количествах встречались грибы с мелкими плодовыми телами, а грибы с крупными плодовыми телами перестали доминировать и встречались лишь единичными экземплярами.

К III периоду наблюдений произошло некоторое изменение видового состава, и доминантами по биомассе становятся микоризные грибы и бриотрофы (по 50 %). По числу базидиом доля бриотрофов несколько выше доли микоризообразователей (57 и 43 % соответственно). В III период наблюдений также преобладали грибы с мелкими плодовыми телами, однако они встречались в значительно меньшем количестве, чем в предыдущие периоды наблюдений.

Индекс общности по видовому составу доминантов (по числу базидиом и по биомассе) между всеми периодами не превышает 23, так как с течением времени происходит смена доминирующих видов.

Ежегодные количества урожаев грибов существенно различаются по годам наблюдений и во многом связаны с погодными условиями. Резкое увеличение урожайности грибов наблюдалось в 1976 г. после засушливого 1975 г. Самым урожайным был 1977 г. Количество плодовых тел, собранных в 1977 г., возросло в сравнении с 1975 г. в два раза, а их биомасса увеличилась примерно в три раза. Максимальное количество плодовых тел грибов было собрано в 1996 г. после неблагоприятного 1994 г. Самыми неблагоприятными для развития грибов являются 2010 г., как наиболее засушливый и 1994 г., как наиболее холодный и влажный.

Выводы

1. В сосняке чернично-сфагновом с 1975 по 2012 гг. на фоне усиливающегося заболачивания практически не произошло существенных изменений видового состава высших растений (J общности от 83 до 75). Кустарничково-травяной ярус претерпевал изменения не столько по видовому составу, сколько по степени развития, проективное покрытие которого снизилось с 50 до 20 %.

2. На фоне относительной стабильности видового состава высших растений, большей трансформации подверглась микобиота сосняка чернично-сфагнового (J общности от 33 до 13).

3. К настоящему времени в сосняке чернично-сфагновом выявлено 80 видов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 26 родам и 10 семействам. Для Пермского края в III периоде впервые отмечен *Cortinarius leucopus.*

4. Ведущими семействами по числу видов за все время наблюдений являются сем. *Cortinariaceae* (32 вида или 40 % от общего числа видов), *Tricholomataceae* (24 вида или 30 %) и *Russulaceae* (9 видов или 11,3 %). Наиболее широко представлены в I и II периоды наблюдений сем. *Tricholomataceae, Cortinariaceae* и *Russulaceae*. К III периоду наблюдений происходит некоторая смена видового состава и преобладающими становятся виды сем. *Cortinariaceae*, что характерно для микобиот северных широт.

5. Все виды грибов сосняка чернично-сфагнового относятся к 6 эколого-трофическим группам, наибольшее распространение из которых имеют микоризные грибы, составляющие 58 % от общего видового разнообразия грибов. Доля группы микоризных грибов во всех III периодах наблюдений оставалась примерно одинаковой, хотя происходило существенное изменение ее видового состава. Наиболее стабильной по видовому составу оказалась группа бриотрофов.

6. За все время исследований было выявлено 20 видов грибов, доминирующих по биомассе и по количеству базидиом и сменяющих друг друга во времени. Их число варьировало по периодам от 7 до 12 видов (по биомассе: 5–9 видов; по количеству базидиом: 6–9 видов).

7. Доминирующие виды грибов относятся к 3 эколого-трофическим группам: микоризообразо-ватели, подстилочные сапротрофы и бриотрофы. Большая часть доминантов является микоризными грибами. В III период наблюдается значительное увеличение доли доминирующих бриотрофов как по числу базидиом, так и по биомассе. Доминирующие виды грибов подвержены большей трансформации, чем микобиота в целом.

8. Наиболее высокие урожаи грибов отмечаются в I период исследований, а наиболее низкие – в III период. Ежегодные распределения урожаев существенно различаются по годам и отражают особенности погодных условий. Самыми неурожайными были 1994 и 2010 гг.

ЛИТЕРАТУРА

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. Перев. с англ. М.: Мир, 1967. 359 с.

Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С. А. Овеснов, Е. Г. Ефимик, Т. В. Козьминых и др.; под ред. С. А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с.

Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах Центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 14. С. 300–314.

Коротаев Н. Я. Почвы Пермской области. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1962. 278 с.

Максимович Г. А. Геоморфологическое районирование Пермской области // Доклады четвертого Всеуральского совещания по физико-географическому и экономико-географическому районированию Урала. Пермь, 1958. Т. 1, вып. 1. С. 1–4.

Морозова О. В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: Автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2001. 22 с.

Нездойминого Э. Л. Определитель грибов России. Порядок агариковые. Вып. 1. Семейство Паутинниковые. СПб.: Наука, 1996. 408 с.

Нездойминого Э. Л. Шляпочные грибы северо-восточного побережья Байкала: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Л., 1970. 23 с.

Нездойминого Э. Л. Базидиальные макромицеты в горных тундрах Полярного Урала // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 26–29.

Овеснов С. А. Конспект флоры области. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1997. 252 с.

Особо охраняемые территории Пермской области: Реестр / Отв. ред. С. А. Овеснов. Пермь: Книжный мир, 2002. 464 с.

Переведенцева Л. Г. Агариковые грибы как компоненты лесных биогеоценозов (Центральное Прикамье): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 18 с.

Переведенцева Л. Г. К экологии микоризообразующих грибов сосны обыкновенной в сосновых лесах Центрального Прикамья // Ботанические исследования на Урале. Информационные мат-лы УрО АН СССР. Свердловск, 1988. С. 82.

Переведенцева Л. Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: Автореф. дис. … докт. биол. наук. М.: Наука, 1999. 48 с.

Переведенцева Л. Г. Некоторые аспекты мониторинга агарикоидных базидиомицетов в лесных ценозах Центрального Прикамья // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. С. 156–180.

Переведенцева Л. Г. Агарикоидные базидиомицеты Пермского края // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 96–117.

Сержанина Г. И. Шляпочные грибы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1984. 405 с.

Столярская М. В., Коваленко А. Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1. Макромицеты (преимущественно агарикоидные базидиомицеты). СПб., 1996. 59 с.

Сукачев В. Н., Зонн Е. В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

Шкляев А. С., Балков В. А. Климат Пермской области. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1963. 191 с.

Bochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. B. 80, N 1. S. 1–100.

Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Ainworth et Bisby's Dictonary of the Fungi. 10th Ed. Wallingford: CAB International, 2008. 771 p.

Moser M. Die Röhrlinge und Blätterpilze. Aufl. Kleine Kryptogamenflora. Llb/2. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verl., 1983. 533 s.

Urbonas V., Kalamees K., Lukin V. Conspectus florum agaricalium fungorum (Agaricales s. l.) Lithuaniae, Latviae et Estoniae. Vilnius: Mokslas, 1986. 138 p.

www.mycobank.org

ГРИБЫ НП «ВОДЛОЗЕРСКИЙ» (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен

Институт леса Карельского НЦ РАН,
opredt@krc.karelia.ru; aruokolainen@mail.ru

К настоящему времени в Республике Карелия по литературным данным и собственным сборам авторов зарегистрировано более 100 видов аскомицетов, около 500 видов афиллофоровых и около 790 видов агарикоидных базидиомицетов. Изучение грибов территории восточной Карелии находится в начальной стадии и представляет большую ценность для микологических исследований в республике с точки зрения распространения редких, индикаторных видов и изучения западной границы ареала сибирских видов.

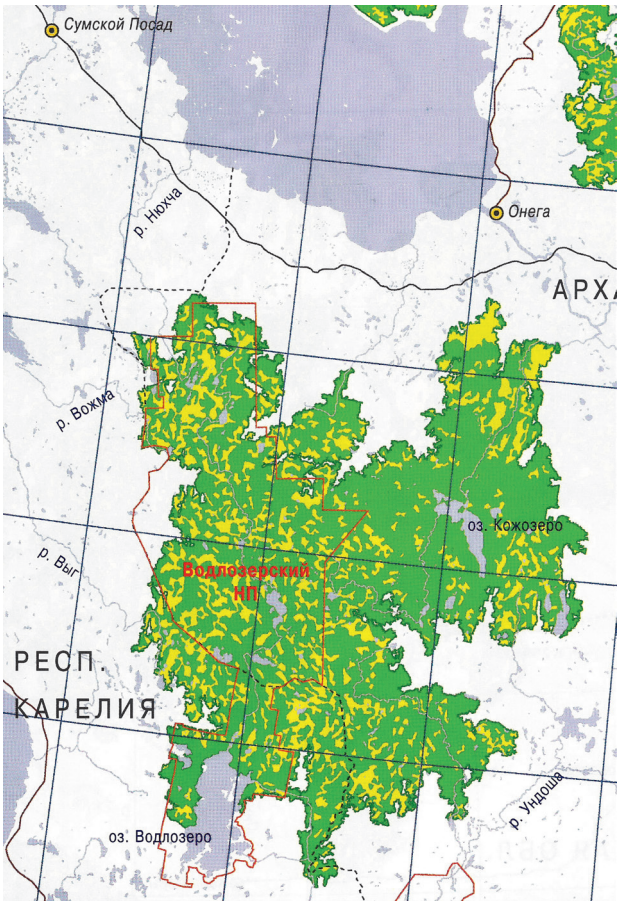


Рис. 1. **Карта-схема расположения НП «Водлозерский»**

НП «Водлозерский» расположен в Пудожском районе Республики Карелия и Онежском районе Архангельской области, бассейнах оз. Водлозера и р. Илексы (рис. 1), в пределах биогеографической провинции *Karelia transonegensis* (Mela, 1906). Площадь парка 468340 га, из них в Карелии – 130600 га. Располагается на стыке северной и средней подзон тайги. Озерами и реками занято более 10 % территории парка, а заболоченность превышает 50 %. Лесами занято около 50 % площади. Преобладают еловые сфагновые и долгомошные заболоченные леса в сочетании с ельниками зеленомошными. Особенностью парка является присутствие лиственницы сибирской, которая на данной территории находится на западной границе ареала (Хохлова и др., 2000).

Первые исследования микобиоты данной территории (преимущественно в районе р. Новгуды) были проведены финскими микологами Р. Пенттила и Х. Котиранта в 1994 г. Ими на территории парка было выявлено 83 вида трутовиков (Siitonen et al., 2001). Эти виды вошли в список, приведенный в работе финских исследователей о новых и редких видах афиллофоровых грибов для Северо-Запада России (Niemelä et al., 2001). Чуть позже были опубликованы предварительные и обобщенные списки, дополненные в результате собственных сборов и изучения образцов, хранящихся в гербарии Университета Хельсинки, российскими микологами (Руоколайнен, 2002, 2003; Коткова (Лосицкая) и др., 2003; Заводовский, 2005). Таким образом, к 2006 г. для лесных экосистем НП «Водлозерский» уже стало известно о 177 видах афиллофоровых грибов (Крутов и др., 2006). В 2010 г. имеющиеся сведения об этой группе базидиомицетов были дополнены и обобщены в диссертации П. Г. Заводовского, где указывалось 205 видов афиллофоровых грибов (Заводовский, 2010). Далее в обзорных материалах по анализу афиллофоровых грибов на ООПТ

Республики Карелия для НП «Водлозерский» приводилась цифра 212 видов афиллофоровых грибов (Крутов, Руоколайнен, 2011).

Работы по изучению агарикоидных макромицетов на территории НП «Водлозерский» впервые были начаты в 2005 г. в районе оз. Пильмасозеро и вдоль оз. Водлозеро (Предтеченская, 2006, 2008). Кроме того, в 2006 г. проведено обследование непосредственно примыкающей к парку территории планируемого ландшафтного заказника «Чукозеро» (Предтеченская, Руоколайнен, 2007). В 2013 г. исследования на территории парка были продолжены обследованием лесов вдоль р. Илексы, по берегам оз. Водлозеро и в районе оз. Пильмасозеро.

Исследования проводятся маршрутным методом в еловых древостоях в основном в южной «карельской» части парка, на многочисленных островах оз. Водлозера периодически исследуются постоянные пробные площади в коренных ельниках, участки массового ветровала 2001 г. и затронутые пожаром в разные годы.

В результате экспедиционных работ 2001–2013 гг. здесь обнаружено 7 видов аскомицетов из 6 родов и 4 семейств, 115 видов агарикоидных грибов из 42 родов и 23 семейств и 223 вида афиллофоровых грибов из 105 родов и 40 семейств по системе *Index Fungorum* (2014). Доминируют семейства *Polyporaceae* (46 видов), *Fomitopsidaceae* и *Russulaceae* (по 30 видов), *Hymenochaetaceae* (25), *Meruliaceae* (19), *Phanerochaetaceae* (16), *Cortinariaceae* (12), *Thelephoraceae* и *Marasmiaceae* (по 10). В то же время, эти данные свидетельствуют о низкой степени изученности этого района. Так, в списке практически отсутствуют представители семейств *Strophariaceae* и *Tricholomataceae*, являющиеся одними из ведущих в Карелии. Число обнаруженных представителей семейства *Cortinariaceae* также крайне мало (всего 12 из более 150 известных для Карелии видов), более многочисленными могут быть семейства *Atheliaceae, Meruliaceae, Phanerochaetaceae, Thelephoraceae* и *Schizoporaceae* (табл. 1, 2).

63 % от общего числа агарикоидных макромицетов относятся к микоризным грибам; остальные являются сапротрофами, из которых около 15 % обитают на древесине, чуть менее 12 % – на подстилке, около 5 % – на опаде. Около 56 % от общего количества видов относятся к съедобным и условно съедобным грибам, 27 % видов несъедобны, 16 % – ядовиты; 12 видов, включенных к настоящему моменту в список, обладают лечебными свойствами (Денисова, 2000; Гарибова, 2004; Переведенцева, 2011).

Из числа видов агарикоидных грибов, включенных в Красную книгу Карелии (2007), на территории НП «Водлозерский» отмечены лаковица фиолетовая (*Laccaria amethystina*) и мухомор вонючий (*Amanita virosa*).

Присутствие в лесах лиственницы сибирской создает условия для плодоношения видов, образующих микоризу с лиственницей. В период наших сборов наблюдалось плодоношение болетинуса азиатского (*Boletinus asiaticus*). По всей видимости, здесь должен присутствовать масленок лиственничный (*Suillus grevillei*), который вполне обычен в Архангельской области, а в Карелии отмечен также на о. Валаам в посадках лиственницы.

Также здесь встречается достаточно редкий для Карелии рыжик сосновый (*Lactarius deliciosus*).

Подавляющее большинство (около 200 видов) выявленных афиллофоровых грибов – сапротрофы – разрушители мертвой древесины (сухостойные и валежные деревья, пни, ветви). Благодаря наличию специального ферментативного комплекса, они выполняют в природе функцию деструкторов лигноцеллюлозного комплекса растительных тканей. Именно сапротрофы играют важную роль в биологическом круговороте веществ в лесных экосистемах и являются «санитарами» леса. Из числа зарегистрированных афиллофоровых грибов 14 видов относятся к патогенам – широко известным возбудителям стволовых и корневых гнилей растущих деревьев. Кроме того, еще 15 видов поселяются на ослабленных и усыхающих старых деревьях. Максимальное количество зарегистрировано на основных лесообразующих породах: 102 вида – на ели, 45 – на березе, 41 – на осине и 31 – на сосне, а также 15 – на ольхе, 14 – на иве, 7 – на рябине и 5 – на лиственнице. Кроме того, 15 видов афиллофоровых грибов произрастают на почве и 5 видов могут развиваться на плодовых телах базидиомицетов (*Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola*).

На исследованных территориях выявлено 38 афиллофоровых грибов, которые могут служить индикаторами старых лесов (по: Kotiranta, Niemelä, 1996), и 52 индикаторных и специализированных вида, предложенных Л. Андерсоном с соавторами (Выявление..., 2009). По наличию этих видов, наряду с лесоводственными показателями, возможна оценка степени нарушенности и охранной ценности лесных экосистем. Наличие большого количества индикаторных видов свидетельствует об очень хорошей в целом сохранности лесных экосистем НП «Водлозерский».

Таблица 1

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МАКРОМИЦЕТОВ НП «ВОДЛОЗЕРСКИЙ»

Семейство (кол-во видов)	Род (кол-во видов)
Подотдел *Ascomycota* (7)	
Класс *Pezizomycetes* (7)	
Порядок *Pezizales* (7)	
Helvellaceae (1)	*Helvella* (1)
Pezizaceae (2)	*Peziza* (2)
Rhizinaceae (1)	*Rhizina* (1)
Pyronemataceae (3)	*Aleuria* (1), *Humaria* (1), *Scutellinia* (1)
Подотдел *Basidiomycota* (337)	
Класс *Agaricomycetes* (337)	
Порядок *Agaricales* (72)	
Agaricaceae (4)	*Cystoderma* (1), *Lycoperdon* (3)
Amanitaceae (8)	*Amanita* (8)
Cortinariaceae (12)	*Cortinarius* (12)
Cyphellaceae (1)	*Chondrostereum* (1)
Entolomataceae (1)	*Entoloma* (1)
Fistulinaceae (1)	*Fistulina* (1)
Hydnangiaceae (4)	*Laccaria* (4)
Hygrophoraceae (3)	*Ampulloclitocybe* (1), *Hygrocybe* (1), *Hygrophorus* (1)
Inocybaceae (4)	*Inocybe* (3), *Phaeomarasmius* (1)
Lyophyllaceae (1)	*Lyophyllum* (1)
Marasmiaceae (10)	*Gymnopus* (3), *Marasmius* (4), *Mycetinis* (1), *Rhodocollybia* (2)
Mycenaceae (3)	*Mycena* (2), *Xeromphalina* (1)
Physalacriaceae (2)	*Armillaria* (1), *Cylindrobasidium* (1)
Pleurotaceae (2)	*Pleurotus* (2)
Pluteaceae (1)	*Pluteus* (1)
Porotheleaceae (1)	*Porotheleum* (1)
Psathyrellaceae (3)	*Coprinellus* (1), *Psathyrella* (2)
Strophariaceae (7)	*Galerina* (2), *Hypholoma* (2), *Kuehneromyces* (1), *Pholiota* (1), *Stropharia* (1)
Tricholomataceae (3)	*Clitocybe* (2), *Tricholomopsis* (1)
Typhulaceae (1)	*Macrotyphula* (1)
Порядок *Atheliales* (3)	
Atheliaceae (3)	*Amphinema* (1), *Athelia* (1), *Piloderma* (1)
Порядок *Auriculariales* (3)	
Auriculariaceae (1)	*Exidiopsis* (1)
Incertae sedis (2)	*Peniophorella* (1), *Protomerulius* (1)
Порядок *Boletales* (25)	
Amylocorticiaceae (3)	*Amylocorticium* (2), *Ceraceomyces* (1)
Boletaceae (7)	*Boletus* (2), *Leccinum* (4), *Tylopilus* (1)
Coniophoraceae (2)	*Coniophora* (2)
Gomphidiaceae (2)	*Gomphidius* (2)
Hygrophoropsidaceae (2)	*Hygrophoropsis* (1), *Leucogyrophana* (1)
Paxillaceae (1)	*Paxillus* (1)
Serpulaceae (1)	*Serpula* (1)
Strobilomycetaceae (1)	*Chalciporus* (1)
Suillaceae (5)	*Boletinus* (1), *Suillus* (4)
Tapinellaceae (1)	*Tapinella* (1)
Порядок *Cantharellales* (8)	
Botryobasidiaceae (4)	*Botryobasidium* (3), *Botryohypochnus* (1)
Cantharellaceae (1)	*Cantharellus* (1)
Hydnaceae (3)	*Hydnum* (2), *Sistotrema* (1)
Порядок *Corticiales* (1)	
Corticiaceae (1)	*Corticium* (1)
Порядок *Hymenochaetales* (35)	
Hymenochaetaceae (25)	*Asterodon* (1), *Coltricia* (1), *Hymenochaete* (1), *Inonotus* (3), *Onnia* (2), *Phellinus* (16), *Pseudochaete* (1)
Repetobasidiaceae (1)	*Sidera* (1)

Schizoporaceae (9)	*Basidioradulum* (1), *Hyphodontia* (8)
Порядок *Gloeophyllales* (4)	
Gloeophyllaceae (4)	*Gloeophyllum* (3), *Veluticeps* (1)
Порядок *Gomphales* (2)	
Clavariadelphaceae (1)	*Clavariadelphus* (1)
Gomphaceae (1)	*Ramaria* (1)
Порядок *Polyporales* (117)	
Cystostereaceae (1)	*Cystostereum* (1)
Fomitopsidaceae (30)	*Amylocystis* (1), *Antrodia* (12), *Climacocystis* (1), *Fomitopsis* (2), *Ischnoderma* (1), *Phaeolus* (1), *Piptoporus* (1), *Postia* (9), *Pycnoporellus* (1), *Sarcoporia* (1)
Ganodermataceae (2)	*Ganoderma* (2)
Meripilaceae (3)	*Rigidoporus* (3)
Meruliaceae (19)	*Bjerkandera* (1), *Crustoderma* (2), *Gloeoporus* (3), *Hyphoderma* (1), *Merulius* (1), *Mycoacia* (1), *Phlebia* (5), *Radulodon* (1), *Steccherinum* (4)
Phanerochaetaceae (16)	*Antrodiella* (4), *Byssomerulius* (1), *Ceriporia* (1), *Ceriporiopsis* (4), *Phanerochaete* (5), *Phlebiopsis* (1)
Polyporaceae (45)	*Aurantioporus* (1), *Cerrena* (1), *Cinereomyces* (1), *Daedaleopsis* (3), *Datronia* (1), *Dichomitus* (1), *Diplomitoporus* (2), *Fomes* (1), *Hapalopilus* (2), *Haploporus* (1), *Lenzites* (1), *Leptoporus* (1), *Perenniporia* (1), *Polyporus* (7), *Pycnoporus* (1), *Rhodonia* (1), *Skeletocutis* (8), *Trametes* (7), *Trichaptum* (4)
Xenasmataceae (1)	*Phlebiella* (1)
Порядок *Russulales* (47)	
Albatrellaceae (2)	*Albatrellus* (2)
Amylostereaceae (1)	*Amylostereum* (1)
Auriscalpiaceae (1)	*Clavicorona* (1)
Bondarzewiaceae (2)	*Gloiodon* (1), *Heterobasidion* (1)
Hericiaceae (2)	*Hericium* (2)
Lachnocladiaceae (2)	*Dichostereum* (1), *Scytinostroma* (1)
Peniophoraceae (1)	*Peniophora* (1)
Russulaceae (30)	*Lactarius* (16), *Russula* (14)
Stereaceae (6)	*Chaetoderma* (1), *Conferticium* (1), *Stereum* (4)
Порядок *Thelephorales* (15)	
Bankeraceae (5)	*Bankera* (1), *Hydnellum* (3), *Phellodon* (1)
Thelephoraceae (10)	*Pseudotomentella* (1), *Thelephora* (1), *Tomentella* (8)
Порядок *Trechisporales* (3)	
Hydnodontiaceae (3)	*Sistotremastrum* (2), *Trechispora* (1)
Incertae sedis (2)	
Incertae sedis	*Resinicium* (2)
Итого	**(153)344**

На территории парка также отмечены местонахождения 19 краснокнижных видов афиллофоровых грибов: антродия толстая (*Antrodia crassa*), антродия медовая (*A. mellita*), антродия первобытная (*A. primaeva*), антродия подушкообразная (*A. pulvinascens*), антродиелла лимонно-желтоватая (*Antrodiella citrinella*), дихомитус грязноватый (*Dichomitus squalens*), ганодерма блестящая (*Ganoderma lucidum*), глиодон щетинистый (*Gloiodon strigosus*), гаплопорус пахучий (*Haploporus odorus*), ежовик коралловидный (*Hericium coralloides*), лептопорус мягкий (*Leptoporus mollis*), пениофора северная (*Peniophora septentrionalis*), полипорус ложноберезовый (*Polyporus pseudobetulinus*), постия зимняя (*Postia hibernica*), протомерулиус кариевый (*Protomerulius caryae*), радулодон Ерикссона (*Radulodon erikssonii*), ригидопорус шафранно-желтый (*Rigidoporus crocatus*), саркопория многоспоровая (*Sarcoporia polyspora* [= *Parmastomyces mollissimus*]), сидера нежная (*Sidera lenis* [= *Skeletocutis lenis*]), стекхеринум сминающийся (*Steccherinum collabens*), занесенных в Красную книгу Карелии (2007). Трутовик ложноберезовый занесен также в Красную книгу Восточной Фенноскандии (Red Data Book of East Fennoscandia, 1998).

В 2013 г. были обследованы два участка, затронутые пожаром в 2006 и 2010 гг. На гарях в основаниях стволов массово плодоносят ложноопенок кирпично-красный (*Hypholoma lateritium*), ризина волнистая (*Rhizina undulata*), телефора наземная (*Thelephora terrestris*), встречается *Hydnum repandum, Daldinia concentrica* (на березе).

Отличием участка с давностью пожара 3 года является присутствие факультативных паразитов,

приуроченных к гарям – *Daldinia concentrica* (на березе) и *Rhizina undulata* (на корнях и различных остатках хвойных пород), грибов-пионеров – виды рода *Antrodia, Coniophora olivacea, Stereum sanguinolentum, Veluticeps abietina*, образующих микоризу *Thelephora terrestris* и ***Hydnum repandum*** (на остатках хвойных пород и на почве).

Особенности участка с давностью пожара 7 лет – развитие на стволах ели сапротрофов *Gloeophyllum sepiarium, Phellinus chrysoloma, Ph. ferrugineofuscus,* ***Pycnoporellus fulgens, Trichaptum abietinum,*** на стволах березы – *Phellinus* ***laevigatus, Ph. nigricans, Postia tephroleuca, Trichaptum pargamenum***.

Исследования в НП «Водлозерский» в последующие годы будут продолжены, так как здесь могут быть найдены местонахождения редких для Карелии видов, связанных с лиственничными древостоями. Представленный список, несомненно, будет дополняться, особенно за счет лучшего выявления грибов малочисленных на данный момент групп.

Таблица 2

ВИДОВОЙ СОСТАВ МАКРОМИЦЕТОВ НП «ВОДЛОЗЕРСКИЙ»

Вид	Трофическая группа	Древесная порода, субстрат
Подотдел *Ascomycota* (7)		
Класс *Pezizomycetes* (7)		
Порядок *Peziziales* (7)		
Семейство *Helvellaceae* (1)		
Helvella lacunosa Afzel.	Sap	Hu
Семейство *Pezizaceae* (1)		
Peziza badia Pers.	Mr	Hu
P. repanda Pers.	Sap	Hu, Le
Семейство *Rhizinaceae* (1)		
Rhizina undulata Fr.	Sap	Hu
Семейство *Pyronemataceae* (3)		
Aleuria aurantia (Pers.) Fuckel	Sap	Hu
Humaria hemisphaerica (F.H. Wigg.) Fuckel	Sap	Le
Scutellinia scutellata (L.) Lambotte	Sap	Le
Подотдел *Basidiomycota* (337)		
Класс *Agaricomycetes* (337)		
Порядок *Agaricales* (72)		
Семейство *Agaricaceae* (4)		
Cystoderma amianthinum (Scop.) Fayod	Sap	St
Lycoperdon molle Pers.	Sap	–
L. perlatum Pers.	Sap	St, Le
L. pyriforme Schaeff.	Sap	Le
Семейство *Amanitaceae* (8)		
Amanita citrina var. *citrina* (Pers.) Pers.	Mr	Б, Е, С
A. fulva Fr.	Mr	Б, Е, С
A. muscaria var. *muscaria* (L.) Lam.	Mr	Б, Е, Лц, С
A. pantherina (DC.) Krombh.	Mr	Б, Е, С
A. porphyria Alb. et Schwein.	Mr	Б, С
A. rubescens var. *rubescens* Pers.	Mr	Б, С
A. vaginata (Bull.) Lam.	Mr	Б, С
A. virosa (Fr.) Bertill.	Mr	Е
Семейство *Cortinariaceae* (12)		
Cortinarius alboviolaceus (Pers.) Fr.	Mr	Б, С
C. armillatus (Fr.) Fr.	Mr	Б
C. caperatus (Pers.) Fr.	Mr	С
C. cinnamomeus (L.) Fr.	Mr	Б, Е, С
C. collinitus (Pers.) Fr.	Mr	Е, С, (Б)
C. croceus (Schaeff.) Gray	Mr	С, Е
C. delibutus Fr.	Mr	Б
C. gentilis (Fr.) Fr.	Mr	Е, Б, (С)

C. mucosus (Bull.) J. Kickx f.	Mr	Б, С
C. pholideus (Fr.) Fr.	Mr	Б, С
C. traganus (Fr.) Fr.	Mr	С, Е
C. trivialis J.E. Lange	Mr	Б
Семейство *Cyphellaceae* (1)		
Chondrostereum purpureum (Pers. : Fr.) Pouzar	Sap	Б, Е
Семейство *Entolomataceae* (1)		
Entoloma rhodopolium (Fr.) P. Kumm.	Mr	С
Семейство *Fistulinaceae* (1)		
** *Fistulina hepatica* Fr.	Pt	Б
Семейство *Hydnangiaceae* (4)		
Laccaria amethystina Cooke	Mr	С
L. bicolor (Maire) P.D. Orton	Mr	Б, С
L. laccata (Scop. : Fr.) Berk. et Broome.	Mr	Б, С
L. proxima (Boud.) Pat.	Mr	Б, С
Семейство *Hygrophoraceae* (3)		
Ampulloclitocybe clavipes (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys	Sap	St
Hygrocybe turunda (Fr.) P. Karst.	Sap	St
Hygrophorus agathosmus (Fr.) Fr.	Mr	E
Семейство *Inocybaceae* (4)		
Inocybe lacera var. *lacera* (Fr.) P. Kumm.	Mr	Б, И, С
I. lanuginosa var. *lanuginosa* (Bull.) P. Kumm.	Mr	С
I. rimosa (Bull.) P. Kumm.	Mr	С
Phaeomarasmius erinaceus (Fr.) Scherff. ex Romagn.	Sap	Hu
Семейство *Lyophyllaceae* (1)		
Lyophyllum connatum (Schumach.) Singer	Sap	Hu
Семейство *Marasmiaceae* (10)		
Gymnopus confluens (Pers.) Antonín, Halling et Noordel.	Sap	St
G. dryophilus (Bull.) Murrill	Sap	St
G. peronatus (Bolton) Antonín, Halling et Noordel.	Sap	St
Marasmius androsaceus (L.) Fr.	Sap	Fd, St
M. bulliardii Quél.	Sap	Fd
M. epiphyllus (Pers.) Fr.	Sap	St
M.rotula (Scop.) Fr.	Sap	Le
Mycetinis scorodonius (Fr.) A.W. Wilson	Sap	Fd
Rhodocollybia butyracea f. *butyracea* (Bull.) Lennox	Sap	St
R. prolixa var. *distorta* (Fr.) Antonín, Halling et Noordel.	Sap	St
Семейство *Mycenaceae* (3)		
Mycena acicula (Schaeff.) P. Kumm.	Sap	Hu
M. haematopus (Pers.) P. Kumm.	Sap	Le
Xeromphalina campanella (Batsch) Maire	Sap	Le
Семейство *Physalacriaceae* (2)		
Armillaria cepistipes Velen.	Sap	Le
Cylindrobasidium evolvens (Fr. : Fr.) Jülich [= *C. laeve* (Pers. : Fr.) Chamuris]	Sap	P
Семейство *Pleurotaceae* (2)		
Pleurotus ostreatus (Jacq.) P. Kumm.	Sap	Le
P. pulmonarius (Fr.) Quél.	Sap	Le
Семейство *Pluteaceae* (1)		
Pluteus cervinus (Schaeff.) P. Kumm.	Sap	Le
Семейство *Porotheleaceae* (1)		
Porotheleum fimbriatum (Pers. : Fr.) Fr.	Sap	Б
Семейство *Psathyrellaceae* (3)		
Coprinellus micaceus (Bull.) Vilgalys, Hopple et Jacq. Johnson	Sap	Le
Psathyrella candolleana (Fr.) Maire	Sap	Lep
P. piluliformis (Bull.) P.D. Orton	Sap	Hu, Le
Семейство *Strophariaceae* (7)		
Galerina marginata (Batsch) Kühner	Sap	Hu, Le
G. paludosa (Fr.) Kühner	Sap	M

Hypholoma fasciculare var. *fasciculare* (Huds.) P. Kumm.	Sap	Le
H. lateritium (Schaeff.) P. Kumm.	Sap	Le
Kuehneromyces mutabilis (Schaeff.) Singer et A.H. Sm.	Sap	Le
Pholiota squarrosa (Vahl) P. Kumm.	Sap	Le
Stropharia hornemannii (Fr.) S. Lundell et Nannf.	Sap	Le
Семейство *Tricholomataceae* (3)		
Clitocybe dealbata (Sowerby) Gillet	Sap	St
C. gibba (Pers. : Fr.) P. Kumm.	Sap	St
Tricholomopsis decora (Fr.) Singer	Sap	Le
Семейство *Typhulaceae* (1)		
Macrotyphula fistulosa (Holmsk. : Fr.) R.H. Petersen [= *Clavariadelphus fistulosus* (Holmsk. : Fr.) Corner]	Sap	St
Порядок *Atheliales* (3)		
Семейство *Atheliaceae* (3)		
Amphinema byssoides (Pers. : Fr.) J. Erikss.	Sap	Б Е
Athelia decipiens (Höhn. et Litsch.) J. Erikss.	Sap	п.т.
Piloderma fallax (Liberta) Stalpers [= *P. croceum* J. Erikss. et Ryvarden]	Sap	С
Порядок *Auriculariales* (1)		
Семейство *Auriculariaceae* (1)		
Exidiopsis calcea (Pers.) K. Wells	Sap	Е
Семейство *Incertae sedis* (2)		
Peniophorella pubera (Fr.) P. Karst. [= *Hyphoderma puberum* (Fr.) Wallr.]	Sap	Б
Protomerulius caryae (Schwein.) Ryvarden [= *Elmeria caryae* (Schwein) D.A. Reid.]	Sap	Б, Ос
Порядок *Boletales* (25)		
Семейство *Amylocorticiaceae* (3)		
Amylocorticium suaveolens Parmasto	Sap	Е
A. subincarnatum (Peck) Pouzar	Sap	Е
Ceraceomyces serpens (Tode : Fr.) Ginns	Sap	Е
Семейство *Boletaceae* (7)		
Boletus edulis Bull.	Mr	Е
B. subtomentosus L.	Mr	Б, С
Leccinum holopus (Rostk.) Watling	Mr	Б
L. scabrum (Bull.) Gray	Mr	Б
L. variicolor Watling	Mr	Б
L. versipelle (Fr. et Hök) Snell	Mr	Б
Tylopilus felleus (Bull.) P. Karst.	Mr, Sap	С, Le
Семейство *Coniophoraceae* (2)		
Coniophora arida (Fr.) P. Karst.	Sap	Е, С
C. olivacea (Pers. : Fr.) P. Karst.	Sap	Е, С
Семейство *Gomphidiaceae* (2)		
Gomphidius glutinosus (Schaeff.) Fr.	Mr	Е
G. roseus (Fr.) Fr.	Mr	С
Семейство *Hygrophoropsidaceae* (2)		
Hygrophoropsis aurantiaca (Wulfen) Maire	Mr	Б
Leucogyrophana romellii (Fr.) Ginns	Sap	С
Семейство *Paxillaceae* (1)		
Paxillus involutus (Batsch) Fr.	Mr	Б, Е, Ол, Ос, С
Семейство *Serpulaceae* (1)		
** *Serpula himantioides* (Fr. : Fr.) P. Karst.	Sap	Ос, С
Семейство *Strobilomycetaceae* (1)		
Chalciporus piperatus (Bull.) Bataille	Mr	Б, С
Семейство *Suillaceae* (5)		
Boletinus asiaticus Singer	Mr	Л
Suillus bovinus (Pers.) Roussel	Mr	С
S. granulatus (L.) Roussel	Mr	С
S. luteus (L.) Roussel	Mr	С
S. variegatus (Sw.) Kuntze	Mr	С
Семейство *Tapinellaceae* (1)		
Tapinella atrotomentosa (Batsch) Šutara	Sap	С, Le

Порядок *Cantharellales* (8)		
Семейство *Botryobasidiaceae* (4)		
Botryobasidium laeve (J. Erikss.) Parmasto	Sap	E
B. subcoronatum (Höhn. et Litsch.) Donk	Sap	E
B. vagum (Berk. et M.A. Curtis) D.P. Rogers [= *B. botryosum* (Bres.) J. Erikss.	Sap	E
Botryohypochnus isabellinus (Fr.) J. Erikss.	Sap	Б, E, C
Семейство *Cantharellaceae* (1)		
Cantharellus cibarius Fr.	Mr	Б, E, C
Семейство *Hydnaceae* (3)		
Hydnum repandum L. : Fr.	Mr	Б, E, C
H. rufescens Schaeff. : Fr.	Mr	Б, E
Sistotrema raduloides (P. Karst.) Donk	Sap	E
Порядок *Corticiales* (1)		
Семейство *Corticiaceae* (1)		
Corticium roseum Pers. : Fr. [= *Laeticorticium roseum* (Pers. : Fr.) Donk]	Ls, Le	И, Ол
Порядок *Hymenochaetales* (35)		
Семейство *Hymenochaetaceae* (25)		
*, ** *Asterodon ferruginosus* Pat.	Le	E
Coltricia perennis (L. : Fr.) Murrill	Sap	Hu
Hymenochaete fuliginosa (Pers.) Bres.	Le	Лц
Inonotus obliquus (Pers. : Fr.) Pilát	Pt	Б
I. radiatus (Sowerby : Fr.) P. Karst.	Le	Ос
I. rheades (Pers.) Bondartsev et Singer [= *Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson et Niemelä]	Le	Ос
*, ** *Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn.	Pt, Sap	E
O. tomentosa (Fr.) P. Karst.	Pt, Sap	Лц
*, ** *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk [= *Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fiasson et Niemelä]	Pt	E
Ph. cinereus (Niemelä) M. Fisch.	Pt	Б
Ph. conchatus (Pers. : Fr.) Quél. [= *Porodaedalea conchata* (Pers. : Fr.) Fiasson et Niemelä]	Pt, Sap	И
*, ** *Ph. ferrugineofuscus* (P. Karst.) Bourdot [= *Phellinidium ferrugineofuscum* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä]	Sap	E
** *Ph. ferruginosus* (Schrad. : Fr.) Pat. [= *Fuscoporia ferruginosa* (Schrad. : Fr.) Murrill]	Sap	Б
Ph. igniarius (L. : Fr.) Quél.	Pt	Б, И, Ол
Ph. laevigatus (P. Karst.) Bourdot et Galzin	Sap	Б
Ph. laricis (Jacz. ex Pilát) Pilát [= *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer]	Pt	Лц
* *Ph. lundellii* Niemelä	Pt	Б, Ол
Ph. nigricans (Fr.) P. Karst.	Pt, Sap	Б
*, ** *Ph. nigrolimitatus* (Romell) Bourdot et Galzin	Sap	E
*, ** *Ph. pini* (Brot. : Fr.) A. Ames [= *Porodaedalea pini* (Brot. : Fr.) Murrill]	Pt	C
** *Ph. populicola* Niemelä	Pt	Ос
Ph. punctatus (P. Karst.) Pilát [= *Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill]	Pt, Sap	И, Ол, Ос, P
Ph. tremulae (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borissov	Pt	Ос
*, ** *Ph. viticola* (Schwein. ex Fr.) Donk [= *Fuscoporia viticola* (Schwein. ex Fr.) Murrill]	Sap	E
Pseudochaete tabacina (Sowerby) T. Wagner et M. Fisch. [=*Hymenochaete tabacina* (Fr.) Lév.]	Sap	Б, Ол
Семейство *Repetobasidiaceae* (1)		
*, ** ***Sidera lenis*** (P. Karst.) Miettinen [= *Skeletocutis lenis* (P. Karst.) Niemelä]	Sap	C
Семейство *Schizoporaceae* (9)		
Basidioradulum radula (Fr.) Nobles	Sap	Б, Ол, Ос
Hyphodontia abieticola (Bourdot et Galzin) J. Erikss.	Sap	E
H. alutaria (Burt) J. Erikss.	Sap	E
H. aspera (Fr.) J. Erikss.	Sap	E
H. barba-jovis (Bull. : Fr.) J. Erikss.	Sap	Б
H. breviseta (P. Karst.) J. Erikss.	Sap	E, п.т
H. cineracea (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjortstam	Sap	E
H. crustosa (Pers. : Fr.) J. Erikss.	Sap	E
H. pallidula (Bres.) J. Erikss.	Sap	E
Порядок *Gloeophyllales* (4)		
Семейство *Gloeophyllaceae* (4)		
Gloeophyllum odoratum (Wulfen : Fr.) Imazeki	Sap	E
*, ** *G. protractum* (Fr.) Imazeki	Sap	E, C

G. sepiarium (Wulfen : Fr.) P. Karst.	Sap	E
Veluticeps abietina (Pers. : Fr.) Hjortstam et Telleria [= *Columnocystis abietina* (Pers. : Fr.) Pouzar]	Sap	E
Порядок *Gomphales* (2)		
Семейство *Clavariadelphaceae* (1)		
Clavariadelphus sachalinensis (S. Imai) Corner	Sap	St
Семейство *Gomphaceae* (1)		
** *Ramaria* sp.	Sap	St
Порядок *Polyporales* (118)		
Семейство *Cystostereaceae* (1)		
*, ** *Cystostereum murraii* (Berk. et M.A. Curtis) Pouzar	Sap	E
Семейство *Fomitopsidaceae* (30)		
*, ** *Amylocystis lapponica* (Romell) Singer	Sap	E
Antrodia albida (Fr.) Donk	Sap	Б
*, ** *A. albobrunnea* (Romell) Ryvarden	Sap	C
* ***A. crassa*** (P. Karst.) Ryvarden	Sap	E
A. heteromorpha (Fr. : Fr.) Donk	Sap	Лц
*, ** *A. infirma* Renvall et Niemelä	Sap	C
** ***A. mellita*** Niemelä et Pentillä	Sap	Ос
* ***A. primaeva*** Renvall et Niemelä	Sap	C
*, ** ***A. pulvinascens*** (Pilát) Niemelä	Sap	Ос
A. serialis (Fr.) Donk	Sap	E
A. sinuosa (Fr.) P. Karst.	Sap	E
A. sitchensis (Baxter) Gilb. et Ryvarden	Sap	E
A. xantha (Fr. : Fr.) Ryvarden	Sap	E, C
** *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar	Pt, Sap	E
Fomitopsis pinicola (Sw. : Fr.) P. Karst.	Pt	Б, E, Ол, C
*, ** *F. rosea* (Alb. et Schwein. : Fr.) P. Karst.	Sap	E
Ischnoderma benzoinum (Wahlenb. : Fr.) P. Karst.	Sap	E
*, ** *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.	Pt	C
Piptoporus betulinus (Bull. : Fr.) P. Karst.	Pt, Sap	Б
Postia alni Niemelä et Vampola	Sap	Ол, Ос
P. caesia (Schrad. : Fr.) P. Karst.	Sap	E
P. fragilis (Fr.) Jülich	Sap	E
*, ** *P. guttulata* (Peck) Jülich	Sap	E
* ***P. hibernica*** (Berk. et Broome) Jülich	Sap	C
*, ** *P. lateritia* Renvall	Sap	C
* *P. sericeomollis* (Romell) Jülich [= *Oligoporus sericeomollis* (Romell) Bondartseva]	Sap	E
P. stiptica (Pers. : Fr.) Jülich	Sap	E
P. tephroleuca (Fr.) Jülich	Sap	Б, E
*, ** *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk	Sap	E
** ***Sarcoporia polyspora* P. Karst.** [= *Parmastomyces mollissimus* (Maire) Pouzar]	Sap	E
Семейство *Ganodermataceae* (2)		
Ganoderma lipsiense (Batsch) G.F. Alk. [= *G. applanatum* (Pers.) Pat.]	Pt, Sap	Ос
* ***G. lucidum*** (M.A. Curtis : Fr.) P. Karst.	Pt, Sap	Б
Семейство *Meripilaceae* (3)		
Rigidoporus corticola (Fr.) Pouzar [= *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden]	Sap	Б, Ос, E
** ***R. crocatus*** (Pat.) Ryvarden	Sap	Б, Ос
R. populinus (Schumach. : Fr.) Pouzar [= *Oxyporus populinus* (Schumach. : Fr.) Donk]	Pt	Ос
Семейство *Meruliaceae* (19)		
Bjerkandera adusta (Wild. : Fr.) P. Karst.	Pt, Sap	Ос
** *Crustoderma corneum* (Bourdot et Galzin) Nakasone [= *Phlebia cornea* (Bourdot et Galzin) J. Erikss.]	Sap	C
*, ** *C. dryinum* (Berk. et M.A. Curtis) Parmasto	Sap	E
Gloeoporus dichrous (Fr. : Fr.) Bres.	Sap	Б, P
** *G. pannocinctus* (Romell) J. Erikss. [= *Ceriporiopsis pannocincta* (Romell) Gilb. et Ryvarden]	Sap	Б, Ос
*, ** *G. taxicola* (Pers.) Gilb. et Ryvarden	Sap	E
Hyphoderma argillaceum (Bres.) Donk	Sap	E
Merulius tremellosus Schrad. : Fr. [= *Phlebia tremellosa* (Schrad. : Fr.) Burds. et Nakasone]	Sap	Б

Mycoacia fuscoatra (Fr. : Fr.) Donk [= *Phlebia fuscoatra* (Fr.) Nakasone	Sap	Ос
*, ** *Phlebia centrifuga* P. Karst.	Sap	Е
* *Ph. cretacea* (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjortstam	Sap	Е
Ph. lilascens (Bourdot) J. Erikss. et Hjorstam	Sap	Е
Ph. livida (Pers. : Fr.) Bres.	Sap	Е
Ph. rufa (Pers. : Fr.) M.P. Christ.	Sap	Р
Radulodon erikssonii Ryvarden	Sap	Ос
*, ** ***Steccherinum collabens*** (Fr.) Vesterholt [= *Junghuhnia collabens* (Fr.) Ryvarden]	Sap	Е
S. fibriatum (Pers. : Fr.) J. Erikss.	Sap	И
* *S. luteoalbum* (P. Karst.) Vesterholt [= *Junghuhnia luteoalba* (P. Karst.) Ryvarden]	Sap	Е, С
S. ochraceum (Pers.) Gray	Sap	Ол
Семейство *Phanerochaetaceae* (16)		
*, ** ***Antrodiella citrinella*** Niemelä et Ryvarden	Sap	Е, п.т.
A. faginea Vampola et Pouzar	Sap	И, п.т.
A. pallescens (Pilát) Niemelä et Miettinen [= *A. semisupina* (Berk. et M.A. Curtis) Ryvarden]	Sap	Б
A. romellii (Donk) Niemelä	Sap	И
** *Byssomerulius albostramineus* (C. Torrend) Hjortstam [= *Meruliopsis albostraminea* (Torrend) Jülich et Stalpers]	Sap	Е, С
Ceriporia reticulata (Hoffm. : Fr.) Domański	Sap	Б
Ceriporiopsis aneirina (Sommerf.) Domański	Sap	Ос
C. mucida (Pers. : Fr.) Gilb. et Ryvarden [= *Fibuloporia mucida* (Pers. : Fr.) Niemelä, *Porpomyces mucidus* (Pers. : Fr.) Jülich]	Sap	Е
C. resinascens (Romell) Domański [= *Tyromyces resinascens* (Romell) Bondartsev et Singer]	Sap	Ос
C. subvermispora (Pilát) Gilb. et Ryvarden [= *Gelatoporia subvermispora* (Pilát) Niemelä]	Sap	Е
Phanerochaete calotricha (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden	Sap	Б
Ph. laevis (Pers. : Fr.) J. Erikss. et Ryvarden	Sap	Е
Ph. sanguinea (Fr.) Pouzar	Sap	Е
Ph. sordida (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden	Sap	Б
Ph. velutina (DC. : Fr.) P. Karst.	Sap	С
Phlebiopsis gigantea (Fr. : Fr.) Jülich	Sap	Е, С
Семейство *Polyporaceae* (45)		
*, ** *Aurantoporus fissilis* (Berk et M.A. Curtis) Murill [= *Spongipellis fissilis* (Berk. et M.A. Curtis) Murill, *Tyromyces fissilis* (Berk et M.A. Curtis) Donk]	Sap	Ос
Cerrena unicolor (Bull. : Fr.) Murrill	Pt, Sap	Б, И, Ос
Cinereomyces lindbladii (Berk.) Jülich [= *D. lindbladii* (Berk.) Gilb. et Ryvarden]	Sap	Е
Daedaleopsis confragosa (Bolton : Fr.) J. Schröt.	Pt, Sap	Б, И, Ол, Ос, Р
D. septentrionalis (P. Karst.) Niemelä	Sap	Б
D. tricolor (Pers.) Bondartsev et Singer	Sap	Ол
Datronia mollis (Sommerf.) Donk	Sap	Ол, Ос
Dichomitus squalens (P. Karst.) D.A. Reid	Sap	Е, С
*, ** *Diplomitoporus crustulinus* (Bres.) Domański	Sap	С
D. flavescens (Bres.) Ryvarden	Sap	С
Fomes fomentarius (L. : Fr.) J. Kichx	Sap	Б
Hapalopilus aurantiacus (Rostk.) Bondartsev et Singer	Sap	Е
H. rutilans (Pers. : Fr.) P. Karst. [= *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst.]	Sap	Ос, Р
** ***Haploporus odorus*** (Sommerf.) Bondartsev et Singer	Pt	И
Lenzites betulinus (L. : Fr.) Fr.	Sap	Б
*, ** ***Leptoporus mollis*** (Pers. : Fr.) Quél.	Sap	Е
*, ** *Perenniporia subacida* (Peck) Donk	Sap	Е
** *Polyporus badius* (Pers.) Schwein.	Sap	Ос
P. ciliatus Fr. : Fr.	Sap	Б, Р
P. melanopus (Pers. : Fr.) Fr.	Sap	Ол
** ***P. pseudobetulinus*** (Pilát) Thorn, Kotir. et Niemelä	Sap	Ос
P. squamosus (Huds. : Fr.) Fr.	Sap	Ос
P. tubaeformis (P. Karst.) Ryvarden et Gilb.	Sap	Ол
P. varius Fr. [= *Polyporus leptocephalus* (Jacg. : Fr.) Fr.]	Sap	Б, Ос, И
Pycnoporus cinnabarinus (Jacq. : Fr.) P. Karst.	Sap	Б
*, ** *Rhodonia placenta* (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. et Schigel [= *Postia placenta* (Fr.) M.J. Larsen et Lombard]	Sap	Е

Skeletocutis amorpha (Fr. : Fr.) Kotl. et Pouzar	Sap	E, C
S. brevispora Niemelä	Sap	E
S. chrysella Niemelä	Sap	E
S. kuehneri A. David	Sap	E
*, ** *S. odora* (Sacc.) Ginns	Sap	E, Oc
S. papyracea A. David	Sap	E, C
*, ** *S. stellae* (Pilát) Jean Keller	Sap	E, C
S. subincarnata (Peck) Jean Keller	Sap	E
Trametes hirsuta (Wulfen : Fr.) Pilát	Sap	Б, Oc
T. ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarden	Sap	Б, Oc
T. pubescens (Schumach.: Fr.) Pilát	Sap	Б, Oc
** *T. suaveolens* (Fr.) Fr.	Sap	И, Oc
T. trogii Berk. [= *Funalia trogii* (Berk.) Bondartsev et Singer]	Sap	И, Oc
T. velutina (Fr.) G. Cunn.	Sap	Б
T. versicolor (L. : Fr.) Pilát	Sap	Б
Trichaptum abietinum (Pers.: Fr.) Ryvarden	Sap	E, C
T. fuscoviolaceum (J.C. Schmidt : Fr.) Kreisel	Sap	E
T. laricinum (P. Karst.) Ryvarden	Sap	E, Лц
T. pargamenum (Fr.) G. Cunn. [= *T. biforme* (Fr.) Ryvarden]	Sap	Б
Семейство *Xenasmataceae* (1)		
Phlebiella sulphurea (Pers. : Fr.) Ginns et Lefebvre [= *Xenasmatella vaga* (Fr.) Stalpers, *Trechispora vaga* (Fr.) Liberta]	Sap	И, E
Порядок *Russulales* (46)		
Семейство *Albatrellaceae* (2)		
** *Albatrellus confluens* (Alb. et Schwein. : Fr.) Kotl. et Pouzar	Sap	St
A. ovinus (Schaeff. : Fr.) Kotl. et Pouzar	Mr, Sap	E, Hu
Семейство *Amylostereaceae* (1)		
Amylostereum chailletii (Pers. : Fr.) Boidin	Sap	M
Семейство *Auriscalpiaceae* (1)		
Clavicorona pyxidata (Pers. : Fr.) Doty	Sap	Oc
Семейство *Bondarzewiaceae* (2)		
* ***Gloiodon strigosus*** (Schwein. : Fr.) P. Karst.	Pt, Sap	Oc
Heterobasidion parviporum Niemelä et Korhonen	Pt, Sap	E
Семейство *Hericiaceae* (2)		
Hericium cirrhatum (Pers.) Nikol. [= *Creolophus cirrhatus* (Pers. : Fr.) P. Karst.]	Sap	Б, Oc
** ***H. coralloides*** (Scop. : Fr.) Pers.	Sap	Б, Oc
Семейство *Lachnocladiaceae* (2)		
Dichostereum boreale Pouzar	Sap	E
Scytinostroma galactinum (Fr.) Donk	Sap	Б
Семейство *Peniophoraceae* (1)		
Peniophora septentrionalis Laurila	Sap	E
Семейство *Russulaceae* (30)		
Lactarius aurantiacus (Pers.) Gray	Mr	Б, (E)
L. camphoratus (Bull.) Fr.	Mr	E
L. deliciosus (L.) Gray	Mr	C
L. deterrimus Gröger	Mr	E
L. flexuosus var. *flexuosus* (Pers.) Gray	Mr	Б
L. glyciosmus (Fr.) Fr.	Mr	Б
L. helvus (Fr.) Fr.	Mr	E, C
L. lignyotus Fr.	Mr	E
L. necator (Bull.) Pers.	Mr	Б, E
L. pubescens (Fr.) Fr.	Mr	Б
L. resimus (Fr.) Fr.	Mr	Б
L. rufus (Scop.) Fr.	Mr	C, (E, Б)
L. scrobiculatus (Scop.) Fr.	Mr	E
L. torminosus (Schaeff.) Gray	Mr	Б
L. trivialis (Fr.) Fr.	Mr	Б, (C)
L. vietus (Fr.) Fr.	Mr	Б
Russula adusta (Pers.) Fr.	Mr	C, (E, Б)

Окончание табл. 2

R. aeruginea Fr.	Mr	Б, Е, (С)
R. claroflava Grove	Mr	Б
R. decolorans (Fr.) Fr.	Mr	Б, С
R. delica Fr.	Mr	Е, Ос, С
R. emetica var. *emetica* (Schaeff.) Pers.	Mr	Б, С
R. foetens (Pers.) Pers.	Mr	Б, Е, (С)
R. fragilis var. *fragilis* Fr.	Mr	Б
R. integra var. *integra* (L.) Fr.	Mr	Б, С
R. paludosa Britzelm.	Mr	С
R. puellaris Fr.	Mr	Е, (С)
R. vesca Fr.	Mr	Б, С
R. vinosa Lindblad	Mr	С, (Е, Б)
R. xerampelina (Schaeff.) Fr.	Mr	Б, С, Е
Семейство *Stereaceae* (6)		
*, ** *Chaetoderma luna* (Romell ex D.P. Rogers et H.S. Jacks.) Parmasto	Sap	С
Conferticium ochraceum (Fr. : Fr.) Hallenb.	Sap	Е, п.т.
Stereum hirsutum (Willd. : Fr.) Gray	Sap	Б, Ол
S. rugosum Pers. : Fr.	Sap	Б
S. sanguinolentum (Alb. et Schwein. : Fr.) Fr.	Pt, Sap	Е
S. subtomentosum Pouzar	Sap	Ол
Порядок *Thelephorales* (15)		
Семейство *Bankeraceae* (5)		
** *Bankera fuligineoalba* (J.C. Schmidt : Fr.) Pouzar	Mr	С
Hydnellum aurantiacum (Batsch. : Fr.) P. Karst.	Mr	С
H. ferrugineum (Fr. : Fr.) P. Karst.	Mr	Е, С
** *H. suaveolens* (Scop. : Fr.) P. Karst.	Mr	Е, С
Phellodon tomentosus (L. : Fr.) Banker	Mr	Е, С
Семейство *Thelephoraceae* (10)		
Pseudotomentella mucidula (P. Karst.) Svrček	Sap	Е
Thelephora terrestris Ehrh. : Fr.	Mr, Pt	Е
Tomentella bryophila (Pers.) M.J. Larsen	Sap	И
T. cinerascens (P. Karst.) Höhn. et Litsch.	Sap	Е
T. lapida (Pers.) Stalpers	Sap	Е
T. radiosa (P. Karst.) Rick	Sap	Е
T. stuposa (Link) Stalpers	Sap	Е
T. subclavigera Litsch.	Sap	Е
T. sublilacina (Ellis et Holw.) Wakef.	Sap	Е
T. terrestris (Berk. et Broome) M.J. Larsen	Sap	Е
Порядок *Trechisporales* (3)		
Семейство *Hydnodontiaceae* (3)		
Sistotremastrum niveocremeum (Höhn. et Litsch.) J. Erikss.	Sap	Е
* *S. suecicum* Litsch. ex J. Erikss.	Sap	С
Trechispora mollusca (Pers. : Fr.) Liberta	Sap	Е
Incertae sedis (2)		
Resinicium bicolor (Alb. et Schwein. : Fr.) Parmasto	Sap	Е, Ос
R. furfuraceum (Bres.) Parmasto	Sap	Е, С

Примечание. Статус вида: ***жирным*** шрифтом выделены виды, внесенные в Красную книгу Республики Карелия (2007); * – индикаторные виды для старых хвойных лесов (Kotiranta, Niemelä, 1996), ** – индикаторные и специализированные виды (Выявление …, 2009). Субстрат: Б – береза, Е – ель, И – ива, Лц – лиственница, М – можжевельник, Ол – ольха, Ос – осина, п.т. – на плодовом теле гриба, Р – рябина, С – сосна; субстрат: Fd – опад, Hu – гумус, Le – валежная древесина, Ms – мох, St – подстилка. Трофическая группа: Pf – факультативный патоген, Pt – патоген, Mr – микоризный, Sap – сапротроф.

ЛИТЕРАТУРА

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / Отв. ред. Л. Андерсон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб., 2009. С. 139–218.

Гарибова Л. В. Грибы. Более 100 видов съедобных, условно съедобных и ядовитых грибов. М., 2004. 352 с.

Денисова Н. П. Лечебные свойства грибов. СПб., 1998. 59 с.

Заводовский П. Г. Афиллофороидные грибы в лесных экосистемах биогеографической провинции Karelia pudogensis (KP) // Грибы в природных и антро-

погенных экосистемах. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2005 г.). Т. 1. СПб., 2005. С. 200–203.

Заводовский П. Г. Афиллофороидные грибы в лесных экосистемах Водлозерья: Дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 318 с.

Коткова (Лосицкая) В. М., Бондарцева М. А., Крутов В. И. Афиллофороидные грибы // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. С. 119–126.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крутов В. И., Коткова В. М., Руоколайнен А. В., Заводовский П. Г. Предварительные результаты изучения биоты афиллофороидных грибов Национального парка «Водлозерский» // Водлозерские чтения: Естественнонаучные и гуманитарные основы природной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера: Матер. науч.-практ. конф. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. С. 118–124.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Об использовании афиллофороидных грибов в качестве биоиндикаторов состояния лесных экосистем при создании ООПТ // Особо охраняемые природные территории в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: Матер. Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием (Петрозаводск, 1–3 июня 2011 г.). Петрозаводск, 2011. С. 163–167.

Переведенцева Л. Г. Лекарственные грибы Пермского края. Пермь: ООО «Проектное бюро “Рейкьявик”», 2011. 146 с.

Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В. Грибы // Материалы инвентаризации природных комплексов и природоохранная оценка территории «Чукозеро». Петрозаводск, 2007. С. 51–58, 116–128.

Предтеченская О. О. Агариковые грибы заповедников и национальных парков Республики Карелия // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г.). Ч. 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 143–145.

Предтеченская О. О. Шляпочные грибы Национального парка «Водлозерский» // Водлозерские чтения: Естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера: Матер. науч.-практ. конф. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. С. 124–128.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы НП «Водлозерский» // Современная микология в России. Тез. докл. первого съезда микологов России. М., 2002. С. 118–119.

Руоколайнен А. В. Видовое разнообразие афиллофоровых грибов НП «Водлозерский» // Тез. Междунар. молод. конф. «Экология 2003» (Архангельск, 17–19 июня 2003 г.). Архангельск, 2003. С. 205–206.

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск, 2000. 312 с.

Index Fungorum. CABI Database. URL: http://www.indexfungorum.org, 2014 (дата обращения: 21 февраля 2014).

Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset käävät Suomessa. Tonien, uudistettu painos. Helsinki: S. Y. E., 1996. 184 p.

Mela A. J. Suomen Kasvio. Ed. V / Toim. A. K. Cajander (Suomalaisen kirjallisuden seuran toimitursia 53, III). Helsingissä, 1906. X + 764 p. + 1 map.

Niemelä T., Kinnunen J., Lindgren M. et al. Novelties and records of poroid Basidiomycetes in Finland and adjacent Russia // Karstenia. 2001. Vol. 41. P. 1–21.

Red Data Book of East Fennoscandia / Kotiranta H., Uotila P., Sulkala S., Peltonen S.-L. (eds.). Helsinki, 1998. 351 p.

Siitonen J., Penttilä R., Kotiranta H. Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia // Ecol. Bull. 2001. Vol. 49. P. 231–242.

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ: РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Т. А. Семенова [1], А. В. Кураков [2]

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, tashino@mail.ru
[2] Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Биологический факультет, kurakov57@mail.ru

Видовое разнообразие экосистем – важнейшая характеристика, определяющая их устойчивость и эволюцию. В лесных экосистемах обитают разнообразные в таксономическом и трофическом отношении микроскопические мицелиальные грибы. Они обладают широким набором внеклеточных ферментов, образуют разнообразные кислоты, антибиотики, токсины, фитогормоны, сидерофоры, газообразные соединения, пигменты. Установлено их участие в гумусообразовании, проявлениях токсикоза почв, формировании водопрочной структуры, иммобилизации и мобилизации питательных элементов, разрушении минералов, подзолообразовании, модификации других физико-химических и биологических свойств почв. У грибов ключевая роль в биосфере как организмов-редуцентов, деструкция органических веществ и тем самым поддержание круговорота биофильных элементов (Мирчинк, 1988; Кураков, 2011). Поэтому знания о видовом разнообразии микромицетов являются необходимыми для понимания особенностей функционирования биоценозов.

Природный комплекс Центрально-Лесного заповедника (ЦЛГПБЗ) является эталоном первичного биогеоценотического покрова обширной области моренного рельефа центральной части Русской равнины. Это единственные в Европе южнотаежные ельники, не затронутые рубками. Характер рельефа при слабой водопроницаемости почвообразующих пород и периодически избыточном атмосферном увлажнении, наряду с другими факторами, способствуют тому, что на территории заповедника господствуют не зональные хвойно-широколиственные леса, а еловые леса южно-таежного типа, в сочетании с хвойно-широколиственными лесами и фрагментами широколиственных лесов. Ельники занимают доминирующее положение (47 % площади), а около 40 % лесов – березняки и осинники, возникшие в результате вторичных сукцессий. На верховых болотах произрастают сосняки сфагновые и кустарничковые. Долины рек и ручьев, а также ложбины временных водотоков заняты лесами травяно-болотной группы ассоциаций. Структура почвенного покрова заповедника характеризуется разнообразными почвенными комбинациями, приуроченными к определенным типам леса (Строганова и др., 1979; Регуляторная роль…, 2002). Его богатство определяется пестротой и неоднородностью четвертичных отложений по гранулометрическому составу, наличию обломков карбонатных пород, многочленностью, разнообразием элементов мезорельефа и, соответственно, широким спектром лесов со сложным парцеллярным строением. На структуру почвенного покрова существенно влияет явление ветровальности, приводящее к перемешиванию верхних горизонтов почвы, обогащению их органическим веществом и формированию специфического микрорельефа (http://www.clgz.ru).

Изучение микобиоты Центрально-Лесного заповедника (Тверская область) было начато в 1939–1940 гг. (Частухин, Николаевская, 1969). Их работа, как и последующих исследователей, была направлена преимущественно на выявление разнообразия и роли важной группы дереворазрушающих грибов в лесных экосистемах

заповедника (Бондарцева, 1986; Стороженко, 2007; Винер, 2012; Коткова, 2012, 2014). К настоящему времени список аффилофоровых видов, обнаруженных на территории заповедника, включает около 200 видов. Значительно хуже обследована территория ЦЛГПБЗ в отношении агарикоидных и микроскопических грибов. До последнего десятилетия только в работе В. Я. Частухина и М. А. Николаевской (1969) можно было найти сведения о видовом составе этих грибов в заповеднике, причем в основном в разлагающихся растительных остатках, и поэтому число выявленных ими таксонов было небольшим – около сотни видов. В настоящем сообщении представлены недавние исследования авторов по изучению состава микромицетов в экосистемах заповедника (Терехова и др., 1998; Терехова, Семенова, 1999; Семенова, 2002; Давыдова, Кураков, 2005; Кураков и др., 2005; Рахлеева и др., 2011; Семенова, Рахлеева, 2012).

Целью данной работы была характеристика видового богатства и структуры биоты микроскопических грибов в почвах, разлагающихся растительных остатках и на поверхности растений, характерных для экосистем южной тайги Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника.

Материалы и методы

Исследования микобиоты проводили с 1997 по 2014 гг. на территории Центрально-Лесного заповедника (Тверская область, Нелидовский район), расположенного в подзоне южной тайги. Образцы почв, растительных субстратов и живых растений отбирали в различных экосистемах – ельниках кисличном, сфагновом, черничном, кислично-неморальном, черноольшанике травяно-болотном, ельнике бореальном, смешанных лесах разного возраста и на косимом лугу. Для выявления максимально возможного числа видов в работе использовали характерные для этой зоны почвы – верховую торфяно-глеевую, оторфованную белоподзолистую, дерново-палево-подзолистую, бурозем, торфяно-низинную, торфяно-подзолисто-глеевую и палево-подзолистую. Для исследования отбирали органогенные и минеральные почвенные горизонты.

Микромицеты в биогеоценозах, формирующихся в южной тайге при выведении земель из сельскохозяйственного использования, изучали во вторичной сукцессии от исходных агроценозов косимый луг и монокультура картофеля. Площадки для отбора образцов располагались на: 1) картофельном поле, удобряемом навозом (ежегодно осенью – 10–15 т/га), 2) косимом разнотравном лугу, который используется в этом качестве 70–80 лет (раннее была пашня), 3) молодым лесом (береза, ольха, ива, ель), формирующимся с начала 1990 гг. по ранее длительно косимом лугу, 4) смешанном лесу (береза, ольха, ель, клен), возраст которого около 70 лет (ранее на этом месте было поле) и 5) зрелом ельнике-кисличнике (100–120 лет). Биоценозы расположены в непосредственной близости друг от друга, максимальное расстояние между ними не более 5 км. Отбор образцов листьев доминирующих растений и дерново-подзолистой почвы (подстилки и верхнего гумусового) проводили в пятикратной повторности в течение трех вегетационных сезонов. В полевых условиях методом нейлоновых мешочков была оценена интенсивность деструкции целлюлозы (фильтровальной бумаги) и растительных субстратов (хвои и листьев древесных растений, листьев и стеблей трав, доминирующих видов в каждом биоценозе) в почвах в течение вегетационного сезона (3,5 месяца).

Микобиоту почв с разным гидроморфным режимом изучали в двух различающихся по растительности и почвенным условиям участках – ельнике неморальном зеленчуково-кисличном (почва – бурозем) и ельнике бореальном сфагново-зеленомошно-черничном (белоподзолистая почва). Почвы бореального ельника испытывают длительное переувлажнение в весенне-осенний период, имеют мощную (до 15 см) подстилку и оподзоленный горизонт. В буроземах ельника неморального практически отсутствовал оподзоленный горизонт вследствие преобладания бокового внутрипочвенного стока и отсутствию застоя влаги.

Особенности структуры сообществ микромицетов в разлагающихся растительных остатках изучали в различных типах ельников (сфагновом, травяно-болотном, зеленомошном, черничном, неморальном) с разным гидрологическим режимом почв. В верхние горизонты подстилки были помещены сетчатые пластиковые мешочки с разными субстратами (листовым опадом, хвоей, древесиной стволов (10 × 5 × 2 см), корой и веточками ели, сфагнумом). Отбор образцов проводили 2–3 раза в вегетационные сезоны в течение 3-х лет.

Для исследований микобиоты валежа ели на разных по возрасту ветровальных (1996, 1987,

1960 гг. и ветровал возрастом более 100 лет) участках отбирали пробы из нескольких стволов, как лежащих на почве (нижние), так и расположенных поверх других упавших стволов и не соприкасающихся с почвой (верхние). Для исследования микобиоты пробы древесины отбирались по всей толще ствола с последующей стерилизацией обжигом в лабораторных условиях.

Отбор почвенных проб (подстилку и верхние минеральные горизонты), растительных остатков (листьев, древесных субстратов, валежа) и живых растений (листьев, хвои, мхов, трав) проводили в 5 точках в каждом биотопе на экспериментальных площадках. Видовой состав и структуру микобиоты в биоценозах изучали методом посева водных разведений образцов на питательные и селективные среды (Чапека, Гетчинсона) с добавлением антибиотиков широкого спектра действия для подавления роста бактерий (Звягинцев, 1991). В большинстве опытов использовали свежеотобранные образцы или хранившиеся при 5 °С в течение не более 2–3 суток. Повторность чашек Петри в посевах – трех-, пятикратная в случае посева из отдельных образцов и десятикратная при использовании смешанных образцов.

Видовую идентификацию чистых культур грибов проводили по общепринятым определителям на основе культурально-морфологических признаков на рекомендуемых средах (Rifai, 1969; Ellis, 1971; Gams, 1971; Hoog, 1972; Халабуда, 1973; Милько, 1974; Pitt, 1979; Sutton, 1980; Arx, 1981; Domsch, Gams, 1993). Для ряда сложно идентифицируемых культур и представленных стерильными формами определяли видовую принадлежность на основе ПЦР амплификации с последующим сиквенсом амплификонов и анализом сиквенсов (GenBank Data system: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST) в Федеральном Биотехнологическом Центре (Брауншвейг, Германия). Современное таксономическое положение видов дано по базам данных: The MycoBank Fungal databases (http:/www.mycobank.org) и GABI Bioscience Databases Index Fungorum (indexfungorum.org). Названия телеоморфных стадий приведены для тех видов, которые формировали их при культивировании, для остальных видов из отдела Ascomycota приведены названия анаморфной стадии.

Представленность видов оценивали по показателям пространственной частоты встречаемости и относительного обилия видов. Для анализа видового разнообразия использовали индексы разнообразия Шеннона, выравненности Пиелу и коэффициенты сходства видового состава Серенсена (Мирчинк, 1988; Мегарран, 1992; Кураков, 2001).

Результаты

Видовое разнообразие микроскопических грибов в южной тайге

Изучена численность, видовой состав и пространственное распределение микроскопических грибов в разных компонентах биогеоценозов (почвы, живые растения и растительные остатки) южной тайги Центрально-Лесного заповедника, включая фитоценозы, формирующиеся при вторичной сукцессии при выведении земель из сельскохозяйственного использования, прослежена сукцессия микромицетов в разлагающихся растительных субстратах, валеже ели. Многолетний характер работы и широкий охват объектов, характерных для экосистем южной тайги, позволил охарактеризовать видовое разнообразие микромицетов этой природной зоны в Европейской части России.

В проведенных посевах было просмотрено не менее трех десятков тысяч колоний на средах и более 2000 изолятов выделено в чистые культуры для идентификации.

Почвообитающие, эпифитные и встречающиеся в разлагающейся древесине валежа микромицеты этой зоны относятся к 236 видам из 96 родов (табл. 1). Их распределение по крупным таксонам следующее: отдел *Zygomycota* – 24 вида из 5 родов, что составляет 10,2 % от общего числа видов; отдел *Ascomycota* – 210 видов из 89 родов (89 %); отдел *Basidiomycota* – 2 вида (0,8 %).

Отдел *Zygomycota* (подотдел *Mucoromycotina*) наиболее широко представлен видами из родов *Mortierella* и *Mucor*, 10 и 7 видов, соответственно. По высокой частоте встречаемости и обилию доминирующее положение занимали виды из рода *Umbelopsis – U. isabellina; U. ramanniana*, ранее относимые к роду *Mortierella.*

Отдел *Basidiomycota*, выявленный в посевах, представлен двумя видами: *Athelia rolfsii* и *Thanatephorus cucumeris*, являющимися потенциальными патогенами растений.

Большая часть обнаруженных видов грибов относится к отделу *Ascomycota*, преимущественно представлены анаморфными стадиями, телеоморфная стадия отмечена у видов из родов *Chaetomium, Emericella, Talaromyces* и ряда других. Самый обширный по богатству видов род –

Penicillium – 47 анаморфных видов и 14 телеоморфных (*Talaromyces*). Следующими по видовому богатству идут грибы, выявленные также в анаморфной форме, из родов *Aspergillus* и *Trichoderma* (по 11 видов), *Acremonium* (9 видов), при этом представители родов *Acremonium* и *Trichoderma* имели высокую частоту встречаемости и обилие во многих биотопах, тогда как виды рода *Aspergillus* отмечались, как правило, единично. Остальные роды аскомицетных грибов были представлены небольшим количеством видов.

К наиболее распространенным видам, доминирующим по пространственной частоте встречаемости и обилию в южнотаежных биотопах заповедника, относятся *Acremonium charticola, Aureobasidium pullulans, Cladosporium cladosporioides, Clonostachys rosea, Mucor hiemalis, Penicillium aurantiogriseum, P. brevicompactum, P. citreonigrum, P. janczewski, P. spinulosum, P. thomii, Pseudogymnoascus pannorum, Talaromyces funiculosus, Trichoderma polysporum, T. viride, Umbelopsis ramanniana, U. vinacea.*

Таблица 1

СПИСОК ВИДОВ МИКРОМИЦЕТОВ, ОБНАРУЖЕННЫХ В РАЗЛИЧНЫХ КОМПОНЕНТАХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЦЛГПБЗ (1997–2014 ГГ.)

Вид	Поверхность растений	Подстилка	Минеральные и торфяные горизонты
Acremonium charticola (Lindau) W. Gams		+	
A. curvulum W. Gams			+
A. domschii W. Gams		+	
A. furcatum Moreau & R. Moreau ex Gams	+	+	+
A. fusidioides (Nicot) W. Gams		+	
A. incoloratum (Sukapure & Thirum.) W. Gams		+	
A. potronii Vuill.		+	
A. roseolum (G. Sm.) W. Gams			+
A. zonatum (Sawada) W. Gams			+
Acrostalagmus luteoalbus (Link) Zare, W. Gams & Schroers	+	+	+
Actinomucor elegans (Eidam) C.R. Benj. & Hesselt.	+	+	
Alternaria alternata (Fr.) Keissl.	+	+	
Aphanocladium album (Preuss) W. Gams		+	+
Arthrinium phaeospermum (Corda) M.B. Ellis		+	
Aspergillus awamori Nakaz.			+
A. candidus Link		+	
A. clavatus Desm.		+	
A. flavus Link		+	+
A. fumigatus Fresen.	+	+	+
A. nidulans (Eidam) G. Winter		+	+
A. niger Tiegh.	+		+
A. tamarii Kita		+	
A. ustus (Bainier) Thom & Church	+	+	+
A. versicolor (Vuill.) Tirab.		+	
A. wentii Wehmer		+	
Athelia rolfsii (Curzi) C.C. Tu & Kimbr.	+	+	+
Aureobasidium pullulans (de Bary) G. Arnaud	+	+	+
Beauveria bassiana (Bals.-Criv.) Vuill.		+	
B. felina (DC.) J.W. Carmich.		+	
Bionectria solani (Reinke & Berthold) Schroers	+		+
Boeremia exigua (Desm.) Aveskamp, Gruyter & Verkley	+	+	
Botrytis cinerea Pers.	+	+	
Cadophora fastigiata Lagerb. & Melin	+	+	+
C. gregata (Allington & D.W. Chamb.) T.C. Harr. & McNew		+	+
C. malorum (Kidd & Beaumont) W. Gams		+	+
C. melinii Nannf.		+	+
Candida tropicalis (Castell.) Berkhout	+	+	

Cephalotrichum stemonitis (Pers.) Nees	+	+	+
Chaetomium elatum Kunze		+	
C. globosum Kunze		+	
Chaetosphaeria inaequalis (Grove ex Berl. & Voglino) W. Gams & Hol.-Jech.		+	+
C. vermicularioides (Sacc. & Roum.) W. Gams & Hol.-Jech.		+	
Chalara cylindrosperma (Corda) S. Hughes		+	
Chrysosporium merdarium (Ehrenb.) J.W. Carmich.		+	+
Cladophialophora chaetospira (Grove) Crous & Arzanlou		+	+
Cladosporium cladosporioides (Fresen.) G.A. de Vries	+	+	+
C. herbarum (Pers.) Link	+	+	
C. oxysporum Berk. & M.A. Curtis	+	+	
C. sphaerospermum Penz.	+	+	
Clonostachys rosea (Link) Schroers, Samuels, Seifert & W. Gams	+	+	+
Cordyceps militaris (L.) Fr.		+	
Cosmospora arxii (W. Gams) Gräfenhan & Schroers		+	
C. butyri (J.F.H. Beyma) Gräfenhan, Seifert & Schroers		+	
Cylindrocarpon didymum (Harting) Wollenw.		+	+
Davidiella macrocarpa Crous, K. Schub. & U. Braun	+	+	
Dendrodochium sp.		+	
Dicoccum minutissimum Corda	+	+	
Elaphocordyceps subsessilis (Petch) G.H. Sung, J.M. Sung & Spatafora		+	+
Exophiala jeanselmei (Langeron) McGinnis & A.A. Padhye		+	
E. salmonis J.W. Carmich.		+	+
Fusariella hughesii Chab.-Frydm.			+
Fusarium incarnatum (Desm.) Sacc.		+	+
F. lactis Pirotta		+	
F. oxysporum Schltdl.	+	+	+
F. poae (Peck) Wollenw.	+	+	
Geotrichum candidum Link		+	+
Gibberella avenacea R.J. Cook		+	
G. fujikuroi (Sawada) Wollenw.		+	
G. gordonii C. Booth		+	+
Gilmaniella humicola G.L. Barron		+	
Gliocladium flavofuscum J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster		+	+
Gliomastix cerealis (P. Karst.) C.H. Dickinson		+	
G. murorum (Corda) S. Hughes		+	+
G. roseogrisea (S.B. Saksena) Summerb.		+	+
Haematonectria haematococca (Berk. & Broome) Samuels & Rossman	+	+	
Haplografium state of Hyaloschupha dematiicola (Berk. & Broome) Nannf.		+	
Helicoma sp.		+	
Humicola fuscoatra Traaen		+	
H. grisea Traaen		+	+
Hyphopichia burtonii (Boidin, Pignal, Lehodey, Vey & Abad.) Arx &Van der Walt	+	+	
Ilyonectria radicicola (Gerlach & L. Nilsson) P. Chaverri & C. Salgado		+	+
Isaria farinosa (Holmsk.) Fr.		+	
Khuskia oryzae H.J. Huds.		+	+
Lecanicillium fungicola (Preuss) Zare & W. Gams	+	+	
L. lecanii (Zimm.) Zare & W. Gams	+	+	+
Memnoniella echinata (Rivolta) Galloway		+	
Metacordyceps chlamydosporia (Evans) G. Sung, J. Sung, Hywel-Jones & Spat.	+	+	
Microascus brevicaulis S.P. Abbott			+
Monilia geophila Oudem.		+	+
Monocillium dimorphosporum W. Gams		+	
Monodictys putredinis (Wallr.) S. Hughes		+	
Monographella nivalis (Schaffnit) E. Müll.		+	
Mortierella chlamydospora (Chesters) Plaäts-Nit.		+	
M. globulifera O. Rostr.		+	

M. humilis Linnem. ex W. Gams		+	
M. macrocystis W. Gams		+	
M. oligospora Björl.		+	
M. ovalispora Chalab.		+	
M. stylospora Dixon-Stew.		+	
M. turficola Y. Ling		+	
M. verticillata Linnem.		+	+
M. zonata Linnem. ex W. Gams		+	+
Mucor circinelloides Tiegh.	+	+	
M. genevensis Lendn.		+	
M. hiemalis Wehmer	+	+	+
M. moelleri (Vuill.) Lendn.		+	+
M. mucedo Fresen.		+	
M. plumbeus Bonord.		+	
M. racemosus f. sphaerosporus (Hagem) Schipper		+	
Myrmecridium schulzeri (Sacc.) Arzanlou, W. Gams & Crous		+	+
Myrothecium verrucaria (Alb. & Schwein.) Ditmar			+
Nalanthamala vermoesenii (Biourge) Schroers		+	
Nectria pallida Ellis & Everh.	+	+	+
Neonectria galligena (Bres.) Rossman & Samuels		+	
Oidiodendron flavum Svilv.		+	
O. griseum Robak	+	+	+
O. rhodogenum Robak		+	
O. tenuissimum (Peck) S. Hughes		+	
Paecilomyces carneus (Duché & R. Heim) A.H.S. Br. & G. Sm.		+	+
P. marquandii (Massee) S. Hughes		+	
P. variotii Bainier	+	+	+
Papulospora sp.		+	+
Penicillium aurantiogriseum Dierckx	+	+	+
P. brevicompactum Dierckx		+	+
P. camemberti Thom		+	
P. canescens Sopp		+	+
P. chrysogenum var. chrysogenum Thom			+
P. chrysogenum Thom		+	+
P. citreonigrum Dierckx		+	+
P. citrinum Thom		+	
P. commune Thom			+
P. corylophilum Dierckx		+	+
P. daleae K.M. Zalessky		+	
P. decumbens Thom		+	+
P. dierckxii Biourge		+	+
P. diversum Raper & Fennell	+	+	+
P. echinulatum Raper & Thom ex Fassatiova		+	
P. expansum Link		+	
P. glabrum (Wehmer) Westling	+	+	+
P. glaucoalbidum (Desm.) Houbraken & Samson	+	+	+
P. granulatum Bainier		+	
P. griseofulvum Dierckx		+	
P. herquei Bainier & Sartory		+	
P. hirsutum Dierckx		+	
P. humuli J.F.H. Beyma		+	
P. implicatum Biourge		+	
P. janczewskii K.M. Zalessky	+	+	+
P. jensenii K.M. Zalessky		+	
P. lanosum Westling		+	
P. lineatum Pitt		+	

P. lividum Westling		+	
P. melinii Thom		+	
P. miczynskii K.M. Zalessky		+	
P. montanense M. Chr. & Backus		+	
P. olsonii Bainier & Sartory		+	
P. oxalicum Currie & Thom		+	
P. purpurascens (Sopp) Biourge		+	
P. raistrickii G. Sm.		+	
P. restrictum J.C. Gilman & E.V. Abbott		+	+
P. roqueforti Thom		+	
P. sclerotiorum J.F.H. Beyma		+	
P. simplicissimum (Oudem.) Thom		+	+
P. solitum Westling	+	+	
P. spinulosum Thom	+	+	+
P. thomii Maire	+	+	+
P. velutinum J.F.H. Beyma		+	
P. verrucosum Dierckx		+	+
P. vulpinum (Cooke & Massee) Seifert & Samson		+	+
P. waksmanii K.M. Zalessky	+	+	+
Pestalotia sp.	+	+	
Phialophora alba J.F.H. Beyma		+	
P. atrovirens (J.F.H. Beyma) Schol-Schwarz		+	
P. cyclaminis J.F.H. Beyma	+	+	+
Phoma complanata (Tode) Desm.	+		
P. eupyrena Sacc.	+	+	+
P. glomerata (Corda) Wollenw. & Hochapfel	+	+	
P. macrostoma Mont.	+	+	
P. medicaginis Malbr. & Roum.	+	+	
P. pinodella (L.K. Jones) Morgan-Jones & K.B. Burch	+	+	
Pleurostomophora richardsiae (Nannf.) L. Mostert, W. Gams & Crous		+	+
Porosphaerella cordanophora E. Müll. & Samuels		+	
Pseudogymnoascus carnis (F.T. Brooks & Hansf.) Minnis & D.L. Lindner		+	+
P. pannorum (Link) Minnis & D.L. Lindner	+	+	+
Purpureocillium lilacinum (Thom) Luangsa-ard, Houbr., Hywel-Jones & Samson	+	+	+
Pyrenochaeta cava (Schulzer) Gruyter, Aveskamp & Verkley	+		
Radulidium subulatum (de Hoog) Arzanlou, W. Gams & Crous	+	+	+
Rhinocephalum chochrjakovii Kamyschko		+	
Rhinocladium sporotrichoides Kamyschko		+	
Rhizomucor pusillus (Lindt) Schipper		+	
Sagenomella humicola (Onions & G.L. Barron) W. Gams		+	
Sarocladium bactrocephalum (W. Gams) Summerb.		+	
S. kiliense (Grütz) Summerb.		+	+
S. strictum (W. Gams) Summerb.		+	
Scolecobasidium constrictum E.V. Abbott		+	
Scopulariopsis acremonium (Delacr.) Vuill.		+	+
S. brumptii Salv.-Duval			+
Sepedonium sp.			+
Septonema secedens Corda		+	+
Sphaerostilbella aureonitens (Tul. & C. Tul.) Seifert, Samuels & W. Gams		+	+
Sporothrix schenckii Hektoen & C.F. Perkins		+	+
Stachybotrys cylindrospora C.N. Jensen			+
Taifanglania inflata (Burnside) Z.Q. Liang, Y.F. Han & H.L. Chu		+	+
Talaromyces duclauxii (Delacr.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert		+	+
T. flavus (Klöcker) Stolk & Samson		+	+
T. funiculosus (Thom) Samson, Yilmaz, Frisvad & Seifert	+	+	+
T. islandicus (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert		+	
T. luteus C.R. Benj.		+	+
T. minioluteus (Dierckx) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert		+	+

Окончание табл. 1

T. piceae Samson, Yilmaz, Houbraken, Spierenburg et al.		+	
T. pinophilus (Hedgc.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	+	+	
T. purpureogenus Samson, Yilmaz, Houbr., Spierenberg et al.		+	
T. rugulosus (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert		+	+
T. stipitatus C.R. Benj.	+	+	+
T. variabilis (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	+	+	+
T. verruculosus (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert		+	+
T. wortmannii C.R. Benj		+	
Thanatephorus cucumeris (A.B. Frank) Donk	+	+	
Tilachlidium microsporum Kamyschko		+	
Trichoderma atroviride P. Karst.		+	+
T. aureoviride Rifai		+	+
T. fasciculatum Bissett		+	+
T. hamatum (Bonord.) Bainier	+	+	+
T. harzianum Rifai	+	+	+
T. koningii Oudem.	+	+	+
T. longibrachiatum Rifai		+	+
T. piluliferum J. Webster & Rifai	+	+	+
T. polysporum (Link) Rifai		+	+
T. virens (J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster) Arx		+	+
T. viride Pers.	+	+	+
Trichosporiella cerebriformis (G.A. de Vries & Kleine-Natrop) W. Gams		+	+
Trichothecium roseum (Pers.) Link		+	+
Umbelopsis isabellina (Oudem.) W. Gams	+	+	+
U. ramanniana (Möller) W. Gams	+	+	+
U. vinacea (Dixon-Stew.) Arx	+	+	+
Volutella sp.		+	
Zygodesmus fuscus Corda		+	
Общее число видов – 236	68 видов	220 видов	115 видов
Родов – 96	38 родов	89 родов	57 родов

Максимальное количество видов микромицетов (220) выявлено в подстилке, в минеральных горизонтах видов обнаружено значительно меньше (115), на живых растениях – 66 видов. Большее количество видов, выявленных в подстилках, связано с более тщательным исследованием растительных субстратов в связи с проведением серии полевых экспериментов по их разложению.

Численность КОЕ микромицетов на поверхности живых травянистых и древесных растений значительно отличалась в зависимости от субстрата: самые низкие значения отмечены на свежей древесине еловых стволов и толстой коре (до 2–4 тыс. КОЕ/г субстрата); на свежих листовом опаде и еловой хвое численность микромицетов составляла около одной-двух тысяч КОЕ/г, соответственно. Очень высокая численность микроскопических грибов была отмечена на тонких веточках ели (до 530 тыс. КОЕ/г субстрата), что, вероятно, связано с развитием на них лишайников. Количество микромицетов на поверхности травянистых растений могло достигать нескольких десятков-сотен тысяч КОЕ/г.

На поверхности живых травянистых растений, хвои, листьев видовой состав был сходным, в большинстве биотопов доминировали виды из родов *Cladosporium* (*C. cladosporioides; C. herbarum*), *Phoma* (*P. eupirena*), *Penicillium* (*P. aurantiogriseum, P. spinulosum, P. thomii*), *Aureobasidium* ***pullulans, Alternaria alternata, Botrytis cinerea***. Ряд из них (*Alternaria* ***alternata, Botrytis cinerea,*** *Phoma eupirena*) являются потенциальными патогенами растений. Высокая численность грибов на тонких ветках с лишайниками и травянистых растениях обусловлена массовым развитием *Aureobasidium pullulans* и *Cladosporium cladosporioides* соответственно.

Максимальная численность микроскопических грибов была отмечены в подстилках. Их количество в весенние и осенние сезоны достигало 1–2 млн КОЕ/г, значительно снижаясь в летние месяцы (3–60 тыс. КОЕ/г почвы), по-видимому, изза высыхания. В подстилках широко представлены почти все основные группы почвенных грибов: с высокой частотой встречаемости и обилием обнаружены представители родов *Penicillium* (*P. aurantiogriseum, P. brevicompactum, P. citrinum, P. citreonigrum, P. janczewski, P. montanense, P. spinulosum, P. thomii* и ряд других), *Trichoderma* (*T. polysporum, T. hamatum, T. koningii, T. viride*),

Acremonium (*A. charticola, A. kiliense*), *Mucor* (*M. hiemalis, M. circinelloides, M. plumbius*), *Mortierella* (*M. turficola, M. stilospora*), *Umbelopsis* (*U. ramanniana, U. vinacea*), *Phoma* (*P. eupirena, P. glomerata*), *Aureobasidium pullulans, Cladosporium herbarum, C. cladosporioides, Clonostachys rosea, Pseudogymnoascus pannorum, Talaromyces funiculosus* и другие. Среди них довольно высока доля быстрорастущих микромицетов, использующих легкодоступные органические вещества.

Численность КОЕ микромицетов в минеральных горизонтах почв также варьировала в зависимости от сезона. Максимальных значений она достигала в весенне-осенние периоды (118–897 тыс. КОЕ/г почвы), минимальные значения были отмечены в летние периоды (4–79 тыс. КОЕ/г почвы). Наибольшее количество видов выделяли в осенние сроки наблюдений, минимальное – летом. Распределение грибов по почвенным горизонтам для большинства почв было классическим – с убыванием числа видов и обилия вниз по профилю (табл. 2). При этом в верхних горизонтах почв, лежащих под подстилкой, численность и видовое разнообразие микромицетов сопоставимо с таковым в подстилках и может быть выше. В нижних минеральных горизонтах микромицеты встречаются единично. Видовой состав микобиоты минеральных горизонтов почв представлен видами родов *Penicillium* (*P. aurantiogriseum, P. brevicompactum, P. citreonigrum, P. janczewski, P. thomii* и др.), *Trichoderma* (*T. polysporum, T. viride*), *Umbelopsis* (*U. ramanniana, U. vinacea*), *Cadophora* (*C. gregata, C. malorum*), *Aureobasidium pullulans, Cladosporium herbarum, C. cladosporioides, Clonostachys rosea, Pseudogymnoascus pannorum, Chrysosporium merdarium.*

Таблица 2

СТРУКТУРА БИОТЫ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ В ТОРФЯНО-ГЛЕЕВОЙ И ПАЛЕВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВАХ (обилие, %)

Вид	Торфяно-глеевая почва					Палево-подзолистая почва						
Горизонт почвы	T2	H	Eih	Eih	II BDG	L	F	H	AE	E	II EBD	II BD
Alternaria alternata				50				5,6				
Aureobasidium pullulans							4,4	5,6	33,6	14,5		
Beauveria sp.	2,8								1,7			
Cladosporium cladosporioides		1,3	12,6	50	100	16,1	1,7		20,3		87,3	
Cosmospora butyri												100
Elaphocordyceps subsessilis		2,6										
Fusarium sp.						3,2						
Mucor circinelloides			12,6									
M. plumbeus									1,7			
Oidiodendron griseum	11,2		24,8							71		
Penicillium janczewskii		22,4				12,3	11,3	22	1,7			
P. miczynskii						0,7						
P. spinulosum	16,6	13,2										
P. thomii		2,6					1,7					
P. sp.	5,6					12,9	36,5	34,4	5,1			
Phoma sp.						3,2			3,5			
Talaromyces duclauxi									22,1			
T. funiculosus			24,8									
Trichoderma atroviride											12,7	
T. koningii		3,9						5,6	3,5			
T. polysporum	36,1	1,3	12,6			9			1,7			
T. viride	8,3	6,5					4,4	6,7	1,7			
Umbelopsis vinacea	2,8	39,7				18,1	36,5	11	1,7			
Verticillium sp.	16,6					11,6	3,5	7,4		14,5		
Стерильный мицелий								1,7				
Не идентифицирован		6,5	12,6			12,9			1,7			
Кол-во КОЕ в тыс. в 1 г в-с. почвы	41,9	50,8	2,2	0,4	0,6	323	211	18,8	9,8	1,2	1,3	0,2
Число видов	8	10	6	2	1	10	8	9	13	3	2	1

Разнообразие и численность микромицетов в почвах разного гидроморфного режима

Видовое разнообразие микромицетов в переувлажненных белоподзолистых почвах ельника бореального значительно ниже, чем в автоморфных почвах (буроземе) ельника неморального, 68 и 107 видов, соответственно. Сравнительный таксономический анализ показал, что эти различия обусловлены большим количеством видов темноокрашенных микромицетов, таких как *Botrytis cinerea, Heteroconium* sp., *Oidiodendron griseum, Thysanophora penicilloides* и других, отмеченных в почвах и на растительных субстратах в ельнике неморальном. Следует отметить, что лишь для некоторых из них отмечены высокие частота встречаемости (30–60 % или более) и большое обилие; в основном различия видового состава микромицетов в контрастных по гидроморфности почвах обусловлены видами с низкой частотой встречаемости.

Основу микромицетных комплексов в обоих ельниках составляли виды рода *Penicillium.* Большинство видов, как, например, *P. aurantiogriseum, P. citreonigrum, P. janczewskii, P. thomii*, постоянно отмечали в подстилке как в ельнике неморальном, так и в ельнике бореальном. Для некоторых видов отмечена четкая приуроченность к определенному биотопу. Так, *P. spinulosum* с высокой частотой встречаемости (100 %) и обилием представлен в подстилке и минеральном горизонте гидроморфной белоподзолистой почвы ельника бореального, а в буроземе в неморальном ельнике был отмечен только на хвойном опаде. *P. brevicompactum* обильно развивался в подстилке ельника неморального, а в бореальном лесу отмечался единично и с низким обилием. Для буроземов характерно доминирование видов рода *Trichoderma* (*T. hamatum, T. harzianum, T. koningii, T. polysporum, T. virens, T. viride*). Они обнаружены с высокой частотой встречаемости (до 100 %) и обилием в верхних и нижних горизонтах почвы. В белоподзолистых почвах ельника бореального отмечена лишь *Trichoderma polysporum*, причем с низкой частотой встречаемости и обилием. Доля быстрорастущих микромицетов *Botrytis cinerea, Cylindrocarpon didimum, Mucor* (*M. circinelloides, M. hiemalis, M. plumbeus*) также выше в буроземе, чем в белоподзолистых почвах. Различия в микобиоте были менее выражены весной и возрастали в летний период.

В подстилке и на растительных субстратах ельника неморального, как и верхнего минерального горизонта, было большее количество темноокрашенных микромицетов – *Botrytis cinerea, Humicola grisea, Oidiodendron griseum, O. tenuissimum, Septonema secedens* и некоторых других. В ельнике бореальном они встречались в единичных случаях.

Коэффициент видового сходства Серенсена, рассчитанный с учетом частоты встречаемости для биоты микромицетов бурозема и гидроморфной белоподзолистой почвы, составлял 0,5. Значения индекса Шеннона для микобиоты белоподзолистой почвы варьировали от 0,7 до 1,6 и для микромицетов бурозема от 0,9 до 2,2 в течение года. Полученные данные показывают, что в еловых лесах южной тайги с гидроморфным режимом почв существенно снижается разнообразие микроскопических грибов, имеются заметные изменения в составе – уменьшается обилие темноокрашенных грибов, меняется состав видов родов *Penicillium, Trichoderma*, порядка *Mucorales*. Ядро доминирующих видов при этом остается прежним.

Разнообразие микроскопических грибов в биогеоценозах вторичной сукцессии при зарастании лугов

Знания о видовом составе грибов являются одними из ключевых в понимании функционирования и смены биоценозов. Поэтому проведено много исследований по характеристике состава, разнообразия микромицетов и запасов грибной биомассы в почвах разных фитоценозов и природных зон. Для некоторых регионов, в частности Карелии, изучены изменения в составе и урожае макромицетов при сукцессиях лесных ценозов, вызванных различными антропогенными и природными нарушениями. Выявлена взаимосвязь состава макромицетов-симбионтов с увеличением и уменьшением мощности подстилки, способностью определенных видов грибов заселять минеральные горизонты почвы, с положением растения-хозяина в пологе древостоя и содержанием азота в почве (Шубин, 2000). Вместе с тем нет сведений или они крайне ограничены о характере изменений сообществ почвенных микроскопических грибов при вторичной сукцессии биоценозов (Frankland, 1998). Прекращение в последние годы сельскохозяйственной деятельности на значительных территориях в России придает этим вопросам особую актуальность.

Нами было изучено изменение структуры и разнообразия комплекса микроскопических грибов при вторичной сукцессии растительных сообществ, формирующихся в южной тайге при

выведении земель из сельскохозяйственного использования.

В распространении и составе микроскопических грибов были установлены следующие закономерности. Численность КОЕ микромицетов в верхних минеральных горизонтах почв биоценозов достоверно не различалась в первой половине лета, но в конце вегетационного периода она была более высокой в почвах лесных биоценозов, чем косимого луга, молодого смешанного леса и под монокультурой картофеля.

Состав доминирующих видов микромицетов на поверхности растений довольно сходен и включает небольшое число видов (рис. 1).

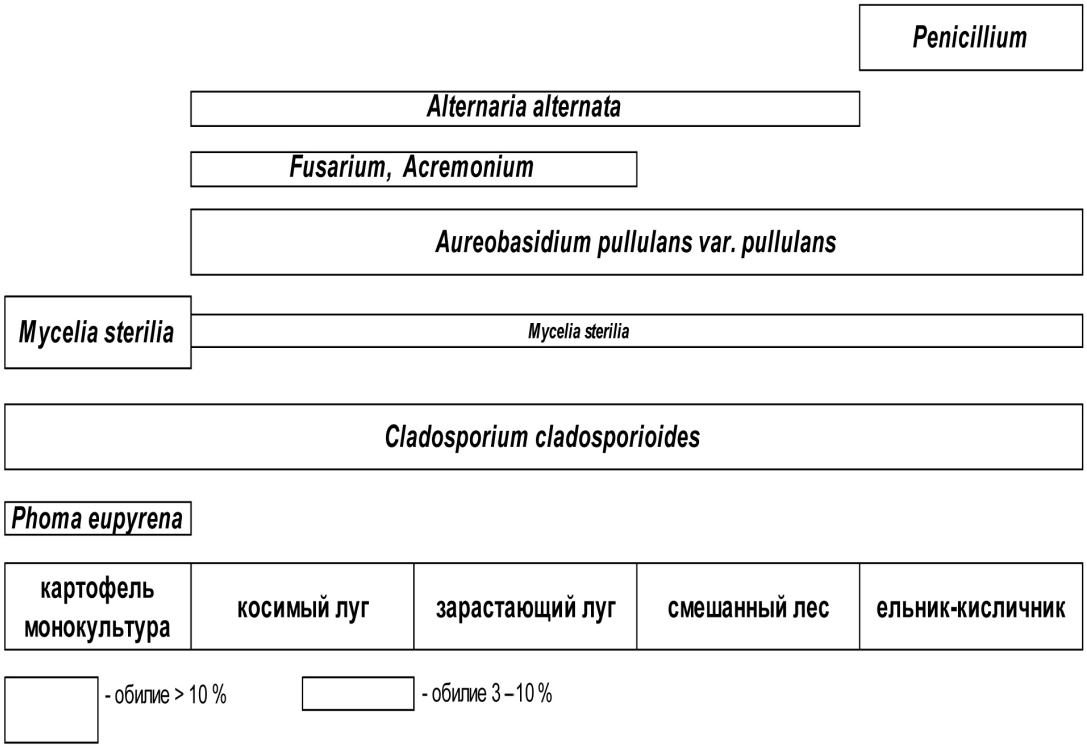


Рис. 1. **Состав доминирующих родов / видов микроскопических грибов на поверхности растений биоценозов вторичной сукцессии**

Доминирующие виды в филоплане большинства растений были *Cladosporium cladosporioides, Aureobasidium pullulans*, темный стерильный мицелий. Наиболее специфичной по видовому составу была микобиота поверхности хвои и картофельной ботвы. Максимальное разнообразие грибов выявлено на поверхности растений зарастающего лесом луга.

Состав грибов на разлагающихся травянистых растительных остатках и подстилках заметно отличался от микобиоты филлопланы. В них значительно (2–2,5 раза) выше видовое богатство микроскопических грибов. Состав и относительное обилие видов в этой эконише биоценозов вторичной сукцессии существенно различался. Наиболее резко отличалась микобиота травянистых растительных остатков и подстилок (рис. 2).

Комплексы микромицетов верхних органо-минеральных горизонтов почв биоценозов сукцессии различались по видовому составу несколько меньше (рис. 3).

Наряду с видами, специфичными или более обильно представленными в почве конкретного биоценоза (например, для почв под картофелем и лугом – *Fusarium oxysporum, Monilia geophila, Purpureocillium lilacinum, Talaromyces funiculosus*, под ельником – *Umbelopsis ramanniana*), в почвах практически всех биоценозов установлена сходная, представительная группа видов, включающая *Acremonium* (*A. kilense*), *Cladosporium cladosporioides, Clonostachys rosea, Mucor hiemalis, Paecylomyces carneus, Penicillium chrysosporium, P. commune, P. waksmanii, Phoma eurypena, Trichodema* (*T. hamatum, T. piluliferum, T. polysporum, T. viride*) (Кураков и др., 2005).

Различия комплексов микромицетов по видовому богатству, разнообразию и структуре в биоценозах вторичной сукцессии обусловлены в наибольшей степени спецификой опада, а также

разницей в кислотности почвы и некоторых других свойств (pH ~ 5,7 (поле, косимый и зарастающий луг) и pH 4,2 и 3,8 в смешанном лесу и ельнике). Это, по-видимому, обусловливало активизацию более адаптированных к низкому pH представителей целлюлолитических грибов родов *Penicillium, Trichoderma* в лесных почвах взамен на – *Chaetomium* и *Clonostachys* (*Gliocladium*), развивавшихся в окультуренных и луговых почвах. В целом видовое богатство микромицетов увеличивается при переходе от почв агроценоза к луговым биоценозам, достигает максимума в смешанном лесу и несколько снижается в ельнике-кисличнике (табл. 3). Данные закономерности подтверждаются и при сравнении видового разнообразия почвенных грибов с учетом обилия видов, что следует из расчетов индексов видового разнообразия Шеннона.

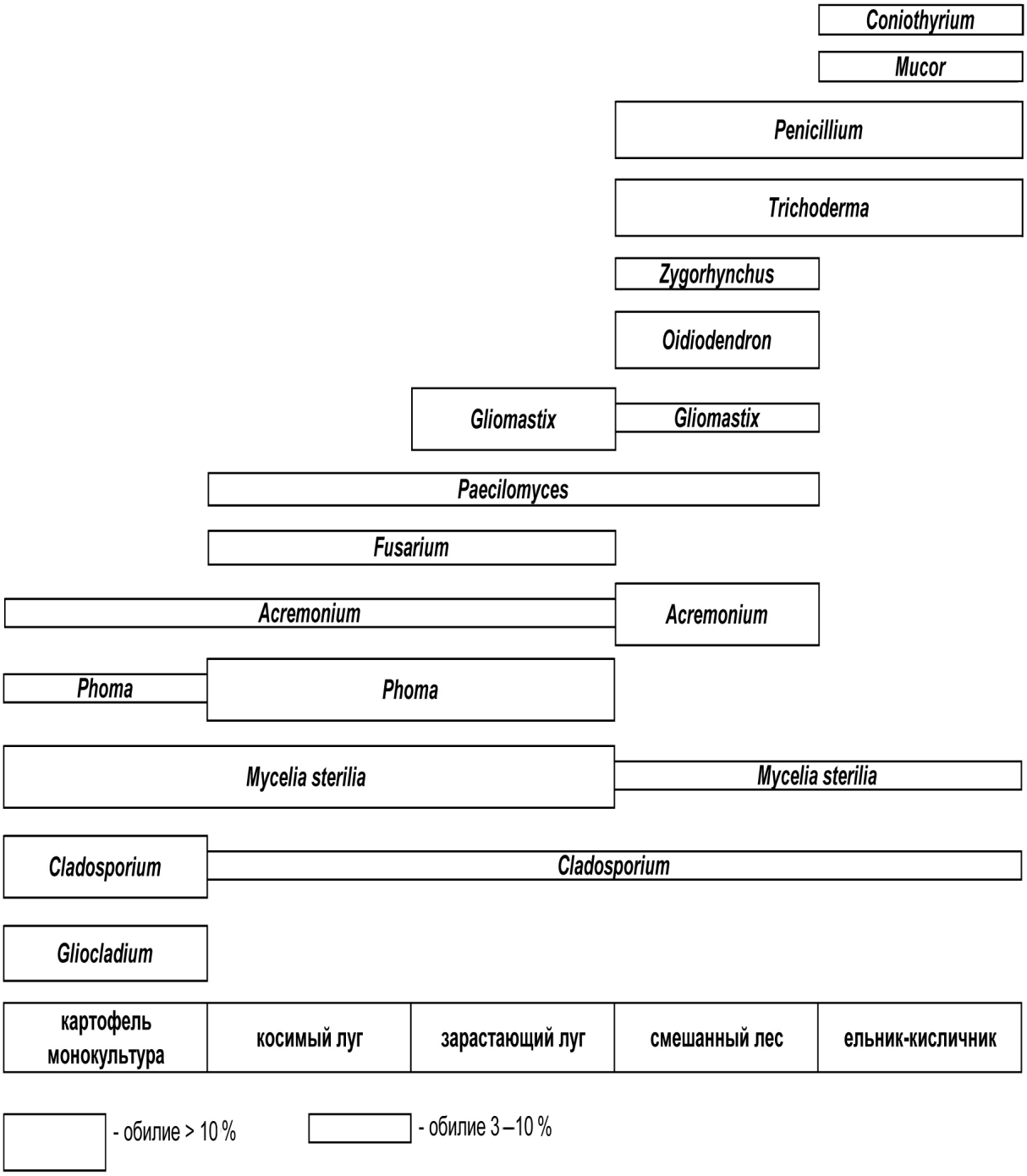


Рис. 2. **Состав доминирующих видов микроскопических грибов в подстилках и на разлагающихся остатках травянистых растений биоценозов вторичной сукцессии**

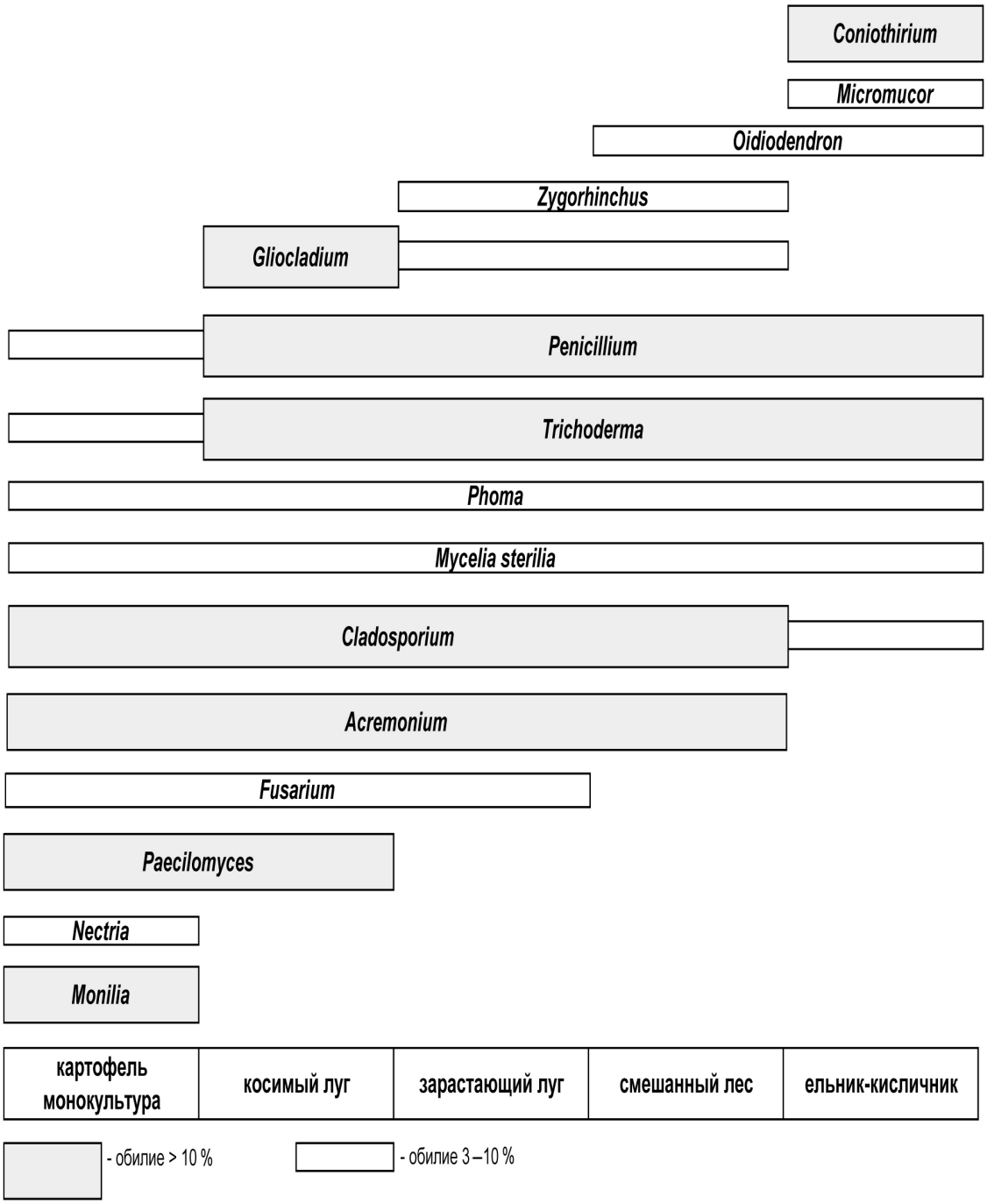


Рис. 3. **Состав доминирующих видов микроскопических грибов в верхних минеральных горизонтах (Апах, Ад и А1) дерново-подзолистой почвы при вторичной сукцессии биоценозов**

Таблица 3

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ В ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВАХ БИОЦЕНОЗОВ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ

Вариант	Монокультура картофеля	Косимый луг	Зарастающий луг	Смешанный лес	Ельник
Подстилка, разлагающиеся травянистые растения	9*/1,6**	11/1,8	20/2,1	32/3,0	26/2,6
Апах, А1+Ад	22/2,3	25/2,7	26/2,8	31/3,1	21/2,5

Примечание. * Числитель – число видов (виды с относительным обилием не менее 0,3 %), ** знаменатель – индекс видового разнообразия Шеннона.

Степень разложения целлюлозы за вегетационный сезон была максимальной в почве под ельником-кисличником (до 70 % от исходного веса фильтров), в верхних горизонтах которой были более высокие запасы грибной биомассы (Давыдова, Кураков, 2005). Интенсивность разложения растительных остатков, характерных для данных биоценозов, падала в почвах в ходе сукцессии. Степень их деструкции была наименьшей в ельнике-кисличнике (не более 30 %), тогда как вес травянистых остатков снизился на 70 % в почвах луговых биоценозов. Связано это, по-видимому, в основном с качеством растительных остатков, высоким содержанием в них лигнина и накоплением при деструкции хвои токсичных для микроорганизмов фенольных соединений. Другой фактор, имеющий несомненное значение, снижение активности бактерий в связи с повышением кислотности почв в лесных почвах в сравнении с луговыми биоценозами и пашней.

Итак, в дерново-подзолистых почвах под биоценозами вторичной сукцессии, инициируемой прекращением сельскохозяйственного использования, происходят следующие изменения: 1) возрастает численность грибов, достигая максимальных значений в почве под ельником, климаксной стадии; 2) происходят существенные изменения в составе и относительном обилии микроскопических грибов в почвах; 3) видовое богатство и разнообразие почвенных микроскопических грибов с учетом их относительного обилия растут при движении от агроценоза с монокультурой картофеля к косимому лугу, увеличиваются далее в зарастающем лугу – молодом смешанном лесу, достигают наибольших значений в смешанном лесу, предклимаксной стадии, и снижаются в зрелом ельнике, что соответствует характеру изменения видового богатства растительных сообществ; 4) степень деструкции целлюлозы была наибольшей в почве ельника-кисличника, а растительных остатков, характерных для каждого фитоценоза, была максимальной в окультуренных почвах и падала в ряду почв от косимого и зарастающего лесом лугов к смешанному лесу и ельнику-кисличнику.

Разнообразие микроскопических грибов на разлагающихся растительных субстратах

В чистые культуры выделено и идентифицировано 142 вида микромицета, ассоциированных с разлагающимися растительными субстратами. Большая часть грибов – представители отдела *Ascomycota* – 89 %, остальные – из отдела Zygomycota (11 %) и несколько изолятов неидентифицированных базидиомицетов.

Видовое богатство грибов на поверхности листового опада и сфагнума значительно выше, чем на древесных остатках – древесине, коре и мелких ветках ели. Видовое разнообразие не всегда коррелировало с численностью микромицетов – так, на тонких ветках обильно развивался всего один вид – *Aureobasidium pullulans*. В ходе деструкции исследуемых субстратов видовое разнообразие и численность колонизирующих их микромицетов в течение первых месяцев выравниваются и колеблются от 7,7 тыс. ед/г (древесина, кора) до 31,3 тыс. ед/г (сфагнум), число видов составляет 6–8 для всех субстратов (рис. 4, 5).

Максимальные значения численности и видового богатства микромицетов зафиксированы через полтора–два года экспозиции субстратов в почвах. Далее наблюдали снижение численности микромицетов и уменьшение количества изолируемых видов. Эти тенденции характерны для всех растительных остатков, но качественные и количественные характеристики микромицетных комплексов на разных этапах их разложения и скорость деструкции существенно зависят от субстрата и почвенных условий.

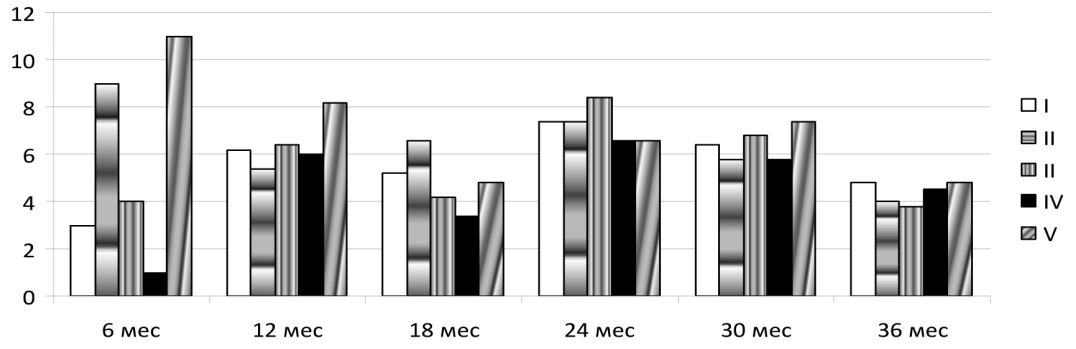


Рис. 4. **Видовое богатство микромицетов при разложении растительных субстратов в буроземе (I – древесина, кора; II – сфагнум; III – хвоя; IV – тонкие ветки; V – листья)**

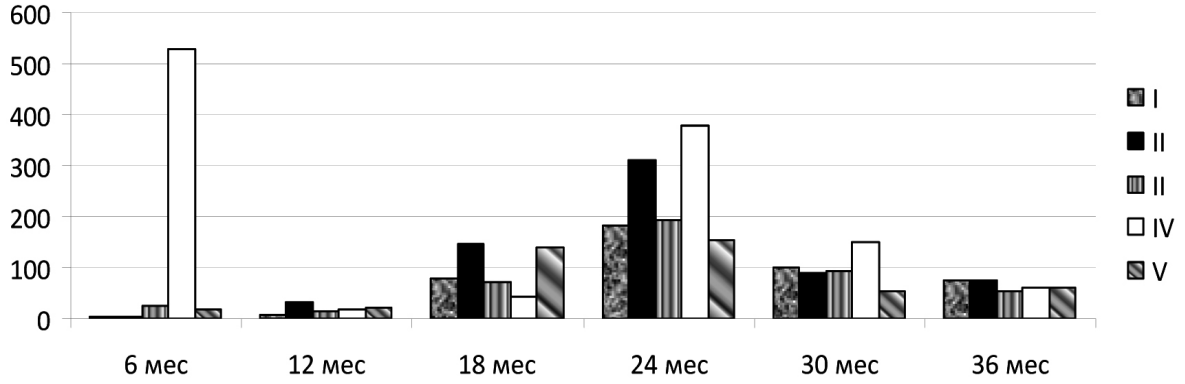


Рис. 5. **Динамика численности микромицетов (тыс. КОЕ/г почвы) в разлагающихся растительных остатках в буроземе (I – древесина, кора; II – сфагнум; III – хвоя; IV – тонкие ветки; V – листья)**

Особенно яркие различия в составе микобиоты разлагающихся растительных субстратов обнаружены при их экспозиции в почвах, контрастных по гидроморфному режиму. В автоморфной почве показатели численности КОЕ и видового богатства достигали максимальных значений на полгода раньше, чем в гидроморфной (рис. 6). Снижение заселенности микромицетами таких субстратов, как листовой опад и лесные подстилки, в более влажные периоды или на более влажных участках отмечалось и для лесных почв других регионов (Борисова, 1988).

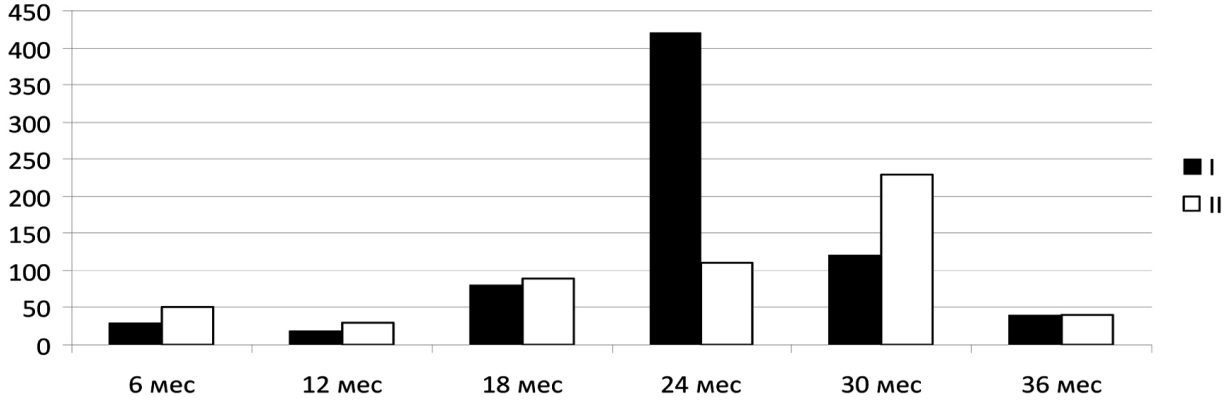


Рис. 6. **Динамика численности микромицетов (тыс. КОЕ/г почвы) при деструкции листового опада в буроземе (I) неморального ельника и белоподзолистой почве (II) бореального ельника**

Наибольшее видовое богатство микромицетов было выявлено на листовом опаде (березовые листья с примесью липы, осины, клена, рябины). На начальном этапе его разложения доминировали типичные представители эпифитных грибов – виды родов *Cladosporium, Dicoccum, Phoma.* После 6 месяцев экспозиции опада в почвах представителей рода *Phoma* не обнаруживали. В то же время, *Cladosporium cladosporioides* по-прежнему входил в группу доминантов вместе с видами рода *Penicillium* (*P. glabrum, P. spinulosum, P. thomii*). Спустя 12 месяцев эти виды сохранялись на листовом опаде, но уже не в доминирующей группе. На этом этапе из опада выделяли микромицеты из родов *Mortierella* (*Umbelopsis*), *Trichoderma* и культуры базидиомицетов. Они доминировали на листовом опаде в течение следующего полугодичного периода. К концу 3 года видовое разнообразие микроскопических грибов в остатках опада снижалось, доминировали в нем виды родов *Trichoderma, Chrysosporium*, светлоокрашенный стерильный мицелий.

Сравнивая сукцессию микромицетов на листовом опаде в различных по гидроморфности почвах, можно отметить, что на начальных этапах микромицетные комплексы, ассоциированные с листовым опадом, близки по видовому составу (коэффициенты сходства Серенсена достигают 0,71). По мере его разложения сходство микромицетных комплексов снижается, и на конечном этапе микобиота разложившихся

субстратов значительно различается (коэффициенты сходства 0,22). Это обусловлено тем, что на начальных этапах колонизации и разложения субстратов большое значение имеют сходные эпифитные микромицеты; с течением времени они постепенно заменяются различными аборигенными почвенными видами-деструкторами.

Для сфагнума (*Sphagnum magellanicum*) из различных биотопов отмечена близость видового состава микромицетов. Доминирующие на нем виды – *Penicillium spinulosum и P. glabrum*, часто встречается *P. thomii*, а на начальных этапах его разложения – *P. lividum, P. aurantiogriseum*, и в целом род *Penicillium* представлен на этом субстрате наиболее обильно (25 видов). На определенных этапах деструкции сфагнума в доминирующую группу входят *Mucor plumbeus* (через 6 месяцев) и *Trichoderma aureoviride* (через 12 месяцев).

На древесине и коре ели отмечено наименьшее количество видов грибов, как на начальном этапе, так и в ходе трехлетнего наблюдения за их деструкцией. Древесина и кора медленнее заселяются микромицетами. На начальном этапе это единичные представители родов *Radulidium, Penicillium, Trichoderma* (*R. subulatum, T. viride, P. thomii*). Все виды имеют невысокую частоту встречаемости и обилие. Через год на древесине появляются и обильно развиваются микромицеты из родов *Acremonium, Aureabasidium, Chrysosporium*, доминирует по частоте встречаемости *Trichoderma aureoviride*, которую впоследствии заменяют *Penicillium thomii, P. spinulosum, Pseudogymnoascus pannorum* и, на 3-й год – *Penicillium montanense*. В отдельных случаях отмечали обильное развитие *Oidiodendron tenuissimum*.

Косвенно это свидетельствует о том, что многие микромицеты участвуют лишь в разложении легкодоступных органических веществ древесины. Согласно данным прямого микроскопирования на третий год экспозиции образцов обнаруживается мицелий микромицетов и базидиомицетов внутри древесины. Количество микромицетов на образцах древесины ели так же, как и их видовое богатство было наименьшим, в сравнении с другими субстратами. Визуальных признаков разложения древесины за это время экспозиции не отмечено.

В то же время такой древесный субстрат, как веточки ели (2–5 мм толщиной) с тонкой корой заселялись микромицетами значительно быстрее. На них обильно развивались *Aureobasidium pullulans*; через полгода экспозиции появляются представители родов *Mortierella, Penicillium, Trichoderma* с доминированием *P. pinophillum, P. glabrum* и *T. aureoviride*. В дальнейшем, на третий год, микобиота этих древесных субстратов представлена типичными для окружающей почвы видами с невысокой частотой встречаемости, доминирующих микромицетов не выявлено, отмечено лишь обильное развитие некоторых видов (*Pseudogymnoascus pannorum*). Появление базидиомицетов на мелких веточках отмечено на второй год, в дальнейшем их мицелий начинает очень активно развиваться под корой.

Установлено, что ход сукцессии микромицетов на разлагающихся субстратах и скорость их разложения существенно различались. На начальных этапах колонизации субстратов большое значение имеет эпифитная микобиота и физико-химические свойства самого субстрата, определяющие круг первых микроорганизмов-деструкторов. По мере их разложения они активно заселяются аборигенными грибами. Наблюдали постепенное увеличение численности и разнообразия микромицетов на начальных этапах разложения и колонизации и снижение по мере их исчезновения в почвах. Темпы заселения и разложения микромицетами листового опада значительно выше, чем остальных субстратов. Численность микромицетов и их развитие на различных субстратах в переувлажненных почвах были более низкими, чем в автоморфных почвах. Для изучения сукцессии микобиоты при деструкции коры, древесины ели и сфагнума в почвах трехлетний срок эксперимента недостаточен. Установлена только специфика состава микромицетов на начальном этапе их разложения.

Микромицеты в разновозрастном валеже ели

На ранних стадиях разложения валежа ели (ветровал 1996 г.) отмечено отсутствие микромицетов и базидиомицетов во внутренних слоях древесины, заселение грибами коры елей и начало распространения мицелия в древесине через механические повреждения (ходы жуков и т. п.). В еловой древесине ветровала 1987 г. выявлено обильное развитие ксилотрофных базидиальных грибов по всей толще дерева, тогда как микромицеты отмечены преимущественно в поверхностных слоях. На более поздних сроках разложения (ветровал 1960 г.) микромицеты отмечаются по всей древесине наряду с ксилотрофными ба-

зидиомицетами. Большинство из микромицетов, выделенных на этих стадиях разложения, обладали целлюлозолитической и полифенолоксидазной активностью, что свидетельствует об их активном участии в деструкции древесины наряду с ксилотрофными макромицетами. На последних стадиях (более 100 лет) разложения древесины в естественных условиях видовой состав микромицетных комплексов погребенной древесины представлен в основном типичными почвенными видами, характерными для окружающей почвы (Семенова, Рахлеева, 2012).

В полуразложенной древесине старого ветровала доминировали те же виды, что и в окружающей почве – представители родов *Penicillium* (*P. spinulosum, P. janczewskii, P. thomii, P. aurantiogriseum*), *Trichoderma* (*T. atroviride, T. koningii, T. polysporum, T. viride*), *Umbelopsis* (*U. isabellina, U. ramanniana*), *Oidiodendron* (*O. griseum*) и другие. Эти виды в древесине на более ранних ветровалах не входят в группу доминантов или совсем отсутствуют, за исключением нескольких видов (*P. spinulosum, P. aurantiogriseum, T. polysporum, T. viride*). В древесине ветровалов среднего срока (1960 и 1987 гг.) постоянно отмечаются виды микромицетов, которые в почве данных ветровалов отмечали единично либо они отсутствовали. Это представители родов *Cordana, Phialophora, Radulidium* и некоторых других. Все эти виды обладали высокой полифенолоксидазной активностью, часто отмечались на древесных субстратах в работах многих исследователей (Nilsson, 1973; Domsch, Gams, 1993), что свидетельствует о непосредственном участии этой группы грибов в деструкции древесины наряду с ксилотрофными базидиомицетами.

Минимальное количество видов микромицетов отмечено в древесине самого молодого ветровала 1996 г.; видовой состав здесь также представлен в основном видами родов *Cordana, Phialophora, Radulidium*. Кроме того, из коры и камбиального слоя массово выделялся энтомопатогенный гриб *Beauveria* sp., что, вероятно, связано с первичным поражением древесины короедами и проникновением этой группы грибов в древесину. Сравнивая микобиту центральных и периферийных участков еловых стволов на этом ветровале, можно отметить, что проникновение грибов в толщу древесины начинается, в первую очередь, с участков механических повреждений древесины насекомыми, особенно это актуально для стволов, не имеющих контакта с почвой. В зонах древесины, примыкающих непосредственно к ходам короедов и в самих ходах, микромицеты выявлялись чаще, чем на некотором удалении, а в центральной части древесины зачастую отсутствовали или отмечались единично.

Интересно, что проведенное нами в 2005 г. предварительное микологическое исследование данного ветровала показало, что на тот период большая часть древесины не была заселена грибами. Они отмечались незначительно только в коре и камбиальном слое, а также в ходах насекомых. Не было и плодовых тел ксилотрофных базидимицетов, поваленные стволы были крепкими без видимых признаков разложения. За прошедшие годы повысилась степень гидроморфизма этого участка, что, вероятно, ускорило заселение древесины макро- и микромицетами, беспозвоночными и ее деструкцию, приблизив ее по степени разложения валежа к таковой на участках ветровалов 1987 г. и даже более ранних.

Обсуждение

Проведено довольно много работ по сравнительной характеристике состава и разнообразия микроскопических грибов в почвах разных фитоценозов и природных зон. Однако практически отсутствуют работы, в которых одновременно с почвой изучали бы состав микроскопических грибов на поверхности растений и растительных остатках в различных экосистемах одного региона, представляющих определенную природную зону. В нашем случае такая работа проведена для оценки биоразнообразия микромицетов в южнотаежных лесах Европейской части России. Такие исследования позволяют проводить как сравнение видового разнообразия грибов в разных регионах одной зоны, так и изучать географию их распространения в широтном аспекте – по природным зонам. Важный аспект работы в том, что она проведена в заповеднике, регионе, практически не подверженном антропогенному воздействию. Это позволяет использовать данные по микобиоте для мониторинга биоразнообразия южнотаежных лесов при изменениях климата и других параметров среды. В экосистемах микромицеты играют роль деструкторов разнообразных органических веществ (олигосахариды, крахмал, пектины, белки), а многие из них (*Trichoderma, Chaetomium*) целлюлозы, а в последние годы у некоторых видов обнаружена и лигниназная ак-

тивность, хотя и не столь высокая, как у базидиомицетов. Некоторые из этих грибов (виды родов *Fusarium, Bipolaris, Curvularia*) являются факультативными паразитами растений; *Beauveria, Tolypocladium*, многие виды секции Prostrata рода *Verticillium* являются паразитами почвенных беспозвоночных. Многие из них образуют антибиотики или являются микопаразитами и могут существенно влиять на развитие фитопатогенов.

Считается, что число культивируемых видов бактерий от их общего разнообразия в почве и находящихся в ней органических остатков составляет всего несколько процентов (1–4 %). Неизвестно, какую долю грибов нам не удается выделить на питательные среды, даже если не рассматривать виды симбиотрофов и других эколого-трофических групп. Такой оценки нет и для сапротрофных микромицетов, но, по-видимому, видовое разнообразие этой группы грибов (из-за меньшей требовательности к составу сред) лучше, чем других (микоризных, эндосимбионтов, патогенов) отражают данные методов посевов из природных образцов почв и растений.

В ходе многолетней работы изучено видовое богатство микроскопических грибов уникального природного комплекса, ядром которого являются ельники южной тайги, не подвергавшиеся рубке. Существенно расширен список видов микроскопических грибов, обнаруженных на территории Центрально-Лесного заповедника: выделено 236 видов, тогда как в работе В. Я. Частухина и М. А. Николаевской (1969) можно было найти упоминание о 53 видах. Значительно возросло число видов, упоминавшихся в их работе родах (*Penicillium, Aspergillus, Trichoderma, Cladosporium, Chaetomium, Alternaria, Fusarium*) и пор. Mucorales, обнаружены представители еще 75 родов.

Ясно, что привлечение других по составу питательных сред и приемов изоляции, расширение объектов, исследование состава сообществ микромицетов, ассоциированных с растениями, беспозвоночными и другими организмами, обитающими в этих лесах, увеличит эту цифру. В то же время для микроскопических грибов, изолируемых из почв, поверхности растений и растительных остатков, порядок в 150–250 видов для ограниченного региона (в нашем случае это экосистемы на территории в радиусе 5–7 км) одной природной зоны является очень представительным.

При детальных исследованиях состава микроскопических грибов почв одного типа или одного биоценоза выделяют на среды, как правило, 60–200 видов (Bissett, Parkinson, 1979; Озерская, 1980; Chistensen, 1981). При анализе 287 образцов почв рисовников методами посевов и приманок было выделено 2000 культур и установлено, что они представлены 148 видами 64 родов (Билай и др., 1984).

Л. Л. Великанов (1997) в результате многолетних исследований в зоне хвойно-широколиственных лесов на дерново-подзолистых почвах под лесной и луговой растительностью (Биостанция МГУ в Звенигороде, Московская область) выделил 114 видов микромицетов. Они были представлены преимущественно аскомицетами – анаморфной стадией – 97 видов и телеоформами – 6 видов, зигомицетами (пор. *Mucorales*) – 8 видов и 3 видами базидиомицетов (сем. *Corticiaceae*). Наибольшее видовое разнообразие было отмечено для митотических грибов рода *Penicillium* (46 видов), *Aspergillus* (10 видов), *Fusarium* (8 видов), *Trichoderma* и *Chaetomium* (по 5 видов). Сравнение с почвами Центрально-Лесного заповедника свидетельствует о принципиальной их близости, но и наличии различий – значительно меньшего разнообразия видов мукоровых, рода *Acremonium, Trichoderma* и ряда других и возрастании относительного видового богатства фузариев и аспергиллов.

Известно, что микроскопические грибы могут существенно модифицировать процесс деструкции древесных остатков у базидиомицетов-ксилотрофов и ингибировать развитие паразитов растений. Данные по составу микроскопических грибов в лесных экосистемах и наличие коллекций этих микроорганизмов, конечно, будут востребованы для изучения их взаимодействий с грибами-паразитами и деструкторами древесины в создании биоконтрольных препаратов.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 14-04-01423, 14-04-01884, 13-04-01491а.

ЛИТЕРАТУРА

Билай В. И. (ред.) Микромицеты почв. Киев: Наукова думка, 1984. 264 с.

Бондарцева М. А. Древоразрушающие грибы Центрально-Лесного заповедника // Новости систематики низших растений. 1986. Т. 23. С. 103–110.

Борисова В. Н. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах. Киев: Наукова думка, 1988. 250 с.

Великанов Л. Л. Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных и нарушенных биоценозов и агроэкосистем: Дис. … докт. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1997. 547 с.

Винер И. А. Некоторые особенности развития сообщества ксилобионтных грибов ели разновозрастных ветровалов // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Материалы Всерос. науч. конф. 2012. С. 119–124.

Давыдова М. А., Кураков А. В. Разнообразие микромицетов, запасы грибной биомассы и интенсивность базального дыхания в дерново-подзолистых почвах биоценозов вторичной сукцессии в южной тайге // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Материалы 6-й Междунар. конф. М.; Петрозаводск, 2005. С. 98–104.

Звягинцев Д. Г. (ред.) Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: МГУ, 1991. 303 с.

Коткова В. М. Изучение афиллофоровых грибов в лесах Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. Труды ЦЛГПБЗ. Вып. 6. Великие Луки, 2012. С. 307–318.

Коткова В. М. Дополнения к биоте афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*) Центрально-Лесного заповедника (Тверская область). II // Вестн. ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2014. № 2. С. 145–156.

Кураков А. В. Методы выделения и характеристики структуры комплексов микроскопических грибов наземных экосистем. Учебно-методическое пособие. М.: МАКС Пресс, 2001. 92 с.

Кураков А. В. Роль грибов в глобальном круговороте азота // Микология сегодня / Ю. Т. Дьяков, А. Ю. Сергеев (ред.). Т. 2. М.: Национальная академия микологии, 2011. С. 58–88.

Кураков А. В., Давыдова М. А., Звягинцев Д. Г. Запасы грибной биомассы, состав микромицетов и интенсивность разложения растительных остатков в дерново-подзолистых почвах биоценозов вторичной сукцессии в южной тайге // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды Междунар. конф. посвященной 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН. Т. 1. СПб., 2005. С. 325–329.

Кураков А. В., Сомова Н. Г., Ивановский Р. Н. Микромицеты – обитатели поверхности белокаменных и кирпичных сооружений Новодевичьего монастыря. Микробиология. 1999. Т. 68, № 2. С. 291–300.

Мегарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.

Милько А. А. Определитель мукоральных грибов. Киев: Наукова думка, 1974. 306 с.

Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.

Озерская С. М. Структура комплексов почвенных грибов-микромицетов двух лесных биогеоценозов зоны смешанных лесов: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1980. 24 с.

Рахлеева А. А., Семенова Т. А., Стриганова Б. Р., Терехова В. А. Динамика зоомикробных комплексов в ходе деструкции растительных остатков в ельниках южной тайги. Почвоведение. 2011. № 1. С. 45–55.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г. В. Добровольский. М.: Наука, 2002. 364 с.

Семенова Т. А. Сукцессия микромицетов на различных естественных субстратах в ходе многолетнего эксперимента // Роль почв в биосфере. Труды Института почвоведения МГУ РАН. М.: Макс Пресс, 2002. Вып. 1. С. 185–201.

Семенова Т. А., Рахлеева А. А. Исследование структуры комплексов микромицетов и микроартропод на разных стадиях разложения древесины ели европейской (*Picea abies* (L.) P. Karst.) // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. Труды ЦЛГПБЗ. Вып. 6. Великие Луки, 2012. С. 311–323.

Стороженко В. Г. Итоги и перспективы фитопатологических исследований в лесах Центрально-Лесного биосферного государственного заповедника // Комплексные исследования в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике: их прошлое, настоящее и будущее. Труды ЦЛГПБЗ. Вып. 4. Тула, 2007. С. 43–52.

Строганова М. Н., Урусевская И. С., Шоба С. А., Щипихина Л. С. Морфогенетические свойства почв Центрально-Лесного государственного заповедника, их диагностика и систематика // Генезис и экология почв Центрально-Лесного государственного заповедника. М.: Наука, 1979. С. 18–53.

Терехова В. А., Семенова Т. А. Структура комплексов микромицетов в подстилке заповедных ельников Тверской области // Почвоведение. 1999. № 4. С. 461–467.

Терехова В. А., Трофимов С. Я., Семенова Т. А., Дорофеева Е. И. Структурно-функциональные особенности микобиоты в связи с динамикой органического вещества в ненарушенных почвах южной тайги // Почвоведение. 1998. Т. 32, вып. 3. С. 18–24.

Халабуда Т. В. Грибы рода *Mortierella* Coemans. М.: Наука, 1973. 288 с.

Шубин В. И. Сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. С. 181–206.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических вещей в природе. Л.: Наука, 1969. 326 с.

Arx J. A. von. The genera of fungi sporulation in pure culture. Vaduz: von Cramer, 1981. 424 p.

Bissett J., Parkinson D. The distribution of fungi in some alpine soils // Canad. J. Botany. 1979. Vol. 57, N 15. P. 1609–1629.

Cristensen M. Species diversity and dominance in fungal communities. In The fungal community: its organization and role in the ecosystem (D. T. Wicklow and G. C. Carroll, eds.). Marcel Dekker, Inc., N.Y. and Basel. 1981. P. 201–232.

Domsch K. H., Gams W. Compendium of soil fungi. 1993. 860 p.

Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew.: Commonw. Mycol. Inst. 1971. 607 p.

Frankland J. C. Fungal succession – unraveling the unpredictable // Mycol. Res. 1998. V. 102, N 1. P. 1–15.

Gams W. von. Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Stuttgart: Fischer, 1971. 262 s.

Hoog G. S. de. The genera Beauveria, Isaria, Tritirachium and Acrodontium gen. nov. // Studies in Mycology. 1972. Vol. 1. 41 p.

Nilsson T. Studies on wood degradation and cellulolitic activity of microfungi // Studia For. Suec. 1973. V. 104. P. 5–40.

Pitt J. I. The Genus Penicillium and its teleomorphic states Eupenicillium and Talaromyces. L.: Acad. press, 1979. 634 p.

Rifai M. A. A revision jf the genus Trichoderma // Mycological Papers. 1969. V. 116. P. 1–56.

Sutton B. C. The Coelomycetes. Kew. Commonw. Mycol. Inst. 1980. 690 p.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ КРИТЕРИИ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСОВ

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН, lesoved@mail.ru

Введение

Леса северных регионов Европейской России в недалекой ретроспективе на обширных площадях плакоров и водоразделов еще сохраняли черты лесных сообществ, сформированных эволюционными процессами развития нетронутых антропогеном экосистем. Но начиная с середины первой половины 20-го столетия, жизнями миллионов заключенных и работой леспромхозов с применением агрегатной техники на концентрированных вырубках, коренные разновозрастные устойчивые леса вырубались на огромных площадях. Древесина стала одним из основных источников дохода государства. В погоне за доходностью стали не актуальными разработанные корифеями российской лесной науки идеи создания лесов, обладающих наряду с высокой производительностью, качеством устойчивости к различным факторам воздействия – эндогенным и экзогенным. Так, еще Георгий Федорович Морозов в 1928 г., характеризуя разновозрастные леса, замечал, «тем сообщество лесное будет совершеннее, чем оно в большей степени использует всю географическую обстановку…, чем больше точек соприкосновения между членами одного сообщества, чем многообразнее их взаимные отношения, тем устойчивее такое лесное сообщество в биологическом отношении, тем более обеспечено возобновление такого леса и тем легче он залечивает раны, причиняемые человеком или разными стихийными бедствиями, как, например, пожарами или нападением насекомых,…чем больше биосоциальных кругов входит в состав сообщества, взаимно влияя друг на друга, тем лесное сообщество будет более устойчиво».

В классическом лесоведении понятие «устойчивого лесного сообщества» ассоциируется с понятием «полной выработанности» (Сукачев, 1972) или «климакса» (Clements, 1936), при которых в сукцессионном процессе формируется баланс накапливаемой фитоценозом и разлагаемой гетеротрофами биомассы лесного биогеоценоза.

Девственные леса являются эталонами эволюционно развивающихся коренных лесных сообществ, на примере которых необходимо изучать коэволюционные зависимости формирования ценозов устойчивых лесных биогеоценозов. Именно такие леса явились объектами нашего внимания в лесных массивах таежной зоны – от южной до северной тайги. В настоящем сообщении мы анализируем леса только еловых формаций, которые в наименьшей степени подвержены пирогенным воздействиям и в полной мере сохраняют структуры девственных сообществ различных динамических показателей.

Методика исследований

В объекты наших исследований вошли леса еловых формаций Центрально-Лесного биосферного заповедника (граница северной части зоны смешанных лесов и южной тайги), заповедника «Кологривский лес» (подзона южной тайги), резервата «Вепсский лес» (подзона средней тайги), Кандалакшского лесхоза Мурманской области, НП «Паанаярви» в Карелии (подзона северной тайги). На постоянных пробных площадях проводился комплекс работ, включающий определение лесоводственных характеристик биогеоценозов, подеревный перечет с определением состояния деревьев (Санитарные правила…, 1998), бурение у шейки корня для определения их возраста и присутствия гнилевых фаутов, определение стадий разложения древесного отпада (Стороженко, 1990, 2007, 2011), учет возобновления. В итоге были получены сведения о структуре древостоев коренных девственных устойчивых ельников, динамике их развития, пораженности древостоев дереворазрушающими грибами

биотрофного комплекса, о структуре древесного отпада (текущего и валежа), его объемах, состоянии и динамике накопления и разложения, связанных с динамикой развития всего биогеоценоза за длительный период его функционирования (Стороженко, 2007, 2011, 2014).

Экспериментальная часть

Задачей исследований явилось определение структурных характеристик коренных девственных лесов как эталонов устойчивых лесных сообществ. Устойчивость лесов определяется в выработанном в тысячелетнем эволюционном развитии стремлении прийти к балансу накапливаемой автотрофами и разлагаемой гетеротрофами биомассы лесного сообщества. Вся динамика возрастной структуры древостоя, динамика отмирания деревьев и перевода части древостоя в валеж, динамика и скорость разложения древесного отпада подчинены этому стремлению. К основным критериям, описывающим устойчивые леса, мы относим распределение деревьев в возрастных рядах древостоев фитоценозов, накапливающих стволовую биомассу, показатели возобновительных структур, обеспечивающих непрерывность существования леса, показатели пораженности древостоев грибами биотрофного комплекса как наиболее значительного консорта гетеротрофной составляющей лесных биогеоценозов, активно влияющего на динамику формирования структур древостоев, характеристики древесного отпада как показателя мортмассы дигрессивного комплекса сообщества. Эти четыре консорта наиболее существенны при определении степени устойчивости лесного сообщества.

Показатели структур фитоценозов девственных ельников

Для настоящего сообщения в каждой подзоне тайги отобрано по два биогеоценоза, наиболее приближенных по динамике развития к фазе климакса. В табл. 1 приводится распределение объемов деревьев по возрастным поколениям в принятых для анализа абсолютно-разновозрастных древостоях разных фаз динамики, находящихся в поле флуктуации климакса (Стороженко, 2014).

Таблица 1

ВОЗРАСТНЫЕ РЯДЫ ДРЕВОСТОЕВ ДЕВСТВЕННЫХ УСТОЙЧИВЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

Лесоводственная характеристика ельников		Запас древостоя, $м^3га^{-1}$	Распределение деревьев по возрастным поколениям, % к запасу древостоя							
			До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320
Южная тайга; ЦЛГЗ, Кологривский лес										
1	8Е1Лп1Б; кис-щит; 0,7;I, Дг	367,9	ед.	1,1	2,4	20,1	32,6	8,4	35,4	–
2	8Е2Б+Пх; чер- кис; 0,8; I, Кл	304,5	ед.	1,5	27,1	21,3	26,3	23,8	–	–
Средняя тайга; резерват «Вепсский лес»										
3	10Е; майн-кис; 0,8; II; Кл-Дг	361,5	ед.	1,0	4,0	30,0	41,0	16,0	8,0	–
4	9Е1Б; майн-чер; 0,7; III; Дм	354,5	0,1	7,2	47,1	11,4	5,9	13,5	14,9	–
Северная тайга; Кандалакшский л-з, НП «Паанаярви»										
5	10Е+Б,С; бр-чер; 0,6; V; Кл	169,6	4,6		12,5	25,0	31,3	15,1	9,5	2,0
6	8Е1Б1С; чер; 0,6; V; Кл-Дг	153,2	подрост		10,0	23,3	40,0	25,0	1,7	–

Примечание. Тип леса: кис – кисличник, щит – щитовниковый, майн – майниковый, чер – черничный, бр – брусничный. Фаза динамики: Кл – климакс, Дг – дигрессия, Дм – демутация.

Термин «поле флуктуации климакса» введен нами впервые. Смысл его заключается в том, чтобы определить границы изменения структурных параметров древостоев, приближающихся к фазе климакса. Попадание лесного сообщества в поле флуктуации климакса определяется прежде всего возрастной структурой древесного полога, которая должна отвечать условиям абсолютной разновозрастности. Это значит, что каждое возрастное поколение должно иметь какое-то количество деревьев. Абсолютно-разновозрастная структура древостоя может носить черты или демутационной, или дигрессивной, или климаксовой динамики. Говоря о климаксовой динамике абсолютно-разновозрастного лесного сообщества, мы подчеркиваем тот факт, что фаза климакса имеет свою динамику развития и всегда имеет краткосрочный период существования, как и другие фазы развития лесного биогеоценоза. Следует отметить, что фаза климакса, конечной сукцессии, в естественных условиях формирования лесов практически очень трудно фиксируема из-за, во-первых, краткосрочности периода пребывания в ней лесного сообщества, во-вторых, труднодостижимого

согласования в характеристиках нескольких основных параметров консортов лесного сообщества – древесного консорта фитоценоза, параметров текущего древесного отпада и валежа. В-третьих, из-за не до конца определенных научным лесным сообществом параметров этих консортов, присущих климаксовым фазам динамики лесов. По нашему убеждению, основанному на многолетних исследованиях структур коренных девственных лесов, фаза климакса может быть определена параметрами по меньшей мере двух консортов: равномерным распределением объемов деревьев в возрастных поколениях древостоя фитоценоза и таким же равномерным распределением объемов древесного отпада в градациях стадий его разложения.

Значительно чаще в естественных природных условиях встречаются леса, имеющие абсолютно разновозрастные структуры древостоев, но не обладающие равномерным распределением объемов деревьев в возрастных поколениях и объемов древесного отпада в градациях стадий его разложения. При этом в любом возрастном поколении должно быть сосредоточено по объему деревьев менее 40 % (Дыренков, 1984). Такие сообщества при определенных условиях могут попасть в фазу климакса, и мы относим их к полю его флуктуации.

Близким по структуре к климаксовым фазам динамики можно отнести ельник пр. пл. 2 и в меньшей степени пр. пл. 5, в которых объемы деревьев в возрастных поколениях наиболее выровнены, ельники пр. пл. 3 и 6 имеют один пик возрастания объемов в возрастном ряду. По мнению некоторых авторов, именно такое распределение объемов характерно для климаксовых сообществ (Гусев, 1964). В пятом возрастном поколении ельника пр. пл. 4 сосредоточена почти половина запаса древостоя, что дает основание причислять его к относительно разновозрастным демутационным фазам динамики. Более сложна структура ельника пр. пл. 1, где прослеживается два периода возрастания объемов деревьев в возрастных поколениях 160–200 и 240–280 лет. Тем не менее древостой можно отнести к дигрессивным, поскольку основной объем биомассы составляют деревья первых трех поколений – 76,4 %. В то же время все выделенные для анализа биогеоценозы находятся в поле флуктуации климакса.

В гипотетической интерпретации в среднем для климаксовых ельников величины показателей объемов деревьев в возрастных поколениях, кроме последнего, должны составлять около 20–25 % от запаса древостоя.

Показатели пораженности коренных девственных биогеоценозов комплексом биотрофных дереворазрушающих грибов

В коренных лесах естественного формирования эволюционной задачей дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса является ослабление и перевод в текущий древесный отпад и далее в валеж определенного количества деревьев, согласованного по объему с динамикой накопления биомассы древесным консортом фитоценоза. При этом ход процесса поражения имеет свои закономерности (табл. 2). Данные табл. 2 иллюстрируют, по крайней мере, одну закономерность, связанную с несколькими закономерностями функционирования других консортов лесного сообщества.

Таблица 2

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИЧИН ПОРАЖЕННОСТИ ДЕРЕВЬЕВ В ВОЗРАСТНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ ГРИБАМИ БИОТРОФНОГО КОМПЛЕКСА

№ пр. пл.	Средняя для древостоя, %	Распределение величин пораженности в возрастных поколениях, % для возрастного поколения							
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320
Южная тайга; ЦЛГЗ, Кологривский лес									
1	32,1	ед.	3,0	27,0	22,0	30,0	38,0	–	–
2	21,1	ед.		7,4	18,9	20,7	30,6	32,1	–
Средняя тайга; резерват «Вепсский лес»									
3	27,1	ед.	30,0	31,6	40,0	50,0	46,6	67,0	–
4	18,6	ед.	12,5	3,8	12,5	20,0	25,0	31,0	–
Северная тайга; Кандалакшский л-з, НП «Паанаярви»									
5	18,1	подрост		2,6	21,1	16,8	19,6	34,5	50,0
6	17,2	подрост		0	21,4	20,8	20,0	0	–

С увеличением возраста поколений увеличивается их пораженность дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Эта закономерность характерна не только для разновозрастных сообществ, но и для сообществ любых других структур, вплоть до лесных культур. Эволюционная логика этой закономерности имеет несколько интерпретаций. Одна из них связана с выдвинутым выше тезисом перевода определенного количества живых деревьев в древесный отпад, т. е. с динамикой формирования лесного биогеоценоза. Она заключается в том, что лесному сообществу для достижения баланса прихода и расхода биомассы необходимо избавляться от уже достигших предельных возрастов ослабленных деревьев.

Это наглядно прослеживается по анализу величин средних значений пораженности для древостоев – в биогеоценозе дигрессивной фазы динамики, где сосредоточено большое количество старовозрастных деревьев, фиксируются наибольшие уровни поражения дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, которые являются одной из основных причин усыхания деревьев и перевода их в древесный отпад. Они входят в механизм регуляции структур древостоя.

В возрастных поколениях более молодого возраста грибами биотрофного комплекса поражаются наиболее ослабленные по разным причинам деревья.

Показатели древесного отпада коренных девственных ельников

Древесный отпад рассматривается как важнейшая структура лесного биогеоценоза, как консорт его деструктивного звена, который объединяет текущий древесный отпад и валеж.

Текущий древесный отпад (ТДО) характеризует динамику отпада деревьев из состава древостоя и в целом динамическое положение лесного сообщества. К ТДО относятся деревья категорий состояния усыхающих, свежего и старого сухостоя. Признаки, составляющие расширенную шкалу категорий состояния, опубликованы ранее (Стороженко, 2011).

В табл. 3 приведены показатели величин ТДО в выделенных для анализа биогеоценозах.

Дигрессивное состояние биогеоценоза подтверждается повышенными величинами ТДО и СБО – пр. пл. 1, 3, 6. В то же время можно видеть неоднозначность такого вывода – и древостои демутационных фаз динамики по возрастным характеристикам могут иметь низкие показатели по характеристикам состояния, если в них идут интенсивные процессы усыхания.

Таблица 3

ПОКАЗАТЕЛИ КАТЕГОРИЙ СОСТОЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ, ВЫДЕЛЕННЫХ ДЛЯ АНАЛИЗА ДРЕВОСТОЕВ, % ОТ ОБЩЕГО ДЛЯ ДРЕВОСТОЯ

№ пр. пл.	Категории состояния, балл						ТДО	СБО
	1	2	3	**4**	**5**	**6**		
Южная тайга								
1	41	31	13	**3**	**1**	**11**	**15**	2,2
2	53	31	12	**1**	**–**	**3**	**4**	1,7
Средняя тайга								
3	55	19	11	**1**	**4**	**10**	**15**	2,1
4	53	17	9	**3**	**–**	**18**	**21**	2,3
Северная тайга								
5	45	44	7	**1**	**1**	**1**	**3**	1,7
6	36	43	10	**2**	**–**	**9**	**11**	2,1

Примечание. 1 – здоровые; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – свежий сухостой; 6 – старый сухостой. **ТДО** – текущий древесный отпад. **СБО** – средний балл ослабления древостоя.

Выборка из 20 пробных площадей, заложенных в каждой подзоне тайги, позволила определить средние величины ТДО и СБО для еловых биогеоценозов, близких по условиям произрастания к наиболее производительным и по фазе динамики к наиболее «выработанным» лесным сообществам для каждой подзоны. Для южной тайги эти величины будут близкими к: ТДО – 7±0,4; СБО – 1,7; для средней тайги ТДО – 10±0,4; СБО – 1,9; для северной тайги ТДО – 12±0,7; СБО – 2,1. Можно допустить, что такие величины ТДО и СБО близки к показателям состояния климаксовых и близких к ним по структуре лесных сообществ еловых формаций.

Валеж является одной из наиболее важных структур дигрессивного компонента лесного сообщества. Равномерность поступления отмирающих деревьев в структуру валежа является одним из показателей динамического положения лесного сообщества и степени близости его к состоянию полной выработанности. При этом равномерность поступления валежа можно рассматривать в довольно длительной ретроспективе, используя шкалы временных датировок стадий разложения древесного отпада (3–5). В табл. 4 в тех же анализируемых биогеоценозах приводятся объемы валежа с разделением его на временные датировки разложения (стадии разложения).

Соизмеряя объемы валежа по временным датировкам его поступления в древесный отпад, можно

с наглядностью представить ход формирования древостоев анализируемых биогеоценозов в довольно длительной ретроспективе. В древостоях пр. пл. 1, 2, 4 наибольший отпад деревьев зафиксирован в период от 6 до 20 лет назад, в древостоях пр.пл. 3 и 6 – в период от 20 до 30 лет.

Таблица 4

ОБЪЕМЫ ВАЛЕЖА ПО СТАДИЯМ РАЗЛОЖЕНИЯ В КОРЕННЫХ ДЕВСТВЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ТАЙГИ

№ пр. пл.	Объем валежа, $м^3га^{-1}$	Распределение объемов валежа по стадиям разложения, % - $м^3га^{-1}$ от общего для древостоя				
		1 – до 5 лет	**2 –** 6–20 лет	**3 –** 21–30 лет	**4 –** 32–40 лет	**5 –** 41–50 лет
Южная тайга; ЦЛГЗ, Кологривский лес						
1	94,2	2,0–2,1	39,0–36,6	17,0–15,8	19,0–17,6	23,0–22,1
2	123,3	14,3–17,6	31,8–39,2	9,9–12,2	13,8–17,0	30,2–37,2
Средняя тайга; резерват «Вепсский лес»						
3	73,0	38,0–27,9	16,0–11,5	42,0–30,5	4,0–3,1	–
4	87,2	9,3–8,1	38,5–33,6	25,8–22,5	26,4–23,0	–
Северная тайга; Кандалакшский л-з, НП «Паанаярви»						
5	44,0	0,9–0,4	33,4–14,7	34,8–15,3	12,0–5,3	18,9–8,3
6	55,2	2,0–1,2	33,0–18,4	37,0–20,5	13,0–7,4	15,0–7,7

Примечание. **1–5** – стадии разложения.

По показателям равномерности поступления древесного отпада в структуру валежа ни один из анализируемых древостоев не соответствует характеристикам выработанного, климаксового сообщества. Гипотетически для биогеоценозов таких фаз динамики в каждой стадии разложения должно присутствовать приблизительно 20–23 % объема валежа присутствующего на площади лесного биогеоценоза, причем в 1-й стадии эта цифра должна быть не более 5–7 %, а в последней немного меньше 20 %. В настоящем сообщении мы рассмотрели параметры лишь некоторых консортов, характеризующих устойчивые лесные сообщества. В то же время можно говорить, что именно эти консорты (возрастные структуры древостоя, дереворазрушающие грибы, древесный отпад) определяют основные параметры баланса биомассы устойчивых лесов, при которых процессы ослабления деревьев фитоценоза, отмирание их определенной части в структуру текущего древесного отпада, перевода и накопления их в определенных объемах в структуры валежа, скорость разложения древесного отпада в определенном временном пространстве, перевод его в консорцию верхних слоев почвы, составляют единый, сбалансированный с процессами накопления биомассы автотрофами, процесс (механизм) функционирования устойчивого климаксового лесного сообщества.

В нашем определении устойчивое, климаксовое или близкое к нему по структуре лесное сообщество – это качественное динамическое состояние лесного биогеоценоза, при котором он достигает конечных этапов сукцессий, характеризующихся оптимальным для экотопа структурным и функциональным содержанием, составляющих его ценозов, при сохранении относительного баланса вещества и энергии в течение неопределенного времени, когда амплитуда колебаний параметров его структур сокращается до минимальных значений и находится в пределах определенных границ (поле флуктуаций), которые в свою очередь находятся в поле постоянной геоклиматической динамики территорий (Стороженко, 2007, 2014).

Полученные данные следует учитывать при формировании лесов, обладающих качеством устойчивости к любым стрессовым ситуациям.

ЛИТЕРАТУРА

Гусев И. И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесная промышленность, 1964. 76 с.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. 1998. 18 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.

Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. М.: Гриф и К, 2014. 180 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. V. 21, N 1. 462 p.

ВОЗРАСТНЫЕ СТРУКТУРЫ И ГРИБНОЕ ПОРАЖЕНИЕ ДЕВСТВЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ

В. Г. Стороженко, В. А. Засадная

Институт лесоведения РАН, lesoved@mail.ru

Введение

Коренные леса, тем более не затронутые никаким антропогенным воздействием, с течением времени все более актуализируются как эталоны эволюционно сформированных девственных лесных сообществ. В различных регионах нашей страны и за ее пределами эта категория лесов в разной степени подвержена промышленному уничтожению и заменяется вторичными лесами с измененными лесоводственными характеристиками и нарушенными в разной же степени закономерностями коадаптационного функционирования консортов лесных биогеоценозов. Леса северных территорий не являются исключением, но все же именно здесь еще можно встретить массивы коренных девственных лесов, в которых еще сохранились выработанные эволюцией в тысячелетней истории развития эндо- и экзоценотические связи, лежащие в основе всех взаимоотношений субъектов лесных биогеоценозов. Можно говорить, что эти закономерности являются базовой основой, на которой следует строить все исследования и с которыми следует сверять все получаемые выводы по лесам любых других структур, происхождения и антропогенного (в том числе техногенного) использования.

Дереворазрушающие грибы (ДРГ) составляют важнейшее звено деструктивной цепи круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах. Их участие в этом круговороте составляет половину всего процесса и по значимости для функционирования лесов их без натяжки можно приравнять к консорту фитоценоза. Их функциональные возможности, выработанные эволюцией, обширны и разносторонни – от поражения живых деревьев, образования гнилевых фаутов в основном стволов и крупных ветвей, ослабления деревьев, перевода части состава древостоя в текущий древесный отпад (эту часть деструктивной цепи выполняют дереворазрушающие грибы биотрофного комплекса), до разложения валежа на продукты ксилолиза – CO_2, H_2O и энергию (эту часть выполняют грибы ксилотрофного комплекса). На стыке живой и отмершей материи многие виды грибов этих двух групп пересекаются в пищевой специализации, имея для этого факультативные свойства. Если рассматривать формирование естественно развивающегося коренного лесного сообщества от начала его развития до «полной выработанности» (Сукачев, 1975, т. 3, с. 311), т. е. до фазы климакса (Clements, 1936), то на всем временном поле генезиса лесного сообщества ДРГ также имеют закономерно изменяющиеся параметры величин взаимодействия с древесным консортом фитоценоза. Таким образом, ДРГ сопровождают развитие лесного сообщества на всем пути его жизненного и послежизненного пространства. Описание этих закономерностей является одной из основных целей наших исследований на протяжении многих лет.

Материалы и методы

Обычный размер постоянных пробных площадей, которые мы закладываем в коренных лесах естественного формирования, удовлетворяющий получению достоверных данных о структурах лесов, зависит в основном от полноты древостоя, которая и определяет необходимое количество деревьев на площади пробы – не менее 100 деревьев коренной породы эдификатора. Размер таких пробных площадей обычно составляет от 0,2 до 0,5 га. Данные о структурных и динамических параметрах лесов, полученные на площадях такого размера, отражают особенности только малого участка биогеоценоза и не вполне объективно описывают динамические особенности

древесного консорта лесного массива и в его составе консорта ДРГ. Динамические различия лесов и поведения ДРГ на площадях этих двух размерностей (пробная площадь и лесной массив) можно сравнить с общей характеристикой структуры отдельного биогеоценоза и слагающих его синузий древесного консорта. В коренных девственных лесах, не затронутых никакими дестабилизирующими эндогенными или экзогенными факторами воздействия на их структуры, древесный консорт фитоценоза, как правило, имеет абсолютно разновозрастную структуру разных динамических показателей демутационных или дигрессивных характеристик, очень редко климаксовых. По фазовым показателям мы относим такие леса к «полю флуктуации климакса» (Стороженко, 2014). Это определение вводится нами впервые для отнесения лесов абсолютно разновозрастных структур к сообществам, находящимся в непосредственной близости к фазе климакса и способным войти в эту фазу в неопределенном будущем. Это не значит, что они обязательно войдут в эту фазу по нескольким причинам. Во-первых, размеры пробных площадей слишком малы, чтобы фиксировать быстро изменяющуюся динамику структурных показателей находящихся в них древостоев и поведения ДРГ, во-вторых, часто временная непредсказуемость воздействия экзогенных факторов мозаичного характера может изменить структуры древостоев и соответственно структуры ДРГ в очень кроткие сроки.

Таким образом, чтобы нивелировать два последних обстоятельства влияния на структуры девственного леса, необходимо увеличить размеры постоянных пробных площадей. Это в свою очередь даст возможность значительно нивелировать динамику изменения фазового положения лесного сообщества, имеющего бóльшую площадь, и уменьшить значение экзогенных факторов воздействия на структуры большого участка леса.

Цель работы заключалась, во-первых, в описании различий в динамических характеристиках древостоев и поведения ДРГ в коренных девственных еловых сообществах, определяемых на пробных площадях стандартного размера и на участках значительно бóльшего размера. Одновременно с этим определяется возможность описать леса, которые можно рассматривать как сообщества, близкие к климаксовым, по усредненным параметрам возрастных структур фитоценозов и грибных дереворазрушающих комплексов в массивах лесов на значительных площадях, сложенных из биогеоценозов различных динамических показателей.

В этой связи из всего массива пробных площадей, заложенных в коренных девственных ельниках разных подзон Европейской тайги России, было отобрано по 10 постоянных пробных площадей разных динамических показателей наиболее распространенной для подзоны группы типов леса, заложенных в лесах еловых формаций, которые были искусственно объединены в символическую пробную площадь для каждой подзоны тайги. Для южной тайги в объединенную пробную площадь вошли ельники заповедника «Кологривский лес» и Центрально-Лесного биосферного гос. заповедника. Для средней тайги в объединенную пробную площадь вошли ельники резервата «Вепсский лес», ельники Вытегорского района Вологодской области, урочище «Атлека» водораздела трех океанов; НП «Водлозерский» (южная часть) и террасные ельники р. Печеры в Печеро-Илычском заповеднике; для северной тайги в объединенную пробную площадь вошли приозерные девственные ельники Мурманской области, Кандалакшского лесхоза (западная часть) и прибрежной зоны Кандалакшского залива Кандалакшского заповедника, девственные ельники НП «Паанаярви» в Карелии, девственные ельники Ломовского лесхоза Архангельской области и северной части НП «Водлозерский», девственные припойменные ельники р. Печеры Усть-Цилемского лесхоза и плакорные девственные ельники НП «Югыд-Ва» в Коми.

При объединении участков, расположенных даже в различных широтных регионах, могут возникнуть вопросы о правомерности такого объединения. Мы полагаем, что такое объединение вполне допустимо, так как анализируется не идентичность условий произрастания, а структуры древостоев, которые в принципе должны иметь, при различных лесоводственных характеристиках древостоев, сопоставимые характеристики структурного строения древесного полога лесного сообщества.

На пробных площадях проводился цикл работ по анализу возрастных и горизонтальных структур древостоев, возобновительных структур, пораженности древостоев и составу ДРГ, структур древесного отпада, позволивший определить динамические характеристики древостоев, количественные и качественные параметры поведения ДРГ, динамику отпада и разложения древесного отпада. В предлагаемом сообщении мы приводим

только данные по структурам древостоев и комплексов дереворазрушающих грибов.

По результатам бурения стволов у шейки корня для древостоев каждой пробной площади определялась возрастная структура. Одновременно выяснялась пораженность ДРГ деревьев и определялись уровни поражения в каждом возрастном поколении и для древостоев в целом.

Результаты и обсуждение

В лесоведении и лесоводстве общеизвестны закономерности изменения возрастных параметров лесов с продвижением от более южных регионов к более северным. Для ели они выражаются в увеличении длины возрастных рядов на 2–3 возрастных поколения от зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги к подзоне средней и северной тайги, где предельные возраста ели в первом поколении могут достигать 320–380, а в редких случаях 400 лет.

Интересно отметить, что с продвижением на восток к регионам Урала и в предгорьях Урала, в частности, в ельниках НП «Югыд-Ва», предельные возраста ели снижаются, и возраст первого поколения не превышает 240 лет (в таблице это вторая строка сверху в разделе северной тайги). В представленной таблице рассчитаны средние показатели значений возрастов ели в возрастных поколениях возрастных рядов. Из данных таблицы наглядно видно, что в разных природных подзонах тайги длина возрастных рядов не одинакова и рассчитать средние значения в целом для ельников таежной зоны нельзя. Наиболее длинные возрастные ряды отмечаются в подзоне средней тайги. Если исходить из предположений, что в наиболее выработанных девственных лесах еловых формаций (как и в формациях других пород) объемы деревьев в возрастных поколениях должны быть приблизительно выровнены, то представленные данные с учетом ошибок вполне отвечают выдвинутым предположениям. Это значит, что вычисленные по нашим экспериментальным данным параметры структур возрастных рядов коренных ельников близки к показателям лесов климаксовых фаз динамики, характерным для выработанных эволюционно сформированных сообществ. Анализ данных таблицы позволяет сделать еще по крайней мере один важный вывод о закономерностях формирования девственных лесных сообществ: в ельниках всех подзон тайги, т. е. на обширных просторах Русской равнины, распределение деревьев в возрастных поколениях климаксовых сообществ подчиняются единому для всех девственных ельников закону равномерности накопления и разложения биомассы древесного консорта сообщества.

Принимая это положение, можно ожидать, что и другие консорты девственного лесного сообщества, находящегося в фазе климакса, будут иметь оптимальные параметры структур.

В нашем случае это касается параметров поражения деревьев в возрастных поколениях дереворазрушающими грибами и общих значений пораженности еловых древостоев. Из данных той же таблицы видно, что средние величины пораженности коренных девственных ельников дереворазрушающими грибами по всем подзонам Европейской тайги сопоставимы между собой с незначительным увеличением их величин от южной тайги к северной. Распределение величин поражения деревьев в возрастных рядах подтверждает определенный нами ранее много раз факт возрастания величины поражения от последних поколений (подрост) к первым (предельные возраста для ели). Для климаксовых ельников физические величины значений пораженности деревьев дереворазрушающими грибами в возрастных поколениях будут соответствовать, с учетом ошибок, величинам, приведенным в таблице.

Видовой состав дереворазрушающих грибов, вызывающих гнилевое поражение деревьев ели, известен и много раз описан нами в наших прежних работах (Стороженко, 1994, 2011, 2013, 2014 и др.), а также в работах других авторов (Крутов, Руоколайнен, 2009; Крутов и др., 2012; Исаева, Химич, 2012 и др.).

В целом можно говорить, что видовой состав дереворазрушающих грибов в лесах еловых формаций в пределах таежной зоны меняется незначительно.

Бóльшие отличия можно отметить в уровнях распространения отдельных видов. Например, общеизвестный и широко распространенный в лесах южной тайги дереворазрушающий биотрофный базидиомицет *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Koehonen, вызывающий коррозионную ситовидную гниль ели (Стороженко и др., 2014), в лесах северной тайги встречается редко и по уровню представленности в ельниках значительно уступает другому базидиомицету, вызывающему коррозионную гниль ели – *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk.

ОБЪЕМЫ И ПОРАЖЕННОСТЬ ДЕРЕВЬЕВ В ВОЗРАСТНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ КОРЕННЫХ ДЕВСТВЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Лесоводственная характеристика	Фаза динами-ки	Объемы и пораженность деревьев в возрастных поколениях, объем/пораженность, %									Средняя пораженность для древостоя, %
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	
Подзона южной тайги											
8Е1Ос1Б; кис-нем; 0,7; I	ПФ>Кл	подр.	1/15	31/21	26/27	20/21	22/21	–	–	–	18,8
9Е1Б+Ос; чер; 0,7; I	ПФ>Кл	подр.	2/0	39/16	30/24	11/9	12/9	6/0	–	–	15,6
9Е1Б+Ос; кис-чер; 0,7; I	ПФ>Дм	подр.	46/16	15/7	25/19	6/23	6/42	2/34	–	–	14,1
10Е+Б; кис-чер; 0,8; I	ПФ>Кл	подр.	14/15	12/10	19/31	24/38	23/27	8/100	–	–	34,5
8Е1Б1Лп+Пх; кис-щит; 0,8; I	ПФ>Кл	подр.	1/19	2/38	20/34	33/20	9/22	35/50	–	–	32,1
8Е2Б+Пх; чер-кис; 0,8; I	ПФ>Кл	подр.	1/11	27/18	21/20	26/31	24/26	1/100	–	–	21,1
10Е+Пх,Б;кис-щит; 0,8; I	ПФ>Дг	подр.	2/18	6/27	16/32	16/38	9/58	51/47	–	–	31,0
8Е2Лп+Б; кис-щит; 0,8; I;	ПФ>Кл	подр.	2/16	3/42	33/34	49/27	7/45	6/38	–	–	33,0
10Е+Б;сф-чер-мор; 0,8; IV	ПФ>Кл	подр.	ед/ед	3/0	15/0	21/0	24/4	37/34	–	–	2,0
8Е1Лп1Б+Пх; чер-кис; 0,8; I	ПФ>Дм	подр.	22/31	56/18	10/25	2/25	10/29	–	–	–	27,5
Средние значения	**ПФ>Кл**	**подр.**	**9±4/13±5**	**19±619/±8**	**21±2/23±9**	**20±4/22±8**	**14±2/27±10**	**17±645/±19**	**–**	**–**	**21,2±3**
Подзона средней тайги											
10Е; май-кис; 0,8; I	ПФ>Кл	подр.	5/21	16/24	37/25	25/33	12/38	4/58	1/67	–	27,1
10Е+Ос; май-чер; 0,8; II	ПФ>Дм	подр.	7/9	47/4	11/13	0/0	6/25	14/31	15/33	–	18,6
10Е+Б; чер-сф; 0,8; III	ПФ>Кл	подр.	1/14	6/24	51/7	19/20	11/22	10/11	2/0	–	11,0
9Е 1С+Б; чер; 0,7; III	ПФ>Дг	подр.	0/0	2/8	7/24	42/27	21/10	9/50	5/0	14/50	20,8
10Е+С, Б; чер; 0,7; III	ПФ>Дг	подр.	1/0	3/6	3/9	2/17	12/10	47/38	25/29	7/67	15,2
8Е2Б+С; чер-бр-сф; 0,6; II	ПФ>Кл	подр.	ед/ед	8/7	16/13	21/11	4/0	23/55	16/50	12/65	10,0
8Е1Б+Ос; чер-пап-май; 0,7; II	ПФ>Дг	подр.	1/0	1/0	2/5	4/20	12/33	17/40	63/50	ед.	35,0
7Е2Пх1С; пап-май-чер; 0,7; III	ПФ>Кл	подр.	5/8	31/23	12/60	31/60	15/67	–	ед.	6/100	28,6
9Е1Ос+Б; чер-кис-май; 0,6; II	ПФ> Кл	подр.	0/0	13/1	1/0	3/20	23/33	36/53	11/50	13/60	36,4
9Е1Б+Ос; чер-бр; 0,7; III	ПФ> Кл	подр.	1/0	1/9	12/23	24/31	18/34	31/(55)	13/62	–	28,5
Средние значения	**ПФ>Кл**	**подр.**	**2±1/5±3**	**13±3/11±4**	**16±18/±8**	**17±5/24±9**	**13±27/±10**	**19±8/31±14**	**13/38±13**	**7/68±21**	**23,1±3**
Подзона северной тайги											
10Е+С,Б; мш-баг-чер-мор; 0,6; V	ПФ>Кл	подр.	4/0	13/3	25/21	31/17	15/20	10/42	2/50	–	18,1
8Е2Б+Пх,Кд; чер-бр-зм; 0,6; IV	ПФ>Дг	подр.		17/30	17/24	61/22	5/50	ед.	ед.	–	26,6
7Е2С1Б, мш-чер; 0,6; IV	ПФ>Дг	подр.		1/25	4/29	14/59	41/41	40/43	ед.	–	40,0
10Е+С,Б; чер-бр-баг; 0,6; IV	ПФ>Дг	подр.	1/0	9/13	3/16	13/39	7/43	22/74	45/76	–	42,6
10Е; чер-бр-баг; 0,7; IV	ПФ>Кл	подр.	3/12	8/0	38/27	12/22	20/60	14/67	5/0	–	28,2

Окончание табл.

Лесоводственная характеристика	Фаза динамики	Объемы и пораженность деревьев в возрастных поколениях, объем/пораженность, %									Средняя пораженность для древостоя, %
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	
8Е1Б1С; чер; 0,6; V	ПФ>Кл	подр.	0/0	10/0	23/21	40/21	25/20	2/0	ед.	–	17,2
8Е2Б+С; чер-бр-сф; 0,7; IV	ПФ>Дг	подр.	1/0	3/10	15/20	6/20	20/22	16/60	39/86	–	24,6
10Е+Б; бр; 0,6; III	ПФ>Дг	подр.	2/8	4/7	14/27	58/13	17/14	5/100	ед	–	13,9
9Е1Б; чер-бр; 0,6; IV	ПФ>Кл	подр.		5/8	16/22	27/25	19/42	17/62	16/70	–	25,2
Средние значения	**ПФ>Кл**	**подр.**	**1±0/2±2**	**7±2/10±4**	**15±3/19±7**	**27±6/25±9**	**19±3/34±12**	**15±8/47±18**	**16/34±16**	**–**	**25,5±3**

Примечание. Типы леса: кис – кисличник, нем – неморальный, щит – щитовниковый, чер – черничный, бр – брусничный, мш – мшистый, сф – сфагновый, баг – багульниковый, зм – зеленомошный, мор – морошковый, май – майниковый, пап – папоротниковый. Фазы динамики: ПФ – поле флуктуации, Дм – демутация, Дг – дигрессия, Кл – климакс.

Выводы

Вычисленные по экспериментальным данным усредненные для каждой подзоны тайги параметры структур возрастных рядов коренных ельников близки к показателям лесов климаксовых фаз динамики, характерным для выработанных эволюционно сформированных сообществ.

В ельниках всех подзон тайги на Русской равнине распределение деревьев в возрастных поколениях климаксовых сообществ подчиняются единому для всех девственных ельников закону равномерности накопления и разложения биомассы древесного консорта сообщества.

Средние величины пораженности коренных девственных ельников дереворазрушающими грибами по всем подзонам Европейской тайги сопоставимы между собой с незначительным увеличением их величин от южной тайги к северной.

Для климаксовых ельников физические величины значений пораженности деревьев дереворазрушающими грибами в возрастных поколениях будут соответствовать, с учетом ошибок, величинам, приведенным в таблице.

ЛИТЕРАТУРА

Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Афиллофороидные грибы Мурманской области: некоторые итоги и перспективы исследований // Вестник Кольского научного центра. 2012. № 3. С. 26–27.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Афиллофоровые грибы ООПТ Российской части Зеленого пояса Финноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. Т. 3. С. 117–147.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Биота афиллофороидных макромицетов особо охраняемых природных территорий Республики Карелия: ценотический анализ // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Сборник материалов VII Междунар. конф. Пермь: Перм. гос. Пед. ун-т, 2009. С. 107–112.

Стороженко В. Г. Грибные дереворазрушающие комплексы в генезисе еловых биогеоценозов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 42 с.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Тула: Гриф и К, 2011. 190 с.

Стороженко В. Г. Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. М.; Тула: Гриф и К, 2013. 191 с.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 180 с.

Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Бондарцева М. А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 195 с.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. Vol. 21, N 1. 462 p.

ТОВАРНАЯ ПРОДУКЦИЯ ДРЕВОСТОЕВ В СВЯЗИ С ПОРАЖЕНИЕМ ИХ ВОЗБУДИТЕЛЯМИ СЕРДЦЕВИННОЙ ГНИЛИ

Б. П. Чураков, Р. А. Чураков

Ульяновский государственный университет,
churakovbp@yandex.ru

Древесина лесов – один из самых востребованных и распространенных возобновляемых природных ресурсов нашей планеты. Но лес служит не только источником растительного сырья, он является важным элементом ландшафта, климата, выполняет большие климато- и водорегулирующую функции.

Эффективность использования и воспроизводства лесных ресурсов зависит от биологической продуктивности наших лесов. Проблема повышения продуктивности лесов определяется не только всевозрастающими потребностями в древесине и продуктах ее переработки, но и относительно низкой естественной продуктивностью наших лесов.

Продуктивность лесов в широком понимании характеризуется количеством выращиваемой древесины и других продуктов леса (Куликова, 1981). Но чаще всего под этим понятием подразумевается только древесная продукция леса.

На продуктивность леса существенное влияние оказывают многие факторы: состав древесных пород, их возраст, полнота древостоя, условия местопроизрастания, факторы окружающей среды: абиотические, биотические, антропогенные и др. (Молчанов, 1971; Ватковский, 1973; Рубцов, Уткина, 1995; Щепащенко и др., 2008 и др.).

Из биотических факторов, влияющих на продуктивность наших лесов, особо необходимо отметить влияние вредителей и болезней леса. Болезни леса, принимая иногда характер эпифитотий, приводят не только к существенному снижению продуктивности лесов, но и могут вызывать гибель лесонасаждений. Особенно велика роль в снижении древесной продукции биоты дереворазрушающих грибов (Алексеев, 1974; Гусева, 2011; Ежов, 2012; Мухин, Диарова, 2012; Стороженко, 2012а, б; Сафонова, 2012 и др.).

Грибы являются мощным фактором формирования и существования леса. В. Г. Стороженко (2012б) считает одним из важных факторов формирования структур древостоя фитоценоза и древесного отпада в лесу участие в этом процессе биоты дереворазрушающих грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов. Дереворазрушающие грибы, являясь ведущей эколого-трофической группой организмов в лесу, определяют основные параметры биоразложения древесины.

Целью данной работы является изучение влияния некоторых дереворазрушающих грибов – возбудителей стволовых сердцевинных гнилей на товарную продукцию отдельных древесных пород на примере лесов Ульяновской области. В качестве объектов исследований были выбраны следующие древесные породы: сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris* L., дуб черешчатый – *Quercus robur* L., осина (тополь дрожащий) – *Populus tremula* L. Выбор этих древесных пород обосновывается следующими обстоятельствами. Все эти древесные породы поражаются сердцевинной стволовой гнилью, при этом грибы-возбудители гнилей относятся к одному роду *Phellinus*. На дубе, кроме того, изучался еще один дереворазрушающий гриб из рода *Inonotus* – тоже возбудитель сердцевинной гнили. С научной точки зрения интересно было выяснить характер влияния возбудителей сердцевинных гнилей одного рода на древесную продукцию лесных пород разных видов. С практической точки зрения важно было выявить влияние сердцевинных гнилей на выход деловой древесины исследованных древесных пород.

Общая площадь Ульяновской области составляет 3 млн 718 тыс. 307 га, а площадь земель государственного лесного фонда (ГЛФ) – 947,8 тыс. га, в том числе площадь, покрытая лесом – 888,4 тыс. га,

или 93,7 %, непокрытые лесом земли занимают 25,3 тыс. га, или 2,7 %. Нелесные земли занимают 34,1 тыс. га, или 3,6 %. Процент лесистости, определяемый как частное от деления площади земель ГЛФ, покрытых лесом, на общую площадь территории области составляет 25,5 %. Из общей покрытой лесом площади 594,3 тыс. га (66,9 %) занимают участки, в которых возможны рубки главного пользования.

В лесах области сосредоточено 156,2 млн м^3 стволовой древесины, из которой 29,7 млн м^3 спелой древесины, или 19,0 % от общих запасов.

Анализ данных по распределению покрытой лесом площади по преобладающим породам показывает, что хвойные (в основном сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L.) занимают 366,2 тыс. га (41,2 %), твердолиственные (в основном дуб черешчатый *Quercus robur* L., в основном порослевого происхождения) 98,8 тыс. га (11,1 %) и мягколиственные 413,6 тыс. га (46,6 %), в том числе береза повислая *Betula pendula* Ronh и пушистая *B. pubescens* Ehrh. – 168,5 тыс. га (18,9 %), осина *Populus tremula* L. – 154,8 тыс. га (17,4 %) и липа мелколистная *Tilia cordata* L. – 79,1 тыс. га (8,9 %).

Лесопокрытая площадь Ульяновской области распределяется по группам возраста следующим образом: молодняки 302,7 тыс. га, средневозрастные насаждения 324,7 тыс. га, приспевающие 128,2 тыс. га, спелые 113,3 тыс. га, перестойные 19,5 тыс. га. Несмотря на значительный запас спелой древесины (29,7 млн м^3, или 19,0 % от общего запаса стволовой древесины), освоение расчетной лесосеки идет очень слабо, она осваивается на 53 %. При практически полном освоении расчетной лесосеки по хвойному хозяйству (89 %), по твердолиственному хозяйству на 33 %, по мягколиственному она осваивается всего на 35 %, т. е. в области имеются большие резервы по использованию расчетной лесосеки.

В результате неполного использования расчетной лесосеки происходит накопление низкотоварных, фаутных, теряющих свое хозяйственное и экологическое значение лиственных древостоев, что отрицательно сказывается на санитарной и противопожарной характеристике лесов.

В лесном фонде области имеется 18,6 тыс. га перестойных насаждений, в том числе 2,7 тыс. га низкоствольных дубовых и 11,1 тыс. га порослевых осиновых, практически потерявших свои товарные качества, вся древесина которых перешла в разряд дровяной.

В табл. 1 приводятся данные по выходу деловой древесины при рубке спелых древостоев.

Выход деловой древесины в процентах от ликвидной древесины проанализирован по материальной оценке лесосек 2009–2010 гг. Представленные данные показывают, что выход деловой древесины по дубу и осине как по результатам лесоустройства, так и по материалам отвода лесосек очень низкий.

Таблица 1

ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ПРИ РУБКЕ СПЕЛЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Древесная порода	Выход деловой древесины, % от ликвида	
	По данным лесоустройства	По материалам отвода лесосек
Сосна	90	82
Дуб	30	23
Береза	51	50
Осина	40	31

Сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris* L. является наиболее распространенной и наиболее ценной хвойной древесной породой в лесах Среднего Поволжья. Как указывает проф. В. В. Благовещенский (2005), в современный период сосна встречается почти на всей территории Приволжской возвышенности, правда, распространена она неравномерно. Наиболее крупные массивы сосновых лесов сосредоточены в ее центральной части (преимущественно в пределах Ульяновской и частично Пензенской областей) и приурочены, главным образом, к отложениям палеогена и четвертичным древнеаллювиальным отложениям (Талиев, 1905; Благовещенский, 2005).

Сосна обыкновенная обладает довольно широкой экологической амплитудой и в принципе может расти в самых различных местообитаниях, но очень чувствительна к деятельности человека, а из-за своего светолюбия не всегда выдерживает конкуренцию с другими древесными породами в естественных условиях (Талиев, 1905; Правдин, 1964; Гордиенко и др., 1995; Благовещенский, 2005).

Исследования товарной продукции сосновых древостоев проводились в трех типах леса: сосняках лишайниковых, сосняках травяных и сосняках сложных.

Сосняки лишайниковые характеризуются преобладанием в живом напочвенном покрове различных видов лишайников, чаще всего из рода

Cladonia (C. *sylvatica, C. rangiferina*, реже *C. alpestris*). Иногда в напочвенном покрове встречаются представители рода *Cetraria*. Чаще всего лишайниками покрыто 40–60 % площади. Характерными типами почв в сосняках лишайниковых являются скрытоподзолистые, песчаные. Типичные лишайниковые сосняки – это двухъярусные фитоценозы, когда под пологом сосны находится только лишайниковый ярус. Древесный ярус 10С II класса бонитета с полнотой 0,6–0,7. Ярус подлеска не выражен. Сосняки травяные – типы сосновых лесов, в живом напочвенном покрове которых преобладают травянистые растения. Древесный ярус представлен сосной I–II классов бонитета (10С) с полнотой 0,7. Иногда присутствует небольшая примесь лиственных пород. Подлесок редкий из рябины обыкновенной, бересклета бородавчатого, лещины обыкновенной. Почвы слабоподзолистые или серые лесные, легкосуглинистые. Сосняки сложные характеризуются многоярусным строением с участием многих древесных и кустарниковых пород и травянистых растений. Первый ярус образован сосной обыкновенной I класса бонитета с полнотой 0,7 второй – широколиственными породами также высокой производительности: дубом черешчатым, липой мелколистной, кленом остролистным. Подлесок состоит из лещины обыкновенной, бересклета бородавчатого, рябины обыкновенной. Живой напочвенный покров представлен дубравными видами травянистых растений с преобладанием сныти обыкновенной и осоки волосистой. Почвы серые лесные, легкосуглинистые.

Древесина сосны остается самой востребованной на потребительском рынке товаров и услуг. Выход деловой древесины из стволов сосны в среднем составляет 70–75 %, максимально возможный приближается к 80–85 %. Однако этого максимума сосна не всегда дает по различным причинам, в том числе из-за стволовых гнилей (Ежов и др., 1998; Минкевич, Ежов, 2001). Проблема зараженности сосновых древостоев сосновой губкой – *Phellinus pini* (Brot.) Bondartsev et Singer. очень актуальна и является предметом исследований многих ученых (Смирнова, 1963; Синадский, 1983; Татаринцев, 1994; Стороженко, 2000; Ежов, Конюшатов, 2001).

Большое влияние на выход деловой древесины оказывают возбудители стволовых гнилей. Этот показатель существенным образом зависит от линейной протяженности гнили в стволе. Линейная протяженность гнили в зараженных деревьях позволяет судить о возможности использования фаутных деревьев для получения деловых сортиментов. Для условий Ульяновской области линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины для сосновых древостоев, пораженных сосновой губкой, в расчете на 1 среднее дерево характеризуются следующими показателями (табл. 2).

Таблица 2

ЛИНЕЙНАЯ ПРОТЯЖЕННОСТЬ ГНИЛИ, РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ, ПОРАЖЕННОЙ СОСНОВОЙ ГУБКОЙ

Тип леса	Класс возраста	Высота, м	Объем ствола, м	Протяженность гнили		Расчетный выход		Фактический выход	
				м	%	м^3	%	м^3	%
Сосняк лишайниковый	IV	21,0	0,53	8,8+0,8	41,4	0,38	71,2	0,15	28,7
	V	22,0	0,78	10,7+0,9	49,0	0,61	78,8	0,23	29,7
	VI	23,0	0,97	11,0+1,1	47,4	0,75	77,6	0,28	29,2
Среднее		22,0	0,76	10,2	45,9	0,58	76,6	0,22	29,3
Сосняк травяной	IV	22,0	0,59	9,1+0,9	41,4	0,45	76,5	0,19	32,9
	V	22,0	0,81	11,2+1,2	51,9	0,61	75,6	0,19	23,7
	VI	23,0	1,06	11,9+0,9	51,7	0,84	79,5	0,29	27,5
Среднее		22,3	0,82	10,7	48,3	0,63	77,5	0,22	27,6
Сосняк сложный	IV	22,0	0,65	9,5+0,8	43,2	0,52	80,0	0,19	33,7
	V	23,0	0,86	11,4+1,2	51,3	0,71	82,2	0,17	28,0
	VI	23,0	1,08	12,1+0,9	52,6	0,86	80,1	0,26	27,2
Среднее		23,0	0,86	11,0	49,0	0,69	80,9	0,21	28,0
Среднее по классам возраста	IV	21,7	0,59	9,1	42,0	0,45	76,2	0,18	32,0
	V	22,3	0,82	11,1	50,7	0,64	78,9	0,19	25,9
	VI	23,0	1,04	11,7	50,6	0,82	79,3	0,28	27,9
Среднее по типам леса		22,4	0,82	10,6	47,8	0,63	78,5	0,22	28,3

Абсолютная протяженность гнили в стволах сосны, зараженных сосновой губкой, в обследованных древостоях составляет в среднем 10,6 м, относительная – 47,8 %. Средняя абсолютная протяженность гнили в стволах сосны с возрастом имеет тенденцию к увеличению.

Относительная же протяженность гнили с возрастом остается примерно на одном уровне. Следовательно, линейная протяженность гнили увеличивается примерно с такой же скоростью, с какой растет ствол дерева. Такая же закономерность распространения сердцевинной гнили в стволах сосны была отмечена В. К. Смирновой для сосняков восточного склона Среднего Урала (1963). Результаты исследований показывают, что заметного влияния лесорастительных условий на абсолютную и относительную линейную протяженности гнили не обнаружено. Полученные данные несколько отличаются от результатов исследований, проведенных О. Н. Ежовым и О. А. Конюшатовым (2001) в Архангельской области в сосняках: по абсолютной протяженности гнили в Ульяновской области среднее значение 9,1 м (IV класс возраста), 11,1 (V) и 11,7 м (VI), в Архангельской – 5,2 м (IV и V), 9,4 м (VI и VII); по относительной протяженности соответственно в Ульяновской области – 42,0 % (IV), 50,7 % (V) и 50,6 % (VI); в Архангельской – 30,0 % (IV и V) 62,1 % (VI и VII).

Это, по-видимому, объясняется различием почвенно-климатических условий (т. е. лесорастительной зоной) и производительности древостоев, что проявилось в различии характера взаимоотношений питающего древесного растения и патогенного гриба в лесах этих регионов.

При среднем расчетном выходе деловой древесины 0,63 м^3 на одно дерево поражение сосны сосновой губкой приводит к резкому снижению фактического выхода деловой древесины до 0,22 м^3, т. е. фактический выход снижается в 2,9 раза. Существенного влияния типов леса на фактический выход деловой древесины сосны в обследованных древостоях не обнаружено. В то же время расчетный выход деловой древесины сосны незначительно увеличивается по мере улучшения лесорастительных условий от сосняка лишайникового к сосняку сложному.

Расчетный выход деловой древесины сосны, как в абсолютных, так и в относительных величинах с возрастом закономерно увеличивается. Фактический выход деловой древесины в абсолютных единицах (м^3) с возрастом незначительно увеличивается, в относительных же единицах он находится примерно на одном уровне.

В современном растительном покрове Приволжской возвышенности, на которой расположена и Ульяновская область, количественно преобладают лиственные леса. Большая часть из них имеет вторичное происхождение, что в основном связано с многовековой хозяйственной деятельностью человека (Благовещенский, 2005).

Лиственные леса подразделяются на широколиственные и мелколиственные. Среди широколиственных дубовые леса в настоящее время являются преобладающими на Приволжской возвышенности. Не подлежит сомнению то, что в недалеком прошлом участие дубовых лесов в растительном покрове Приволжской возвышенности было гораздо более значительным. Сокращение площади дубовых лесов связано, прежде всего, с антропогенными сменами дуба липой и мелколиственными породами. Такие смены пород часто наблюдались при рубке как сосново-дубовых, так и чисто дубовых древостоев. Дубовые леса в геологическом отношении сравнительно молоды, Б. А. Келлер (1948) считает, что они сформировались на наших равнинах после ледникового периода, т. е. в начале нового каменного века (неолита).

В. В. Благовещенский (2005) считает, что преобладающее большинство территорий, занятых в настоящее время дубовыми лесами, раньше находилось под сосново-широколиственными лесами, в которых дуб образовывал второй ярус. После рубки таких лесов сосновый ярус не восстанавливался по целому ряду причин, а возобновление шло за счет порослевого дуба. Следовательно, можно говорить о производном характере дубовых лесов Приволжской возвышенности. В то же время М. Орлов (1895) указывает на то, что до XIII в. в Европе все еще господствовали лиственные, прежде всего дубовые леса, и вытеснение их хвойными только начиналось. Даже позднее Европа была покрыта сплошными лесами, причем дуб в составе этих лесов занимал едва ли не первое место.

В настоящее время наблюдается повсеместное и прогрессирующее усыхание и последующий распад существующих дубовых насаждений. Усыхание дуба в отдельные годы в некоторых регионах принимало катастрофический характер. Можно назвать множество причин неу-

довлетворительного состояния наших дубрав. Главной среди них является непродуманная хозяйственная деятельность человека. Проводимые в течение длительного времени сплошные и выборочные рубки привели к почти полному исчезновению семенного дуба и замене его порослевыми древостоями с пониженной жизнеспособностью и большой восприимчивостью к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды. Хотя, как отмечает И. Х. Хайров (2012), в южной части Приволжской возвышенности возможно появление дубняков семенного происхождения на 14 % площади, занятой осинниками.

Снижению жизнеспособности древостоев дуба способствовали также периодически повторяющиеся суровые зимы с очень низкими температурами (например, в конце 70-х начале 80-х гг. XX в.), засухи (например, летом 2010 г.), лесные пожары, понижения уровня грунтовых вод, нерегулируемая пастьба скота и сенокошение в лесу, чрезмерные рекреационные и техногенные нагрузки и многие другие факторы (Яковлев А. С., Яковлев И. А., 1999; Чураков, 2000). В. Г. Шаталов с соавторами (1991) считают, что к ослаблению и усыханию дубовых лесов в припойменных дубравах ведут резкие изменения гидрологического режима пойм в период весеннего половодья из-за недальновидной хозяйственной деятельности человека.

Основой формирования высококачественных, долговечных и продуктивных дубрав является повышение биологической устойчивости дубовых насаждений, возвращение им сложившейся в процессе эволюции структуры и состава, ведение хозяйства в дубравах на селекционно-генетической основе.

Одним из важнейших биотических факторов, оказывающих негативное воздействие на дубовые древостои, являются патогенные организмы – возбудители болезней, ведущее положение среди которых занимают грибы. Возбудители болезни сопровождают развитие дуба черешчатого на всем протяжении его индивидуального развития – от желудя до взрослого дуба. По нашим данным (Чураков, 2000), в дубравах Ульяновской области на дубе черешчатом выявлено 46 видов грибов. Существенный вред дубовым древостоям приносят трутовые грибы. Наибольшее распространение и хозяйственное значение имеет два из них: ложный дубовый трутовик – *Phellinus robustus* (P. Karst.) Bourdot & Galzin и дубовый трутовик – *Inonotus dryophilus* (Berk.) Murrill.

Изучение товарной продукции дубовых древостоев проводилось в трех типах леса: дубняках снытьевых, дубняках травяных и дубняках сложных.

Дубняки снытьевые характеризуются также простой структурой фитоценоза. Очень часто в составе древостоя наряду с низкоствольным дубом встречается осина и единично сосна. Древостои дуба III–II классов бонитета с полнотой 0,7. Ярус подлеска не выражен, встречаются единично бересклет бородавчатый, крушина ломкая, рябина обыкновенная. В травяном покрове преобладает сныть обыкновенная. Почвы темно-серые лесные, легкосуглинистые или тяжелосупесчаные.

Дубняки травяные являются самой распространенной группой дубовых лесов. В. В. Благовещенский (2005) считает, что травяные дубняки почти всегда возникают на месте сосново-дубовых лесов. Они отличаются сравнительно простой структурой фитоценоза, где в древостое имеется исключительно низкоствольный порослевой дуб III–IV классов бонитета с полнотой около 0,6, ярус подлеска выражен слабо и представлен единично бересклетом бородавчатым, рябиной обыкновенной, ракитником русским, а в травяном покрове доминируют лесные злаки или некоторые лесные осоки. Почвы серые лесные среднесуглинистые.

Дубняки сложные характеризуются тем, что при господстве дуба в древостое участвуют и другие широколиственные породы: липа мелколистная, клен остролистный и др. Из мягколиственных пород в составе древостоя иногда встречаются осина и береза. Порослевой дуб даже при наличии благоприятных почвенных условий не достигает высокой производительности (III класс бонитета). Подлесок часто достигает большой густоты и состоит в основном из лещины обыкновенной и бересклета бородавчатого. Травяной покров состоит из сныти, осок, звездчатки, медуницы, фиалок и т. д. Почвы серые лесные, легко- или среднесуглинистые.

Для условий Ульяновской области линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины для низкоствольных порослевых дубовых древостоев, пораженных ложным дубовым трутовиком, в расчете на среднее 1 дерево характеризуются следующими показателями (табл. 3).

Таблица 3

ЛИНЕЙНАЯ ПРОТЯЖЕННОСТЬ ГНИЛИ, РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ДУБА, ПОРАЖЕННОГО ЛОЖНЫМ ДУБОВЫМ ТРУТОВИКОМ

Тип леса	Класс возраста	Высота, м	Объем ствола, м	Протяженность гнили		Расчетный выход		Фактический выход	
				м	%	м^3	%	м^3	%
Дубняк снытьевый	IV	11,6	0,07	2,9±0,8	21,3	0,02	28,6	0,017	24,3
	V	15,1	0,14	3,6±0,9	22,3	0,04	28,6	0,034	24,3
	VI	16,8	0,20	4,3±0,9	24,2	0,06	30,0	0,051	25,5
Среднее		14,5	0,14	3,6	22,6	0,04	29,0	0,034	24,7
Дубняк травяной	IV	12,2	0,08	3,1±0,8	21,8	0,02	25,0	0,017	21,2
	V	15,3	0,15	3,9+0,7	23,9	0,05	33,3	0,039	26,0
	VI	19,1	0,22	4,5±0,9	24,9	0,07	36,4	0,061	27,7
Среднее		15,5	0,15	3,8	23,5	0,05	31,6	0,039	25,0
Дубняк сложный	IV	11,8	0,08	3,6±0,7	24,3	0,02	25,0	0,017	21,2
	V	16,1	0,19	4,3±0,8	25,4	0,06	31,6	0,043	22,6
	VI	18,9	0,25	4,9±0,9	25,9	0,08	32,0	0,062	24,8
Среднее		15,6	0,17	4,3	25,2	0,05	29,5	0,041	22,9
Среднее по классам возраста	IV	11,9	0,08	3,2	22,5	0,02	26,2	0,017	22,2
	V	15,5	0,16	3,9	23,9	0,05	31,2	0,039	24,3
	VI	18,3	0,22	4,6	25,0	0,07	32,8	0,058	26,0
Среднее по типам леса		15,2	0,15	3,9	23,8	0,05	30,1	0,038	24,2

Средняя абсолютная линейная протяженность гнили от ложного дубового трутовика в обследованных древостоях дуба составляет 3,9 м, что составляет 23,8 % от общей длины ствола. В обследованных древостоях не отмечено влияния лесорастительных условий на линейную протяженность гнили. Что касается влияния возраста на протяженность гнили, то здесь наблюдается такая же закономерность, которая отмечена для сосны: при заметном увеличении с возрастом абсолютной протяженности сердцевинной гнили от ложного дубового трутовика относительная протяженность гнили остается примерно на одном уровне.

При среднем объеме стволовой древесины одного дерева 0,15 м^3 расчетный выход деловой древесины составляет 0,05 м^3 (30,1 %), а фактический выход с учетом сердцевинной гнили составляет 0,038 м^3, или 24,2 %.

При поражении дуба дубовым трутовиком средние показатели линейной протяженности гнили, расчетного и фактического выхода деловой древесины в расчете на 1 дерево имеют следующие значения (табл. 4).

Таблица 4

ЛИНЕЙНАЯ ПРОТЯЖЕННОСТЬ ГНИЛИ, РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ДУБА, ПОРАЖЕННОГО ДУБОВЫМ ТРУТОВИКОМ

Тип леса	Класс возраста	Высота, м	Объем ствола, м	Протяженность гнили		Расчетный выход		Фактический выход	
				м	%	м^3	%	м^3	%
Дубняк снытьевый	IV	11,6	0,07	6,3+0,6	46,7	0,02	28,6	0,009	12,9
	V	15,1	0,14	8,4+0,9	53,2	0,04	28,6	0,018	12,9
	VI	16,8	0,20	8,6+1,1	50,3	0,06	30,0	0,029	14,5
Среднее		14,5	0,14	7,8	50,2	0,04	29,1	0,019	13,4
Дубняк травяной	IV	12,2	0,08	6,8+0,8	47,2	0,02	25,0	0,011	13,7
	V	15,3	0,15	8,5+0,9	52,5	0,05	33,3	0,025	16,7
	VI	19,1	0,22	9,1+1,1	51,1	0,08	36,4	0,031	14,1
Среднее		15,5	0,15	8,1	50,3	0,05	31,6	0,022	14,8
Дубняк сложный	IV	11,8	0,08	6,5+0,9	44,8	0,02	25,0	0,010	12,5
	V	16,1	0,19	8,8+0,9	53,3	0,06	31,6	0,031	16,3
	VI	18,9	0,25	9,3+1,3	52,5	0,08	32,0	0,038	15,2
Среднее		15,6	0,17	8,2	50,3	0,05	29,5	0,026	14,7
Среднее по классам возраста	IV	11,9	0,08	6,5	46,2	0,02	26,2	0,010	13,0
	V	15,5	0,16	8,6	53,0	0,05	31,2	0,025	15,3
	VI	18,3	0,22	9,0	51,3	0,07	32,8	0,033	14,6
Среднее по типам леса		15,2	0,15	8,0	50,2	0,05	30,1	0,023	14,3

Средняя абсолютная протяженность гнили от дубового трутовика в обследованных древостоях равна 8,0 м, что составляет 50,2 % от общей длины ствола. То есть линейная протяженность гнили от дубового трутовика на 4,1 м больше аналогичного показателя ложного дубового трутовика. В связи с этим фактический выход деловой древесины при поражении дуба дубовым трутовиком снижается на 39,5 % по сравнению с аналогичным показателем при поражении дуба ложным дубовым трутовиком. Заметного влияния типа леса на расчетный и фактический выход деловой древесины в обследованных древостоях дуба не обнаружено. При заметном увеличении абсолютной протяженности сердцевинной гнили от дубового трутовика с возрастом относительная протяженность гнили остается примерно на одном уровне.

Дуб черешчатый, являясь главной лесообразующей породой в зоне произрастания широколиственных лесов, имеет важное хозяйственное значение и требует к себе бережного отношения, пристального и заинтересованного внимания ученых-лесоводов, работников лесного хозяйства и всех жителей нашей страны.

Мелколиственные леса состоят в основном из березы и осины. Осина, тополь дрожащий, *Populus tremula* L. встречается почти повсеместно в европейской и азиатской частях нашей страны. Площадь осиновых лесов составляет около 2 % площади всех лесов РФ. В малоосвоенных лесах осина редко образует чистые древостои. Она чаще всего растет вместе с другими лесообразующими породами. В лесах с высоким объемом лесозаготовок осина занимает большие площади, активно участвуя в процессе смены пород. Там, где проводятся сплошные рубки леса, площадь осинников непрерывно увеличивается. Вполне допустимо, что и после лесных пожаров, на гарях развиваются осинники. Это связано с тем, что осина очень активно и быстро размножается корневыми отпрысками, а также обладает высокой семенной продуктивностью. Не менее важным ее качеством является и то, что многочисленные боковые поверхностные корни осины, несущие огромное количество придаточных почек, отходят от дерева иногда на 30–35 м. Поэтому для появления осинового леса на вырубке достаточно небольшой примеси осины в составе древостоя. По свидетельству С. С. Пятницкого (1963), если на 1 га леса имеется всего 10–12 деревьев осин, то после рубки может образоваться густой осиновый молодняк корнеотпрыскового происхождения. Таким образом, осина становится непременным спутником хозяйственной деятельности человека. Большой распространенностью в лесах осина обязана главным образом своей малой прихотливостью к условиям местопроизрастания. Она встречается на самых разнообразных почвах, избегая слишком болотистых мест. Особенно благоприятны ей свежие, даже сырые (но только не мокрые), богатые перегноем низменные местности, называемые в народе «раменья» (Кайгородов, 1931). Осина переносит некоторую солонцеватость почвы. Основные местообитания осины – это серые лесные, иногда темно-серые лесные суглинистые или тяжелосупесчаные почвы. На сухих каменистых и песчаных, а также заболоченных почвах осина довольно быстро отмирает. Порода светолюбива и зимостойка. Естественные осиновые древостои в основном имеют порослевое происхождение. При этом, как отмечают В. Г. Стороженко и др. (1987), для них характерна клоновая структура, а каждый клон представлен генетически однородными деревьями, которые появились вегетативным путем от одного дерева.

Осиновые леса Приволжской возвышенности, как и большинства других регионов Русской равнины, по мнению В. В. Благовещенского (2005), имеют вторичное происхождение. Они сменили коренные леса после рубок, особенно сплошных. Но, как отмечает исследователь, в коренном растительном покрове Приволжской возвышенности осина имелась в виде небольшой примеси и не была основной лесообразующей породой. Отсутствие доминирования осины в первичных лесах В. В. Благовещенский связывает с биологическими особенностями этой древесной породы. Поскольку осина светолюбива, она не могла нормально развиваться под густым пологом ненарушенного леса. Недолговечность жизни также ограничивает ее возможности по сравнению с другими древесными породами. Кроме того, в условиях ненарушенного леса способность осины успешно размножаться корневыми отпрысками не могла проявиться в значительных масштабах, поскольку обильное образование корневых отпрысков у осины происходит только после рубки деревьев. Возникновение осинников семенного происхождения вполне допустимо на площадях, пройденных пожарами. Но такие осинники также недолговечны, и осина быстро вытесняется другими древесными породами.

Благодаря продолжительной хозяйственной деятельности человека и прежде всего благодаря применявшейся системе рубок, осиновые леса получили широкое распространение, а осина стала одной из основных лесообразующих пород Среднего Поволжья. Осиновые леса Ульяновской области обладают низкой продуктивностью и в большинстве своем поражены сердцевинной гнилью от ложного осинового трутовика *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & P. N. Borisov (Чураков и др., 2011, 2013).

Изучение линейной протяженности гнили, расчетного и фактического выхода деловой древесины в древостоях осины проводилось в трех типах леса: осинники осоковые, снытьево-осоковые и снытьевые.

Осинники осоковые – это одни из наиболее распространенных типов осинового леса. Первый ярус насаждения представлен порослевой осиной (10Ос) III класса бонитета, единично встречается клен остролистный. Иногда во втором ярусе встречается липа мелколистная. Полнота 0,7. Подлесок состоит из лещины обыкновенной и бересклета бородавчатого. В травяном ярусе господствует осока волосистая, но представлены и другие травянистые растения. Имеется подрост клена. Почвы серые лесные, среднесуглинистые.

Осинники снытьево-осоковые чаще всего характеризуются отсутствием липы в древесном ярусе. Древесный ярус представлен только порослевой осиной (10Ос) III иногда II класса бонитета с полнотой 0,7. Подлесок редкий и состоит из малины, бересклета бородавчатого и лещины обыкновенной. Живой напочвенный покров представлен в основном снытью обыкновенной и осокой волосистой. Осинники снытьево-осоковые чаще всего встречаются на легкосуглинистых или тяжелопесчаных серых лесных почвах.

Осинники снытьевые часто появляются на месте сосново-дубовых лесов со снытью или на месте вторичных снытьевых дубняков (Благовещенский, 2005). Они характеризуются небольшой примесью дуба. Древесный ярус 9Ос1Д. Древостои III класса бонитета с полнотой 0,6. Ярус подлеска выражен слабо и представлен единично встречающимися лещиной обыкновенной, бересклетом бородавчатым, рябиной обыкновенной. В живом напочвенном покрове преобладает сныть обыкновенная. Почвы серые лесные, тяжелосупесчаные.

Определены линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины осины, пораженной ложным осиновым трутовиком, в расчете на 1 среднее дерево. Результаты представлены в табл. 5.

Таблица 5

ЛИНЕЙНАЯ ПРОТЯЖЕННОСТЬ ГНИЛИ, РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ОСИНЫ, ПОРАЖЕННОЙ ЛОЖНЫМ ОСИНОВЫМ ТРУТОВИКОМ

Тип леса	Класс возраста	Высота, м	Объем ствола, м	Протяженность гнили		Расчетный выход		Фактический выход	
				м	%	м³	%	м³	%
Осинник осоковый	IV	14,4	0,15	6,8±0,8	47,6	0,05	33,3	0,024	16,0
	V	16,3	0,23	9,4±1,1	57,9	0,08	34,8	0,035	15,2
	VI	18,1	0,32	12,9+1,2	71,1	0,13	40,6	0,044	13,7
Среднее		16,3	0,23	9,7	58,9	0,09	36,2	0,034	15,0
Осинник снытьево-осоковый	IV	14,3	0,15	6,7±0,8	47,2	0,05	33,3	0,026	17,3
	V	16,5	0,25	8,8±0,9	53,1	0,10	40,0	0,036	14,4
	VI	18,6	0,36	11,2+1,3	60,3	0,15	41,7	0,046	12,8
Среднее		16,5	0,25	8,9	53,5	0,10	38,3	0,036	14,8
Осинник снытьевый	IV	14,7	0,16	6,3±0,8	43,1	0,06	37,5	0,029	18,1
	V	17,6	0,26	9,1±1,2	51,5	0,11	42,3	0,038	14,6
	VI	19,3	0,33	12,3+1,1	63,9	0,13	39,4	0,051	15,4
Среднее		17,2	0,25	9,2	52,8	0,10	39,7	0,039	16,0
Среднее по классам возраста	IV	14,5	0,15	6,6	46,0	0,05	34,7	0,026	17,1
	V	16,8	0,25	9,1	54,2	0,10	39,0	0,036	14,7
	VI	18,7	0,34	12,1	65,1	0,14	40,6	0,047	14,0
Среднее по типам леса		16,7	0,24	9,3	55,1	0,10	38,1	0,036	15,3

Средняя линейная протяженность гнили в обследованных осиновых древостоях Ульяновской области составляет 9,3 м, или 55,1 %. По данным В. Е. Вихрова и др. (1969), протяженность сердцевинной гнили по классам возраста составляет в IV классе возраста 4,6 м, или 22,0 % от длины ствола (по нашим данным, соответственно 6,6 м и 46,0 %) , в V классе возраста – от 6,5 до 7,4 м, или 26,1–35,1 % (по нашим данным, 9,1 м и 54,2 %) и в VI классе возраста – от 8,3 до 10,0 м,

39,2–40,2 % (по нашим данным, 12,1 м и 65,1 %). Исследования Р. В. Ершова и О. Н. Ежова (2009) в осинниках Архангельской области показали, что абсолютная протяженность гнили по стволу составляет в среднем 7,0 м (с колебаниями от 1,0 до 21,0 м), максимальная протяженность гнили может достигать 93,0 % от длины ствола.

По мере увеличения возраста древостоев осины наблюдается рост как абсолютной, так и относительной протяженности гнили. Следовательно, в осиновых древостоях, в отличие от сосновых и дубовых, скорость распространения сердцевинной гнили от ложного осинового трутовика по стволу опережает скорость роста самого ствола. Это, по-видимому, связано с тем, что древесина осины имеет меньшую плотность (400 кг/м^3), чем древесина сосны (415 кг/м^3) и особенно дуба (570 кг/м^3) (Уголев, 2002). А известно, что древесина с малой плотностью обладает пониженной биостойкостью. Кроме того, сосна и дуб, в отличие от осины, являются ядровыми породами, и древесина сосны содержит смолу, а древесина дуба – таннины, которые являются хорошими антисептиками.

Полученные нами данные по скорости прироста гнили не совпадают с результатами исследований Р. В. Ершова и О. Н. Ежова (2009) в осинниках Архангельской области. По их данным, скорость прироста гнили совпадает с приростом дерева по высоте. Заметного влияния типа леса на линейную протяженность гнили в изученных лесорастительных условиях не обнаружено. Аналогичная закономерность отмечена Р. В. Ершовым и О. Н. Ежовым (2009) в осинниках Архангельской области. Проведенные В. В. Корнилиной (2013) исследования осинников в зоне хвойно-широколиственных лесов и лесостепной зоне Ульяновской области показали, что как абсолютная, так и относительная протяженность гнилей в стволах осины имеют примерно одинаковую величину в обеих зонах.

Гниль от осинового трутовика резко снижает выход деловой древесины по сравнению со здоровой древесиной. Если в среднем по всем исследованным типам леса в здоровых древостоях выход деловой древесины составляет 38,1 % с одного дерева, то в пораженных сердцевинной гнилью – 15,3 %, т. е. снижение более чем в 2 раза. Тип леса заметного влияния на выход деловой древесины, как в здоровых, так и в пораженных гнилью древостоях, по полученным результатам, не оказывает.

В приведенных таблицах представлены данные по фактическому выходу деловой древесины из среднего модельного дерева, пораженного тем или иным трутовиком. Практический интерес для арендаторов лесных участков и работников лесного хозяйства представляет фактический выход деловой древесины в пораженных сердцевинной гнилью древостоях в пересчете на единицу площади. При расчете фактического выхода деловой древесины учитывалась деловая древесина как здоровых, так и пораженных гнилью деревьев на 1 га. В табл. 6 представлены данные по фактическому выходу деловой древесины в сосновых древостоях, пораженных сосновой губкой.

Таблица 6

РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЯХ, ПОРАЖЕННЫХ СОСНОВОЙ ГУБКОЙ

Тип леса	Класс возраста	Число деревьев, шт./га	Число зараж. дерев., шт./га	Общий запас, м^3/га	Расчетный выход деловой, м^3/га	Фактический выход, м^3/га	Расчетный выход деловой, %	Фактический выход, %
Сосняк лишайниковый	IV	376	22	199,3	142,9	137,8	71,7	69,1
	V	317	23	247,3	193,4	184,6	78,2	74,6
	VI	254	21	246,4	190,5	180,6	77,3	73,3
Среднее		316	22	231,0	175,6	167,7	75,7	72,3
Сосняк травяной	IV	381	26	224,8	171,5	164,6	76,3	73,2
	V	325	27	263,2	198,2	186,9	75,3	71,0
	VI	262	23	277,7	220,1	207,5	79,3	74,7
Среднее		323	25	255,2	196,6	186,3	77,0	73,0
Сосняк сложный	IV	379	28	246,4	197,1	187,8	80,0	76,2
	V	328	27	282,1	232,9	218,3	82,6	77,4
	VI	276	25	298,1	237,4	222,4	79,6	74,6
Среднее		327	27	275,5	222,5	209,5	80,7	76,1
Среднее по классам возраста	IV	379	25	223,5	170,5	163,4	76,0	72,8
	V	323	26	264,2	208,2	196,6	78,7	74,3
	VI	264	23	274,1	216,0	203,5	78,7	74,2
Среднее по типам леса		322	25	253,9	198,2	187,8	77,8	73,8

Данные табл. 6 показывают, что средний запас древесины в изучаемых сосновых древостоях составляет 253,9 м^3 на 1 га, расчетный выход деловой древесины – 198,2 м^3/га, или 77,8 %, а фактический выход с учетом пораженных сосновой губкой деревьев – 187,8 м^3/га, или 73,8 % от общего запаса древесины.

Полученные расчетные и фактические данные по выходу деловой древесины с единицы площади (соответственно 77,8 и 73,8 %), вообще-то, мало отличаются. Но здесь нужно иметь в виду то, что количество пораженных сосновой губкой деревьев в общей массе древостоя сравнительно мало (в диапазоне от 9 до 16 % в зависимости от лесорастительных условий и возраста древостоя) (Чураков, Кондрашкин, 2009). Поэтому снижение выхода деловой древесины пораженных деревьев (28,5 %) незначительно сказывается на общем выходе деловой древесины соснового древостоя, в котором численно преобладают здоровые деревья.

Наблюдается тенденция к увеличению абсолютных и относительных величин общего запаса, расчетного и фактического выхода деловой древесины сосны по мере улучшения лесорастительных условий. Общий запас и выход деловой древесины с возрастом также увеличиваются. Но здесь необходимо отметить, что наибольшее увеличение этих показателей отмечено между IV и V классами возраста. То есть по достижении возраста спелости накопления древесной продукции в сосняках почти не происходит.

В табл. 7 представлены данные по фактическому выходу деловой древесины в дубовых древостоях, пораженных ложным дубовым трутовиком. Средний запас древесины дуба в дубравах по 3 типам леса составляет 131,9 м^3 на 1 га. При этом расчетный выход деловой древесины равен 40,4 м^3 на 1 га, что соответствует 30,0 % от общего запаса древесины. Фактический выход деловой древесины, с учетом поражения части деревьев в древостое ложным дубовым трутовиком составляет 37,1 м^3 на 1 га, или 27,7 % от общего запаса древесины. Следовательно, поражение части деревьев в древостое ложным дубовым трутовиком приводит к снижению выхода деловой древесины с 1 га на 3,3 м^3, или на 8,2 % по сравнению с расчетным выходом. По мере улучшения лесорастительных условий от дубняка снытьевого к дубняку сложному наблюдается небольшое абсолютное увеличение фактического выхода деловой древесины с 32,8 до 40,0 м^3 на 1 га. Что касается относительного изменения фактического выхода деловой древесины, то получается несколько иная картина: в дубняке снытьевом этот показатель равен 27,5 %, в дубняке травяном – 28,9 % и в дубняке сложном – 26,6 %.

Таблица 7

РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В ДУБОВЫХ ДРЕВОСТОЯХ, ПОРАЖЕННЫХ ЛОЖНЫМ ДУБОВЫМ ТРУТОВИКОМ

Тип леса	Класс возраста	Число деревьев, шт./га	Число зараж. дерев. шт./га	Общий запас, м^3/га	Расчетный выход деловой, м^3/га	Фактический выход, м^3/га	Расчетный выход деловой, %	Фактический выход, %
Дубняк снытьевый	IV	1216	392	85,1	24,3	23,1	28,6	27,1
	V	931	336	130,3	37,2	35,2	28,5	27,0
	VI	711	269	142,2	42,7	40,2	30,0	28,3
Среднее		953	332	119,2	34,7	32,8	29,0	27,5
Дубняк травяной	IV	1175	431	94,0	23,5	22,2	25,0	23,6
	V	943	376	141,5	47,1	42,9	33,3	30,3
	VI	698	288	153,6	55,8	50,4	36,3	32,8
Среднее		939	365	129,7	42,1	38,5	31,5	28,9
Дубняк сложный	IV	1162	438	93,0	23,2	21,9	24,9	23,5
	V	904	375	171,8	54,2	47,8	31,5	27,8
	VI	701	323	175,3	56,1	50,2	32,0	28,6
Среднее		922	379	146,7	44,5	40,0	29,5	26,6
Среднее по классам возраста	IV	1184	420	90,7	23,7	22,4	26,2	24,7
	V	926	362	147,9	46,2	42,0	31,1	28,4
	VI	703	293	157,0	51,5	46,9	32,8	29,9
Среднее по типам леса		938	358	131,9	40,4	37,1	30,0	27,7

То есть тип леса не оказывает влияния на относительные показатели выхода деловой древесины в дубовых древостоях при поражении их ложным дубовым трутовиком.

Возраст древостоя оказывает небольшое влияние на фактический выход деловой древесины. В IV классе возраста фактический выход составляет 22,4 м^3 (24,7 %), в V – 42,0 м^3 (28,4 %) и в VI – 46,9 м^3 на 1 га (29,9 %).

В табл. 8 представлены данные по фактическому выходу деловой древесины в дубовых древостоях, пораженных дубовым трутовиком.

При поражении древостоев дуба дубовым трутовиком фактический выход деловой древесины с 1 га в среднем составляет 31,6 м^3 (23,6 %), что на 5,5 м^3 ниже, чем при поражении деревьев ложным дубовым трутовиком, что связано с большей линейной протяженностью гнили при развитии на дубе дубового трутовика (в среднем около 8 м) по сравнению с ложным дубовым трутовиком (3,9 м). Поражение части деревьев дубовым трутовиком приводит к снижению выхода деловой древесины дуба на 8,8 м^3 с 1 га, или на 21,8 %, по сравнению с расчетным выходом.

Таблица 8

РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В ДУБОВЫХ ДРЕВОСТОЯХ, ПОРАЖЕННЫХ ДУБОВЫМ ТРУТОВИКОМ

Тип леса	Класс возраста	Число деревьев, шт./га	Число зараж.дерев., шт./га	Общий запас, м^3/га	Расчетный выход деловой, м^3/га	Фактический выход, м^3/га	Расчетный выход деловой, %	Фактический выход, %
Дубняк снытьевый	IV	1216	443	85,1	24,3	19,4	28,6	22,8
	V	931	371	130,3	37,2	29,1	28,5	22,3
	VI	711	315	142,2	42,7	32,9	30,0	23,1
Среднее		953	376	119,2	34,7	27,1	29,0	22,7
Дубняк травяной	IV	1175	441	94,0	23,5	19,5	25,0	20,7
	V	943	381	141,5	47,1	37,6	33,3	26,6
	VI	698	306	153,6	55,8	40,8	36,3	26,6
Среднее		939	376	129,7	42,1	32,6	31,5	24,6
Дубняк сложный	IV	1162	423	93,0	23,2	19,0	24,9	20,4
	V	904	377	171,8	54,2	43,3	31,5	25,2
	VI	701	314	175,3	56,1	42,9	32,0	24,5
Среднее		922	371	146,7	44,5	35,0	29,5	23,4
Среднее по классам возраста	IV	1184	436	90,7	23,7	19,3	26,2	21,3
	V	926	376	147,9	46,2	36,7	31,1	24,7
	VI	703	311	157,0	51,5	38,9	32,8	24,7
Среднее по типам леса		938	374	131,9	40,4	31,6	30,0	23,6

Намечается тенденция к увеличению расчетного и фактического выхода деловой древесины по мере улучшения лесорастительных условий и возраста древостоев.

В табл. 9 представлены данные по фактическому выходу деловой древесины в осиновых древостоях, пораженных ложным осиновым трутовиком. В исследованных осиновых древостоях разных классов возраста средний запас древесины по трем типам леса составил 159,3 м^3 на 1 га. Расчетный выход деловой древесины в обследованных древостоях в среднем составил 61,0 м^3/га, или 38,1 %. При поражении большей части деревьев ложным осиновым трутовиком средний фактический выход деловой древесины упал до 26,6 м^3 с 1 га, что составляет 16,8 % от общего запаса древесины, или 43,6 % от расчетного выхода деловой древесины. По данным А. М. Жукова (1978), сердцевинная гниль от ложного осинового трутовика может снизить выход деловой древесины в осинниках V и VI классов возраста на 95 % в лесостепном Приобье и на 65 % в Присалаирье.

Следовательно, поражение осины ложным осиновым трутовиком приводит к резкой потере товарных качеств древостоев и переводит их в разряд дровяных.

С улучшением лесорастительных условий от осинника осокового к осиннику снытьевому наблюдается тенденция к увеличению расчетного и фактического выхода деловой древесины. С возрастом расчетный выход деловой древесины также увеличивается. Что касается фактического выхода деловой древесины, то здесь наблюдается обратная зависимость, что, по-видимому, связано с увеличением линейной протяженности гнили в стволах с возрастом древостоев.

Таблица 9

РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В ОСИНОВЫХ ДРЕВОСТОЯХ, ПОРАЖЕННЫХ ЛОЖНЫМ ОСИНОВЫМ ТРУТОВИКОМ

Тип леса	Класс возраста	Число деревьев, шт./га	Число зараж. дерев., шт./га	Общий запас, м³/га	Расчетный выход деловой, м³/га	Фактический выход, м³/га	Расчетный выход деловой, %	Фактический выход, %
Осинник осоковый	IV	978	912	146,7	48,9	25,2	33,3	17,2
	V	648	603	149,0	51,8	24,7	34,8	16,6
	VI	483	466	154,6	62,8	22,7	40,6	14,7
Среднее		703	660	150,1	54,5	24,2	36,2	16,2
Осинник снытьево-осоковый	IV	989	909	148,4	49,5	27,6	33,4	18,6
	V	654	613	163,5	65,4	26,2	40,0	16,0
	VI	496	483	178,6	74,4	24,2	41,7	13,5
Среднее		713	668	163,5	63,1	25,5	38,4	16,0
Осинник снытьевый	IV	969	864	155,0	58,1	31,4	37,5	20,2
	V	667	608	173,4	73,4	29,6	42,3	17,1
	VI	498	465	164,3	64,7	28,0	39,4	17,0
Среднее		711	646	164,2	65,4	29,7	39,7	18,1
Среднее по классам возраста	IV	979	895	150,0	52,2	28,1	34,7	18,7
	V	656	608	162,0	63,5	26,8	39,0	16,6
	VI	492	471	165,8	67,3	25,0	40,6	15,1
Среднее по типам леса		709	658	159,3	61,0	26,6	38,1	16,8

В связи с тем, что дубовый и ложный дубовый трутовики часто встречаются в одних и тех древостоях, важно выявить совместное влияние этих возбудителей сердцевинных гнилей на выход деловой древесины в дубняках разного возраста (табл. 10).

Таблица 10

РАСЧЕТНЫЙ И ФАКТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В ДРЕВОСТОЯХ ДУБА, ПОРАЖЕННЫХ ДУБОВЫМ И ЛОЖНЫМ ДУБОВЫМ ТРУТОВИКАМИ

Тип леса	Класс возраста	Фактический выход, м³	Число деревьев, шт./га	Число зараж.деревьев, шт./га	Общий запас, м³/га	Расчетный выход деловой, м³/га	Фактический выход, м³/га	Расчетный выход деловой, %	Фактический выход, %
Дубняк снытьевый	IV	0,013	1216	835	85,1	24,3	18,5	28,6	21,7
	V	0,026	931	707	130,3	37,2	27,3	28,5	21,0
	VI	0,040	711	584	142,2	42,7	31,0	30,0	21,8
Среднее		0,023	953	709	119,2	34,7	25,6	29,0	21,5
Дубняк снытево-осоковый	IV	0,014	1175	872	94,0	23,5	18,3	25,0	19,5
	V	0,032	943	757	141,5	47,1	33,5	33,3	23,7
	VI	0,046	698	594	153,6	55,8	35,6	36,3	23,2
Среднее		0,035	939	741	129,7	42,1	29,1	31,5	22,1
Дубняк сложный	IV	0,013	1162	861	93,0	23,2	17,2	24,9	18,5
	V	0,037	904	752	171,8	54,2	36,9	31,5	21,5
	VI	0,050	701	637	175,3	56,1	37,0	32,0	21,1
Среднее		0,035	922	750	146,7	44,5	30,4	29,5	20,4
Среднее по классам возраста	IV	0,013	1184	856	90,7	23,7	18,0	26,2	19,9
	V	0,032	926	739	147,9	46,2	32,6	31,1	22,1
	VI	0,045	703	605	157,0	51,5	34,5	32,8	22,0
Среднее по типам леса		0,030	938	733	131,9	40,4	28,4	30,0	21,3

Анализ данных табл. 10 показывает, что при одновременном нахождении в древостое деревьев, пораженных ложным дубовым трутовиком, и деревьев, пораженных дубовым трутовиком, фактический выход деловой древесины в дубовом древостое снижается до 28,4 м³ на 1 га, что составляет 21,3 % от общего запаса древостоя. Этот показатель на 8,7 м³/га (на 23,5 %) ниже, чем при поражении древостоев только ложным дубовым трутовиком и на 3,2 м³/га (на 10,1 %) ниже по сравнению с древостоями, пораженными только дубовым трутовиком. Наблюдается тенденция к увеличению расчетного и фактического выхода деловой древесины по мере улучшения лесорастительных условий и увеличения возраста древостоев.

По данным В. П. Крайнева (по: Чеведаев, 1963), в низкобонитетных дубняках вследствие высокой фаутности древостоев выход деловой древесины составляет 20–30 % запаса. По данным же Н. В. Напалкова (по: Чеведаев, 1963), количество деловой древесины в низкобонитетных дубняках не превышает 1–9 %.

Выводы

1. Относительная протяженность сердцевинной гнили в стволах сосны и дуба с возрастом остается примерно на одном уровне. Следовательно, линейная протяженность гнили увеличивается примерно с такой же скоростью, с какой растет ствол дерева.
2. В осиновых древостоях, в отличие от сосновых и дубовых, скорость распространения сердцевинной гнили от ложного осинового трутовика по стволу опережает скорость роста самого ствола.
3. Заметного влияния типа леса на линейную протяженность гнили в изученных лесорастительных условиях не обнаружено.
4. Определяющим фактором, влияющим на протяженность гнили в стволах деревьев, является возраст древостоя.
5. Фактический выход деловой древесины изучаемых древесных пород зависит от доли участия пораженных сердцевинной гнилью деревьев в общей массе древостоя.
6. По мере улучшения лесорастительных условий расчетный и фактический выход деловой древесины незначительно увеличивается.
7. Расчетный выход деловой древесины сосны, дуба и осины при поражении древостоев сердцевинной гнилью с возрастом повышается.
8. Фактический выход деловой древесины у сосны и дуба повышается до V класса возраста, а у осины – понижается, после чего он стабилизируется.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев И. А. Научные основы лесохозяйственных мер борьбы с корневой губкой в лесах Полесья и лесостепи УССР: Автореф. дис. … д. с.-х. наук. Л.: Изд-во ЛОЛЛТА, 1974. 35 с.

Благовещенский В. В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск, 2005. 714 с.

Вихров В. Е., Федоров Н. И., Кочановский С. Б. Типы гнилей стволов осины и их характеристика // Лесной журнал. 1969. № 2. С. 11–15.

Гусева О. Н. Поражение корневой губкой чистых и смешанных культур сосны в условиях экологического стресса: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2011. 23 с.

Ватковский О. С. Биологическая продуктивность солонцовых дубрав Теллермановского лесничества // Продуктивность органической массы лесов в разных природных зонах. М.: Наука, 1973. С. 28–54.

Гордиенко М. И., Шаблий И. В., Шлапак В. П. Сосна обыкновенная. Ее особенности, создание культур, производительность. Київ: Либідь, 1995. 222 с.

Ежов О. Н. Афиллофоровые грибы сосны обыкновенной и их значение в лесных экосистемах на территории Архангельской области. Екатеринбург, 2012. 147 с.

Ежов О. Н., Лебедев А. В., Иванова Э. А. Патология деревьев сосны в разных типах леса // Лесной журнал. 1998. № 1. С. 11–17.

Ежов О. Н., Конюшатов О. Н. Распределение гнили сосновой губки в стволах сосны // Лесоведение. 2001. № 1. С. 71–74.

Ершов Р. В., Ежов О. Н. Афиллофороидные грибы осины на северо-западе Русской равнины. Архангельск, 2009. 123 с.

Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.

Кайгородов Д. Н. Беседы о лесе. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 247 с.

Келлер Б. А. Основы эволюции растений. М.; Л., 1948. С. 32–34.

Корнилина В. В. Биоэкологические особенности влияния *Phellinus tremulae* (Bond. et Boriss.) на продуктивность осиновых древостоев: Дис. … канд. биол. наук. Ульяновск, 2013. 190 с.

Куликова Т. А. Оценка продуктивности лесов. М.: Лесная промышленность, 1981. 151 с.

Минкевич И. И., Ежов О. Н. Распространение и морфологическое разнообразие плодовых тел сосновой губки в лесах Европейского Севера России // Лесной журнал. 2001. № 3. С. 41–45.

Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 174 с.

Мухин В. А., Диярова Д. К. Сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 41–48.

Орлов М. М. Дубовые леса Европейской России // Лесной журнал. 1895. № 6. С. 25–29.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М., 1964. 64 с.

Пятницкий С. С. Вегетативный лес. М.: Гослесбумиздат, 1963. 139 с.

Рубцов В. В., Уткина И. А. Влияние метеофакторов на прирост древесины // Лесоведение. 1995. № 1. С. 24–34.

Сафонова Т. И. Особенности формационной микобиоты дереворазрушающих грибов березняков Оренбургской области // Матер. VIII Междунар. конф. «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». Ульяновск: УлГУ, 2012. С. 167–171.

Синадский Ю. В. Сосна. Ее вредители и болезни. М., 1983. 344 с.

Смирнова В. К. Сосновая губка в различных типах леса и ее влияние на выход деловой древесины // Вопросы лесозащиты. Т. II. М., 1963. С. 27–30.

Стороженко В. Г. Структура грибных дереворазрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 224–291.

Стороженко В. Г. Дереворазрушающие грибы в формировании баланса накапливаемой и разлагаемой биомассы в лесных биогеоценозах // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012а. С. 7–21.

Стороженко В. Г. Динамика древесного отпада в коренных ельниках европейской тайги // Хвойные бореальной зоны. Красноярск, 2012б. Т. XXX, № 3–4. С. 205–210.

Стороженко В. Г., Михайлов Л. Е., Багаев С. Н. Ведение хозяйства в осинниках. М.: Агропромиздат, 1987. 145 с.

Талиев В. И. Растительность меловых обнажений южной России // Тр. об-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. 1905. Ч. II. С. 34–36.

Татаринцев А. И. Особенности распространения и развития стволовой гнили сосны (возбудитель *Phellinus pini*) в лесах Красноярского Приангарья и меры ограничения вредоносности болезни: Автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб., 1994. 23 с.

Уголев Б. Н. Древесиноведение с основами лесного товароведения. М.: МГУЛ, 2002. 340 с.

Хайров И. Х. Современное состояние и эколого-ценотические особенности осинников южной части Приволжской возвышенности: Дис. … канд. биол. наук. Саратов, 2012. 198 с.

Чеведаев А. А. Дуб, его свойства и значение. М.: Гослесбумиздат, 1963. 232 с.

Чураков Б. П. Фитопатогенные грибы дубовых лесов // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 292–316.

Чураков Б. П., Кандрашкин А. И. Зараженность древостоев сосны сосновой губкой в различных типах леса и ее влияние на выход деловой древесины // Лесной журнал. 2009. № 3. С. 37–41.

Чураков Б. П., Корнилина В. В., Замалдинов И. Т. Влияние сердцевинной гнили на выход деловой древесины в осиновых древостоях // Лесоведение. 2011. № 2. С. 19–24.

Чураков Б. П., Замалдинов И. Т., Митрофанова Н. А., Пузырев Д. А. Продуктивность внутривидовых форм осины в связи с поражением их сердцевинной гнилью // Ульяновский медико-биологический журнал. 2013. № 2. С. 97–107.

Шаталов В. Г., Казанцев И. Я., Калиниченко В. А. Состояние дубрав в нижнем течении р. Северный Донец // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах. Воронеж, 1991. С. 102–103.

Щепащенко Д. Г., Швиденко А. З., Шалаев В. С. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственничных лесов северо-востока России. М.: МГУЛ, 2008. 295 с.

Яковлев А. С., Яковлев И. А. Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола, 1999. 351 с.

ИНФЕКЦИОННОЕ УСЫХАНИЕ ПОБЕГОВ *PINUS SYLVESTRIS* L. В НАСАЖДЕНИЯХ БЕЛАРУСИ

В. А. Ярмолович, Н. О. Азовская

Белорусский государственный технологический университет, mycology@tut.by

В Республике Беларусь сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является основной лесообразующей породой, занимая более 50 % покрытой лесом площади. Ежегодно искусственное лесовосстановление и лесоразведение этой породы производится на площади свыше 25 тыс. га (около 66 % площади всех создаваемых в республике лесных культур). В лесных культурах и молодняках сосны, наряду с такими широко распространенными заболеваниями как корневые гнили, вызываемые корневой губкой и опенком осенним, большое значение имеет ряд болезней, приводящих к поражению и усыханию молодых формирующихся побегов деревьев. Они повсеместно встречаются на лесных древесных породах не только в Беларуси, но и в других странах мира, где произрастает сосна. Инфекционная этиология, а также сходные симптомы и признаки таких заболеваний позволяют объединить их в тип болезни «инфекционное усыхание побегов».

В 2009 г. лесопатологической партией РУП «Белгослес» в лесных культурах и молодняках сосны в Беларуси было выявлено массовое поражение и усыхание побегов от воздействия патогенных организмов (Сазонов и др., 2010). Распространенность болезни на многих участках достигала 40–60 %. Основного возбудителя болезни, приводящего к усыханию побегов, на момент проведения полевых исследований идентифицировать не удалось в связи с новыми для республики симптомами поражения растений сосны. Это явилось одной из основных причин проведения научных исследований в рамках данной работы. Актуальность работы обусловлена значительной распространенностью инфекционного усыхания побегов, недостаточной изученностью в Беларуси фитопатогенных организмов, вызывающих этот тип болезни, и отсутствием системы защитных мероприятий.

Изученность инфекционных болезней побегов молодых растений сосны обыкновенной

Проблемами, связанными с усыханием побегов сосны, занимались ученые на протяжении векового периода на территории более чем 30 стран в связи с широкой распространенностью и значительной вредоносностью данного типа болезни. К наиболее распространенным патогенам, вызывающим усыхание побегов сосны, T. Kurkela (1990), Н. И. Федоров (2004) и др. относят грибы: *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet (возбудитель побегового рака), *Sclerophoma pityophila* (Corda) v. Höhn (возбудитель склерофомоза), *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton [= *Diplodia pinea* (Desm.) J. Kickx f.] (возбудитель диплодиевого некроза), *Melampsora pinitorqua* Rostr. (возбудитель искривления побегов сосны). Изучением возбудителей усыхания побегов сосны занимались в разное время на территории бывшего СССР – П. Г. Трошанин (1952), А. П. Василяускас (1969), В. Н. Федоров (1978), В. И. Крутов (1987, 1994), В. И. Крутов, М. Э. Хансо (1989), Д. Б. Беломесяцева (2007), Н. Ф. Кириленкова (2008), Э. С. Соколова (2009) и др.; в других странах – Y. Naidenow (1990), M. Sakowska-Krzencessa (1990), M. Giertych, R. Rozkowski (1990), P. Barklund (1990), K. Derome (1995), A. Donaubauer (1995), U. Heiniger (1995), J. Kaitera et al. (1998), G. Laflamme et al. (1998) и др. В англоязычной научной литературе синонимами инфекционного усыхания побегов являются: «shoot blight» (увядание, усыхание побегов), «dieback» (отмирание, верхушечное усыхание) и «cankers» (некрозы, или раковые язвы).

Анализ литературных данных показал, что мероприятия по защите сосны от комплекса патогенных организмов, вызывающих инфекционное усыхание побегов, в основном сводятся к обрезке

и удалению пораженных побегов, правильному подбору породного состава древесных растений (в соответствии с почвенно-грунтовыми и климатическими условиями), обработке фунгицидами. Однако указанные в публикациях фунгициды в настоящее время, по большей части, исключены из оборота в связи с их опасностью для человека, животных и окружающей среды.

Материалы и методы

Исследования проводились в лесных культурах и сосновых насаждениях I–II классов возраста (молодняках) во всех трех геоботанических подзонах и 7 лесорастительных округах, выделенных на территории Республики Беларусь. Лесопатологическое обследование на площади около 4 тыс. га производилось по методам Е. Г. Мозолевской и др. (1984), заложены 53 временные пробные площади, собрано более 300 образцов пораженных побегов из разных регионов республики. Систематическое положение и вид возбудителя устанавливали с помощью определителей B. C. Sutton (1980), V. A. Mel'nik (2000). Лабораторные исследования проводились общепринятыми методами (Чумаков, 1974; Федоров, Ярмолович, 2005 и др.). Биометрические показатели спороношений устанавливались по методике И. И. Минкевича (1977). При изучении степени снижения прироста пораженных деревьев использовали методические указания В. В. Молчановой, В. В. Смирновой (1967).

Фунгицидные и фунгистатические свойства 14 препаратов *in vitro* исследовали по методикам Т. В. Аристовской (1962), Н. С. Егорова (1965), *in vivo* – с использованием методических рекомендаций по регистрационным испытаниям фунгицидов и биопрепаратов (Методические указания…, 2007, 2008). Изучение популяционно-генетической структуры *S. sapinea* и анализ пространственной структурированности генотипов в насаждениях на территории 17 лесхозов Беларуси проведены по методам В. Е. Падутова и др. (2007). В опыте по изучению распределения генотипов/клонов внутри насаждений участвовали 40 изолятов гриба *S. sapinea.* Статистическая обработка данных осуществлялась методами вариационной статистики с использованием компьютерных программ MS Excel и Statistica 6.0.

Авторы благодарят научных сотрудников: О. Ю. Баранова (Институт леса НАН Беларуси); Л. И. Прищепа и Д. В. Войтка (Институт защиты растений); О. В. Молчан и Э. И. Коломиец (Институт микробиологии НАН Беларуси); Д. Б. Беломесяцеву (Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси) за помощь, оказанную в проведении исследований.

Результаты

В период с 2009 по 2012 гг. в лесных культурах и молодняках *Pinus sylvestris* L. нами было выявлено 3 вида патогенных микроорганизмов, вызывающих инфекционное усыхание побегов. Это грибы: *Melampsora pinitorqua* Rostr. (возбудитель искривления побегов сосны); *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet (возбудитель побегового рака), *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton (возбудитель диплодиоза, или диплодиевого некроза). Последний, как оказалось, наиболее широко встречается в сосновых культурах и молодняках (37,2 %) (табл. 1).

Возбудитель соснового вертуна, ржавчинный гриб *M. pinitorqua*, ежегодно широко встречается в сосновых культурах и молодняках (26,4 % от обследованной площади). Распространенность болезни на отдельных участках может достигать 50 %, однако в среднем по всем обследованным насаждениям число пораженных деревьев составляет только 1,7 % от общего их учтенного количества.

Таблица 1

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ИНФЕКЦИОННОГО УСЫХАНИЯ ПОБЕГОВ В СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ БЕЛАРУСИ I–II КЛАССОВ ВОЗРАСТА, 2009–2012 ГГ.

Болезнь, возбудитель	Обследованная площадь, га	Площадь поражения	
		га	%
Сосновый вертун, *Melampsora pinitorqua*	3903,4	1031,2	26,4
Диплодиоз, *Sphaeropsis sapinea*		1452,9	37,2
Побеговый рак, *Gremmeniella abietina*		1,0	< 1,0

Основной вред болезни заключается в деформации побегов текущего года прироста, к тому же возбудитель соснового вертуна в большинстве случаев (58,8 %) поражает центральный побег, что ведет к искривлению формирующегося ствола.

Возбудитель побегового рака, сумчатый гриб *G. abietina* был обнаружен в Беларуси как патоген хвойных пород в середине прошлого столетия и с тех пор несколько десятилетий широко встречался в лесных питомниках и культурах. В настоящее время, как показали исследования, гриб обнаруживается редко и на небольших площадях (до 1 %).

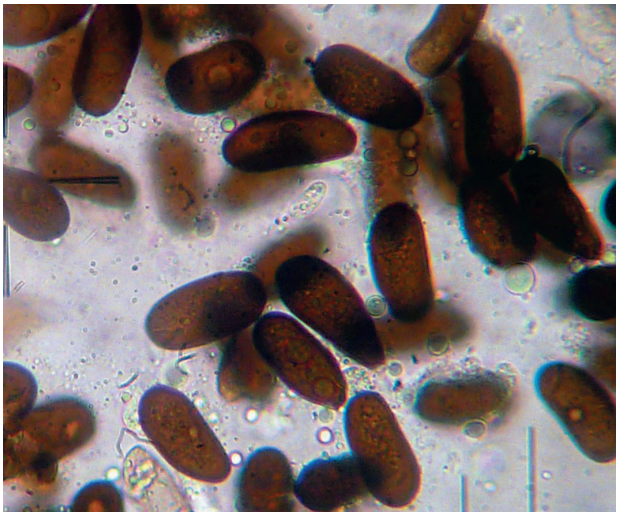
Интерес представляет новый для Беларуси патогенный вид – гриб *S. sapinea*. Сведения об обнаружении гриба на древесных растениях в республике ранее содержались только в двух работах – В. И. Корзенка (Карзянок, 1990) на ели колючей и Н. Ф. Кириленковой и др. (2008) на сеянцах сосны обыкновенной (в лесных питомниках). Таким образом, в сосновых насаждениях Беларуси диплодиоз регистрируется нами впервые (Ярмолович и др., 2010).

Анализ научных публикаций показал, что диплодиевый некроз не раз привлекал внимание ученых разных стран и в разное время. Он отмечен во многих странах Европы, Америки, Африки, в Австралии на различных видах сосен, а также на видах из родов *Abies, Araucaria, Cedrus, Cupressus, Juniperus, Larix, Picea, Pseudotsuga.* Изучению возбудителя болезни посвящены работы зарубежных ученых: J. T. Blodgett (1997), G. W. Peterson (1977), M. A. Palmer et al. (1987), D. Smith et al. (1995), G. R. Stanosz et al. (2007), M. de Kam (1990), B. C. van Dam, M. de Kam (1984), B. Fabre (2011), H. Butin (1984). На территории бывшего СССР заболевание изучали: О. Г. Кизикелашвили (1971), Э. С. Соколова, Г. Б. Колганихина (2009), Р. А. Уманов (2009) и др. Хотя большая часть исследований диплодиевого некроза проведена после 70-х гг. прошлого столетия, сведения о болезни и ее возбудителе приведены в классическом учебнике по фитопатологии профессора С. И. Ванина, датированном 1931 г. (Ванин, 1931).

На сосне обыкновенной в условиях Беларуси нами установлен цикл развития гриба *S. sapinea.* Заражение формирующихся побегов спорами гриба происходит в первой половине мая через устьица побегов или механические повреждения. Инкубационный период может длиться от нескольких дней до 2–3 недель, после этого в местах поражения появляются темные, быстро увеличивающиеся пятна отмершей ткани. Пораженные побеги начинают увядать, они, как правило, теряют упругость по всей пораженной длине и изгибаются вниз (рис. 1, а). На побегах также могут формироваться многочисленные мелкие язвочки, часто с капельками смолы. Хвоя становится вначале матовой, затем желтеет и засыхает. Гриб также способен вызывать гибель почек побега.

а

б



в

Рис. 1. **Гриб *Sphaeropsis sapinea* на сосне обыкновенной:**

а – симптомы поражения; б – пикниды гриба на усохших частях растения; в – конидии (увеличено)

В первой декаде июля появляются первые спороношения гриба в виде полупогруженных в ткани растения округлых однокамерных толстостенных пикнид по цвету от темно-коричневых до угольно-черных (рис. 1, б).

В конце июля – августе, когда большинство пораженных побегов засыхает и приобретает соломенный цвет, споруляция гриба становится массовой, особенно в периоды с высокой влажностью воздуха.

На протяжении сентября–ноября пикниды продолжают появляться по всей длине побегов и хвое, причем, по большей части, наблюдаются выше места заражения. Пикниды гриба часто обнаруживаются также на шишках сосны второго года, однако при этом гриб не оказывает существенного влияния на посевные качества семян. Поражение шишек первого года происходит реже, но семена в них в таком случае могут не формироваться.

Размеры пикнид гриба *S. sapinea* варьируются в пределах 110–828 мкм по длине и 28–371 мкм по ширине, количество конидий в одной пикниде составляет от 400 до 2600 шт. Споры продолговато-цилиндрические, иногда почти булавовидные, округленные вверху (рис. 1, в). Конидии в основном одноклеточные. Двухклеточные споры встречаются редко, 0,06 % от их общего количества. Размеры конидий лежат в пределах 19–48 по длине и 4–20 мкм по ширине. Длина и ширина спор, собранных в III лесорастительной подзоне Беларуси, существенно ($t_ф>t_{05}$) отличаются от размеров спор I и II подзон (длина больше на 7,6 %, ширина – на 3,4 %).

Зимует гриб преимущественно на пораженных побегах в стадии пикнид; конидии, покинувшие пикниды в конце вегетационного периода, также обладают способностью выдерживать низкие отрицательные температуры и инфицировать растения при наступлении благоприятных для этого условий. Конидии распространяются, в основном, ветром, роль насекомых в переносе инфекции пока не установлена.

Пораженные диплодиозом деревья в течение одного года развития болезни переходят, как правило, в категорию ослабленных, иногда усыхающих, однако за один год гибель растений происходит редко. Диплодиоз чаще развивается на боковых побегах (85,2 %), центральный побег поражен в 14,8 % случаев, что приводит к деформации ствола. У растений со слабой степенью поражения наблюдается снижение прироста по диаметру на 2 %, со средней степенью – на 15,7 %, с сильной – на 19,5 %. Годичный прирост по высоте у деревьев со слабой степенью развития болезни снижается незначительно – на 0,1–0,4 %, со средней степенью – на 7–11 %, у сильно пораженных деревьев снижение линейного прироста происходит на 20 % (рис. 2).

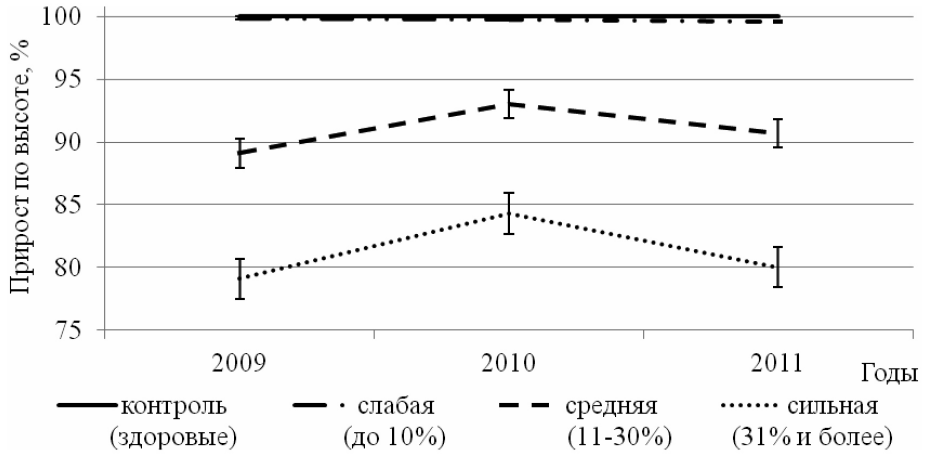


Рис. 2. **Степень снижения прироста по высоте у пораженных диплодиозом деревьев, Петриковский лесхоз (за 100 % был взят прирост здоровых деревьев)**

Проведенное нами лесопатологическое обследование показало, что на большинстве пораженных площадей (83,0 %) встречалась слабая степень распространенности диплодиоза (до 10 % пораженных деревьев) (табл. 2).

Участков, пораженных в сильной степени, отмечено немного (4,2 %), однако на отдельных площадях значение распространенности достигало отметки 80 % и более.

Распространенность диплодиоза в определенной степени связана с лесоводственно-таксационными показателями насаждений.

Наиболее часто возбудитель поражает деревья в возрасте до 10 лет; в молодняках старше

20 лет диплодиоз обычно встречается единично – на нижних побегах, шишках, не причиняя значительного вреда растениям. Наибольший процент пораженных деревьев наблюдается при полноте 0,6 (26,9 %) в насаждениях I–II классов бонитета (32,5 и 41,6 % от обследованной площади соответственно). Наибольшая распространенность болезни отмечается в сосняках черничных (57,9 %). Заболевание широко встречается во влажных условиях произрастания (56,8 %), в суборях (44,1 %). Наиболее сильно подвержены болезни чистые или с небольшой примесью других пород сосновые насаждения (участие сосны в составе 70 % и более).

Таблица 2

СТЕПЕНЬ ПОРАЖЕНИЯ СОСНОВЫХ МОЛОДНЯКОВ ДИПЛОДИОЗОМ, га/%

Возраст сосновых молодняков, лет	Обследовнная площадь	Площадь поражения диплодиозом			
		всего	в том числе по распространенности		
			слабая (до 10 %)	средняя (11−30 %)	сильная (более 31 %)
до 5	399,5 10,2	164,8 41,3	152,8 92,7	5,4 3,3	6,6 4,0
6–10	1414,0 36,2	828,3 58,6	632,6 76,4	147,9 17,8	47,8 5,8
11–15	842,8 21,6	289,7 34,4	254,5 87,9	29,0 10,0	6,2 2,1
16–20	491,0 12,6	76,1 15,5	74,8 98,3	1,3 1,7	–
21 и более	756,1 19,4	94,0 12,4	91,4 97,2	2,6 2,8	–
Итого	3903,4 100,0	1452,9 37,2	1206,1 83,0	186,2 12,8	60,6 4,2

К основным лесоводственно-таксационным показателям, влияющим на распространенность болезни, следует отнести возраст и состав насаждения, а зависимость можно выразить следующей формулой:

$$P = 72,6511 - 51,1625 \times \lg A + 1,1481^{S}$$

Уравнение показывает среднюю корреляционную зависимость (коэффициент корреляции R = 0,8037; R^2 = 0,64; критерий Фишера F = 147,54) распространенности болезни (P, %) от возраста насаждения (A, лет) и коэффициента участия сосны в составе насаждения (S, 1–10).

В разрезе геоботанических округов площадь поражения максимальная в Ошмянско-Минском (61,4 % от обследованной площади), минимальная – в Оршанско-Могилевском округе (3,3 % от обследованной площади).

Молекулярно-генетический анализ штаммов гриба *S. sapinea*, выделенных на территории Беларуси, показал наличие генетического полиморфизма среди популяций патогена, что в свою очередь указывает на наличие определенной географической изменчивости вида. Анализ значений аллельных частот для полиморфных локусов показал, что 6 из них имели редкие альтернативные аллели (частота не превышала 6 %), остальные локусы имели аллели с частотой встречаемости 23,5–47,0 % в изученной выборке. Расчет показателей генетического разнообразия (по: Nei, 1973) показал, что значение параметра общего генетического разнообразия для *S. sapinea* является низким (H_T = 0,043) и полностью соответствует величинам, полученным для видов с бесполым типом размножения. Изменчивость внутри популяций практически отсутствует (H_S ~ 0,01), а уровень межпопуляционных различий достигает почти 99 %. Изучение уровня генетической дифференциации изолятов выявило высокую степень варьирования значения показателя генетической дистанции Неи (D_N) среди изученных изолятов. Так, наибольшие различия были выявлены между образцами из Лепельского лесхоза и генотипом, представленным в Бобруйском и Слуцком лесхозах, Кореневской ЭЛБ, и составили 0,148, т. е. 14,8 % локусов представлены альтернативными вариантами генотипов.

В то же время для ряда популяций, характеризующихся идентичными генотипами, был определен нулевой уровень различий. В среднем значение показателя D_N среди изолятов не превысило 0,07. На основании значений коэффициентов генетической дистанции Неи, используя невзвешенный парно-групповой метод кластерного анализа (UPGMA), построена дендрограмма (рис. 3), позволяющая проиллюстрировать степень генетической дифференциации среди изученных изолятов *S. sapinea,* и построена карта распределения генотипов на территории страны.

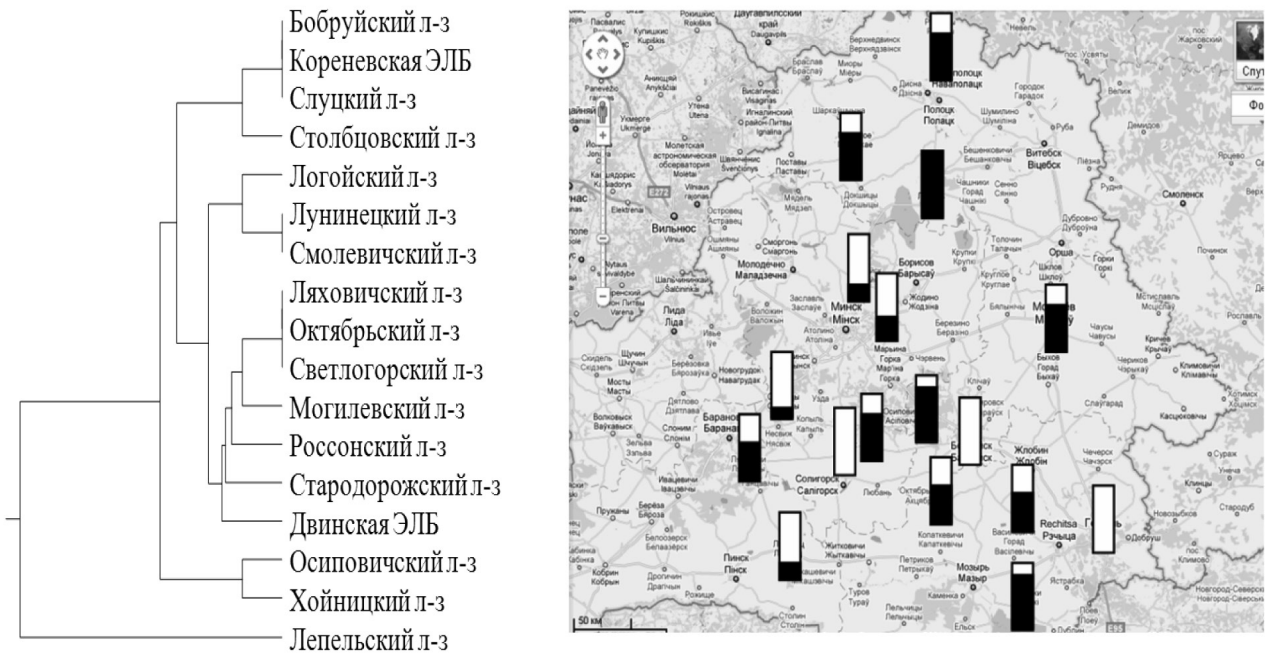


Рис. 3. **Дендрограмма степени генетической дифференциации среди исследованных изолятов *Sphaeropsis sapinea* и карта распределения генотипов**

В ходе изучения распределения генотипов/клонов внутри определенного насаждения было выявлено два варианта генотипов, имеющих уровень генетической дифференциации, равный 6,8 %, что не превышает среднее значение для D_N изолятов *S. sapinea* в Беларуси.

Характер распределения генотипов представлен на рис. 4.

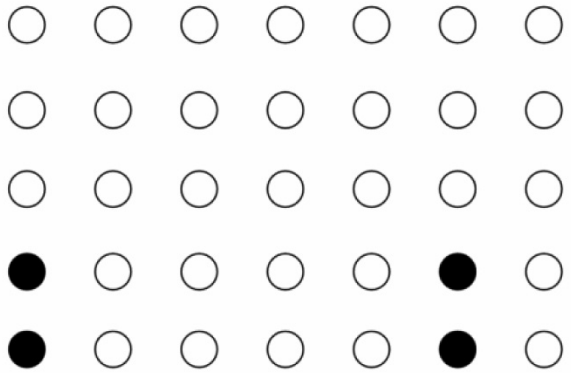


Рис. 4. **Распределение генотипов на пробной площади, Негорельский учебно-опытный лесхоз (○ – генотип 1, ● – генотип 2)**

Размещение клонов носит кластерный характер и соответствует эффекту основателя. На основании анализа RAPD-локусов показано, что уровень генетического разнообразия *S. sapinea* является низким, что соответствует данным, полученным для грибов, размножающихся преимущественно бесполым путем. Тем не менее наличие различных комбинаций генотипов указывает на наличие процессов рекомбинации у данного вида. В целом анализ географического распределения генетической структуры *S. sapinea* по территории Беларуси свидетельствует о том, что данный вид не является инвазивным для республики.

В опытах *in vitro* с чистыми культурами гриба *S. sapinea* наибольшая скорость роста мицелия наблюдалась на питательных средах МЕА (20,8 мм/сут) и Мурасиге-Скуга (19,8 мм/сут), наименьшая – на средах Чапека (6,0 мм/сут) и ЧМС (в среднем 6,5 мм/сут). Мицелий гриба *S. sapinea* на всех средах – воздушный, серый; по морфологии мицелия и биометрическим показателям спороношения установлено, что в условиях Беларуси гриб представлен морфотипом А (по Ченг-Гуо [Cheng–Guo, 1985]). Для гриба *G. abietina* наибольшая скорость роста мицелия – на среде Уайта (8,0 мм/сут), наименьшая – на среде Мурасиге-Скуга (4,6 мм/сут). Мицелий *G. abietina* стелющийся или воздушный, серый или серо-зеленый. Спороношений *in vitro* оба гриба (вне зависимости от питательной среды) не формировали.

Анализ предикторов эпифитотии диплодиоза показал, что ее возникновение в 2009 г., вероятно, в определенной степени связано с повышением среднегодовой температуры воздуха (по срав-

нению с климатической нормой) и определенным дефицитом влаги в Беларуси в период с 2006 по 2008 гг., что привело к ослаблению защитных механизмов растений сосны и позволило факультативному паразиту заселять живые ткани дерева.

Система мероприятий по повышению биологической устойчивости и защите молодняков сосны

Интегрированная защита растений от инфекционного усыхания побегов должна включать лесопатологический надзор и обследования, лесохозяйственный метод защиты, и, в отдельные годы, проведение химических и биологических обработок древесных растений.

Своевременное выявление очагов болезни должно проводиться в системе лесопатологических надзора и обследований. Рекогносцировочный надзор за распространением и развитием диплодиоза следует проводить в первой декаде сентября по усыханию побегов текущего года прироста, окраске их в соломенный цвет и потере упругости, а также по наличию темных мелких пикнид на отмерших побегах и хвое. Детальный надзор за диплодиозом необходимо проводить в первой декаде сентября на ленточных пробных площадях с подразделением растений по степени поражения по разработанной нами 4-балльной шкале (табл. 3). Рекомендуется определять средневзвешенный балл поражения насаждения диплодиозом (путем суммирования произведений числа деревьев на соответствующий балл поражения и последующего деления этой суммы на общее число учтенных деревьев).

Снижения степени распространенности заболевания можно добиться внекорневой подкормкой древесных растений азотным удобрением (1 % аммиачной селитрой), так как на опытных участках после подкормки распространенность болезни не превышала 3,5 %, а развитие – 0,3 %.

Таблица 3

ШКАЛА ОЦЕНКИ ПОРАЖЕННОСТИ КУЛЬТУР И МОЛОДНЯКОВ ДИПЛОДИОЗОМ

Балл поражения	Оценка состояния деревьев, пораженных диплодиозом
0	Без признаков болезни
1	Усыхание только боковых побегов текущего года до 10 %
2	Усыхание 10–30 % боковых побегов текущего года
3	Усыхание центрального побега и / или более 30 % боковых побегов

Применение калия хлористого (1 %-й раствор) привело к снижению показателей распространенности и развития в очагах болезни до 5,0 и 0,3 % соответственно. В целом азотные или калийные удобрения рекомендуется применять для повышения устойчивости лесных культур на особо ценных участках.

При проведении рубок ухода (осветлений и прочисток) в первую очередь необходимо вырубать деревья с сильной степенью развития заболевания, а при возможности удалять и пораженные ветви, стараться не допускать повреждения здоровых растений. В особо ценных насаждениях следует проводить обрезку пораженных побегов с последующим их сжиганием.

Необходимость применения химических или биологических средств защиты обуславливается наличием участков несомкнувшихся сосновых насаждений (до 7 лет) со средней или сильной степенью развития заболевания (более 10 % или при балле поражения 2 и выше).

Лабораторные испытания современных фунгицидов и биопрепаратов показали, что высокой фунгицидной и фунгистатической активностью по отношению к патогенному грибу *S. sapinea* обладает препарат Менара, КЭ, применение которого в концентрации 0,05 % и выше приводит к полному подавлению и лизису мицелия. Также высокоэффективными в подавлении мицелия гриба являются фунгициды Абакус, СЭ в 0,01 %-й концентрации и Скор, КЭ в 1,25 %-й концентрации. Из биологических препаратов наибольшее влияние на снижение распространенности мицелия патогена в чистой культуре оказал Фрутин, Ж – зона задержки роста 42,4 мм. Биопрепараты Фитопротектин, Ж (зона задержки – 33,1 мм), Бетапротектин, Ж (32,4 мм) также показали хорошие результаты (в сравнении с испытанным препаратом Экогрин, Ж, который образовывал зону диффузии антибиотика диаметром 27,6 мм). Под влиянием препаратов Фрутин и Фитопротектин происходит деформация грибного мицелия, сопровождающаяся вакуолизацией гиф, появлением опухолеобразных вздутий и нарушением строения цитоскелета. Изменения в морфологии фитопатогена ведут к нарушению его нормального цикла развития и потере репродуктивной функции. Этот факт может объясняться воздействием антимикробных веществ, который выделяют бактерии *Bacillus subtilis*, что приводит к нарушению проницаемости клеточных мембран.

Исследования по влиянию антагонистической активности грибного препарата Триходермин-БЛ показали, что мицелий гриба *S. sapinea* практически полностью подавляется мицелием и спорами антагониста при первичном его внесении. При одновременном высеве двух грибов рост колоний одинаков, однако в конечном итоге мицелий гриба *Trichoderma lignorum* нарастает на мицелий патогена, подавляя его на 55 %.

Полевые исследования по биологической и химической защите лесных культур сосны подтвердили высокую биологическую эффективность фунгицида Менара, КЭ, а также биопрепаратов Фрутин, Ж; Фитопротектин, Ж; Бетапротектин, Ж (рис. 5).

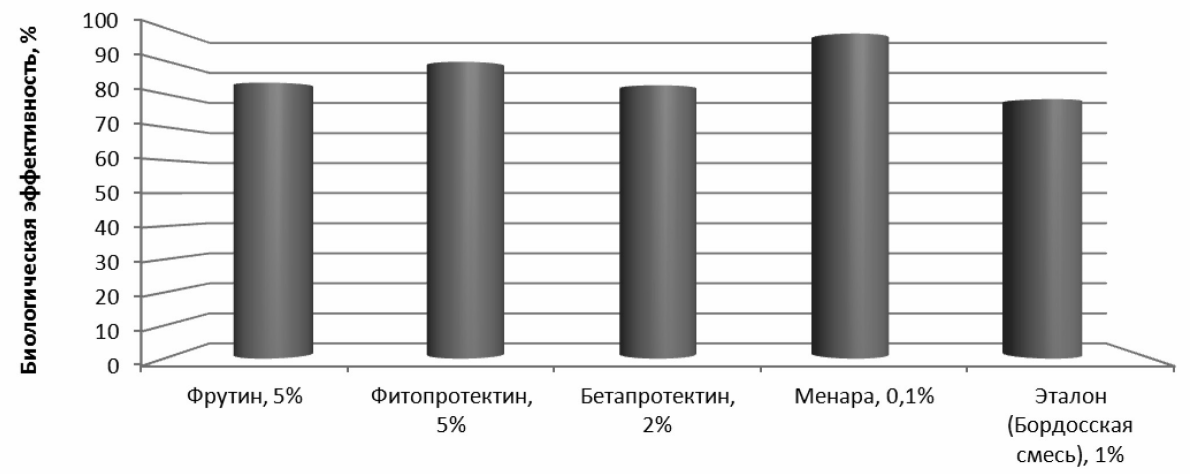


Рис. 5. **Биологическая эффективность препаратов в защите сосны обыкновенной от диплодиоза (средняя за два года полевых испытаний)**

Наиболее высокую эффективность показал химический препарат Менара, КЭ (98,2 % в среднем за два года испытаний), из биопрепаратов – Фитопротектин, Ж (89,6 %). Рекомендуемый способ обработки указанными препаратами – опрыскивание рабочей жидкостью в начале мая (с началом роста побегов) с повторной обработкой через 3 недели. По результатам проведенных нами испытаний препараты Менара, КЭ, Фрутин, Ж; Фитопротектин, Ж; Бетапротектин, Ж включены в «Государственный реестр средств защиты растений…», что позволяет применять их в лесных насаждениях Беларуси для защиты растений от диплодиоза.

Расчеты экономической эффективности использования препаратов показали, что при эпифитотийном уровне развития диплодиоза применение фунгицида Менара, КЭ позволяет сократить затраты лесного хозяйства на выращивание лесных культур сосны обыкновенной в течение 2 первых лет после посадки на 18 %, биологического препарата Фитопротектин, Ж – на 1,1 %. В масштабах республики при среднем уровне эпифитотии диплодиоза обработка лесных культур сосны препаратами позволит сэкономить средства на этом этапе выращивания культур (в пересчете на долл. США) от 7,2 тыс. долл. (при использовании препарата Фитопротектин, Ж) до 111,7 тыс. долл. (при применении препарата Менара, КЭ).

Выводы

Лесопатологическое обследование сосновых культур и молодняков Беларуси на площади около 4 тыс. га позволило выявить комплекс грибов-возбудителей инфекционного усыхания побегов сосны, включающий: облигатного паразита *Melampsora pinitorqua* Rostr., вызывающего искривление побегов (сосновый вертун), факультативного сапротрофа *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet., вызывающего побеговый рак, и факультативного паразита *Sphaeropsis sapinea*, вызывающего диплодиоз. Сосновый вертун повсеместно встречается в лесных культурах и молодняках естественного возобновления (26,4 % от обследованной площади), распространенность болезни в среднем по республике составляет 1,7 %. Побеговый рак (склеродерриоз) был обнаружен на площади только 1,0 га с распространенностью болезни около 1 %. Доминирующее значение в усыхании побегов имеет возбудитель диплодиоза, выявленный нами на 37,2 % обследованной площади.

Наибольшая восприимчивость растений к диплодиозу наблюдается в возрасте до 15 лет с максимумом в 6–10 лет – 58,6 %. Значительный процент пораженных диплодиозом деревьев зарегистрирован при полноте 0,6 (26,9 %) в насаждениях I–II классов бонитета (32,5 и 41,6 % от обсле-

дованной площади соответственно). Болезнь распространена преимущественно в сосняках черничных (57,9 %), наименьший процент поражения наблюдается в долгомошной серии типов леса (3,8 %). Заболевание чаще встречается во влажных условиях произрастания (56,8 %), в суборях (44,1 %) или борах (37,0 %). В насаждениях высоких классов бонитета, где растения меньше подвержены стрессу от недостатка элементов питания, встречаемость болезни снижается (менее 23 %). Наиболее интенсивно поражаются чистые или с небольшой примесью других пород сосновые насаждения (доля участия сосны 7 единиц и выше).

В сосновых молодняках преобладают участки слабой степени поражения диплодиозом – 1206,1 га или 83,0 % пораженной площади. В сильной степени поражено только 4,2 % площади, на отдельных участках число пораженных деревьев может достигать 80 %. У деревьев со слабой степенью поражения наблюдается снижение прироста по высоте на 4,3 %, средней степенью – на 15,5 %, с сильной – на 20,4 % по сравнению со здоровыми деревьями. По диаметру показатели роста падают на 2, 15,7 и 19,5 % соответственно. Годичный прирост по высоте у деревьев со слабой степенью развития болезни снижается незначительно – на 0,1–0,4 %, средней степенью – на 7–11 %, у сильно пораженных – на 20 % и более. Диплодиоз чаще развивается только на боковых побегах (85,2 %). Хотя центральный побег поражается реже, чем боковые, его усыхание более опасно, так как в этом случае происходит замещение центрального побега боковым, что приводит к деформации ствола.

Гриб *S. sapinea* способен проявлять высокую патогенность и агрессивность. Успешное заражение инфекционным материалом гриба в проведенных нами лабораторных опытах произошло в 75, полевых – 60 % случаев. После инокуляции в ткани побегов сосны гриб не только сохраняет жизнеспособность, но и быстро осваивает новые участки живой ткани растения.

Размеры пикнид гриба *S. sapinea* колеблются в пределах 110–828 мкм по длине и 28–371 мкм по ширине и существенно не различаются в пределах Беларуси. Количество спор в одной пикниде варьируется от 400 до 2600. Размеры спор лежат в пределах 19–48 мкм по длине и 4–20 мкм по ширине, перегородка в конидиях встречается редко (0,06 %). Гриб *S. sapinea* в республике представлен морфотипом А (по: Ченг–Гуо, 1985).

В Беларуси выявлен низкий уровень генетической изменчивости и высокая степень подразделенности между популяциями гриба *S. sapinea*. Результаты геногеографического анализа указывают на то, что *S. sapinea* не является инвазивным для Беларуси видом.

Возникновение эпифитотии диплодиоза в 2009 г. во многом связано с повышением среднегодовой температуры воздуха (по сравнению с климатической нормой) и определенным дефицитом влаги в Беларуси в период с 2006 по 2008 гг., что привело к ослаблению защитных механизмов растений сосны и позволило факультативному паразиту заселять живые ткани дерева.

Интегрированная система защитных мероприятий от инфекционного усыхания побегов должна включать рекогносцировочный и детальный надзор, лесопатологические обследования, лесохозяйственный метод защиты и (при эпифитотийном уровне развития болезни) применение химических и биологических препаратов.

Так как диплодиоз является новым, но уже широко распространенным в республике заболеванием, особое внимание при ведении надзора и обследований следует уделить типичным для болезни симптомам. Рекогносцировочный надзор за диплодиозом следует проводить в первой декаде сентября по усыханию побегов текущего года прироста, окраске их в соломенный цвет и потере упругости, а также по наличию темных мелких пикнид на отмерших побегах и хвое. Детальный надзор необходимо проводить в первой декаде сентября на ленточных пробных площадях с подразделением растений по 4-балльной шкале по тем же симптомам, как и при рекогносцировочном надзоре.

Своевременное проведение лесохозяйственных мероприятий должно обеспечивать повышение устойчивости растений. При проведении осветления и прочистки (в возрасте сосновых участков до 10 лет) в первую очередь необходимо вырубать деревья с сильной степенью развития заболевания, а при возможности удалять и пораженные ветви, стараться не допускать повреждений здоровых растений. На особо ценных участках рекомендуется обрезать пораженные побеги с последующим их сжиганием, а также применять азотные удобрения, например, 1 %-ю аммиачную селитру (с середины апреля) или калийные, например, 1 %-й калий хлористый (с середины июля) путем внекорневой подкормки растений. На участках поражения сосновым вертуном следует избегать применения азотных

удобрений, так как они могут снижать устойчивость растений к ржавчинному грибу.

При поражении растений до 7-летнего возраста диплодиозом с развитием болезни в средней и сильной степени (более 10 % или балле поражения 2 и выше) целесообразно проведение биологических и химических мероприятий, которые следует начинать в первой декаде мая (с началом роста побегов) с повторной обработкой через 3 недели. Для обработки рекомендуется использовать фунгицид Менара, КЭ (концентрация – 0,1 %, норма расхода препарата – 0,5 л/га). В условиях, где нежелательно применять пестициды, следует использовать биопрепараты Фрутин, Ж, Фитопротектин, Ж в концентрации 5 % (22,5 л/га) и Бетапротектин, Ж – 2 % (9 л/га). Норма расхода рабочей жидкости во всех вышеперечисленных случаях – 500 л/га.

ЛИТЕРАТУРА

Аристовская Т. В. Большой практикум по микробиологии / Т. В. Аристовская [и др.]. М.: Высшая школа, 1962. 492 с.

Беломесяцева Д. Б. Склерофомоз сосны в Беларуси / Д. Б. Беломесяцева, Н. Ф. Кириленкова // Труды БГТУ. Сер. I. Лесн. хоз-во. 2007. Вып. XV. С. 403–406.

Егоров Н. С. Микробы-антагонисты и биологические методы определения антибиотической активности. М.: Высшая школа, 1965. С. 38–42.

Ванин С. И. Курс лесной фитопатологии / С. И. Ванин. М.; Л.: Гос. изд-во сельскохоз. и колхозно-кооп. лит., 1931. 324 с.

Василяускас А. П. Болезни сосновых молодняков в Литовской ССР и пути разработки защитных мероприятий // Материалы всесоюзного методического совещания по вопросу вредителей и болезней сосновых молодняков. Каунас, 25–27 июня 1969 г. С. 23–26.

Карзянок У. І. Патагенныя мікраміцэты сеянцаў і саджанцаў хваевых парод у гадавальніках Беларусі // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 1990. № 3. С. 10–14.

Кизикелашвили О. Г. Результаты изучения диплодиоза пицундской сосны в Грузии: Дис. …канд. биол. наук. Тбилиси: Мецниереба, 1971. 84 с.

Кириленкова Н. Ф., Федоров Н. И., Беломесяцева Д. Б. Новые виды фитопатогенных грибов на сеянцах сосны обыкновенной в лесных питомниках // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. Вып. 68. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2008. С. 516–520.

Крутов В. И. Учет и долгосрочный прогноз соснового вертуна: Метод. указания. Петрозаводск: Институт леса КФ АН СССР, 1987. 34 с.

Крутов В. И., *Хансо М. Э.* Побеговый рак (склеродерриоз) сосны: диагностика, профилактика и меры борьбы. Петрозаводск: Ротапринт, 1989. 16 с.

Крутов В. И. Грибные болезни молодняков хвойных пород. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. Вып. 4. 42 с.

Методические указания по проведению регистрационных испытаний биопрепаратов для защиты растений от вредителей и болезней / Составители: Л. И. Прищепа, Н. И. Микульская, Д. В. Войтка. РУП «Институт защиты растений», 2008. 56 с.

Методические указания по регистрационным испытаниям фунгицидов в сельском хозяйстве / Под ред. С. Ф. Буга. РУП «Институт защиты растений», 2007. 508 с.

Минкевич И. И. Биометрические исследования фитопатогенных грибов. Л.: ЛТА, 1977. 16 с.

Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 152 с.

Молчанов В. В., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с.

Падутов В. Е., *Баранов О. Ю., Воропаев Е. В.* Методы молекулярно-генетического анализа. Минск, 2007. 176 с.

Сазонов А. А., Ярмолович В. А., Азовская Н. О. Инфекционное усыхание побегов сосны в лесах Брестской области // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб. науч. трудов ИЛ НАН Беларуси. Вып. 70. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2010. С. 497–506.

Соколова Э. С., Колганихина Г. Б. Грибные болезни древесных интродуцентов в насаждениях Москвы и Подмосковья // Науч.-информ. журнал «Лесной вестник». 2009. Вып. № 5 (68). С. 145–153.

Трошанин П. Г. Сосновый вертун и борьба с ним. М.: Гослесбумиздат, 1952. 46 с.

Уманов Р. А. Диплодиевый некроз сосны // Науч.-информ. журнал «Лесной вестник». 2009. Вып. № 5 (68). С. 164–165.

Федоров В. Н. Патогенная микофлора хвойных интродуцированных пород БССР: Автореф. дис. …канд. биол. наук. Минск, 1978. 22 с.

Федоров Н. И. Лесная фитопатология: Учеб. пособие для студ. спец. «Лесн. хоз-во». Минск: БГТУ, 2004. 462 с.

Федоров Н. И., *Ярмолович В.А.* Лесная фитопатология. Лабораторный практикум: Учеб. пособие для студ. спец. «Лесн. хоз-во», «Садово-парковое строительство» / Н. И. Федоров. Минск: БГТУ, 2005. 448 с.

Чумаков А. Е. и др. Основные методы фитопатологических исследований. М.: Колос, 1974. 192 с.

Ярмолович В. А., Азовская Н. О., Беломесяцева Д. Б. Диплодиоз – опасное заболевание молодых деревьев сосны // Лесное и охотничье хозяйство. 2010. Вып. № 3 (80). С. 28−31.

Barklund P. Gremmeniela abietina in Sweden: historical background and symptomatology of the disease // Proceedings of an international symposium (Kórnik, Poland, May 16–20 1989). Helsinki: Finnish Forest Research Institute, 1990. P. 55–58.

Blodgett J. T., Kruger E. L., Stanosz G. R. Effects of Moderate Water Stress on Disease Development by *Sphaeropsis sapinea* on Red pine // Phytopathology. 1997. Vol. 87, N 4. P. 428–433.

Butin H. Triebspitzenschäden an *Pinus sylvestris*, verusacht durch *Sphaeropsis sapinea* (= *Diplodia pinea*) // Allg. Forstzeitschr. 1984. Vol. 50. P. 1256–1257.

Cheng-Guo W. Differences in conidial morphology among isolates of *Sphaeropsis sapinea* // Plant Diseases. 1985. Vol. 69, N 10. P. 838–841.

Dam B. C. van, *Kam M. de*. *Sphaeropsis sapinea* (*Diplodia pinea*), oorzaak van het afstreven van eindscheuten bij Pinus in Nederland // Nederl. Bosbouwtijdschr. 1984. Vol. 56. P. 173–177.

Derome K. Pathogenesis-related proteins in Scots Pine seedlings inoculated with *Gremmeniela abietina* // Proceedings of a Joint Meeting of the Working Parties Canker and Shoot Blight of Conifers (Italy, Jule 6–11 1994). Fierenze: Tipografia Bertelli, 1995. P. 162–165.

Donaubauer E. Epidemiology of *Gremmeniela abietina* and G. laricina during the past 35 years in Austria // Proceedings of a Joint Meeting of the Working Parties Canker and Shoot Blight of Conifers (Italy, Jule 6–11 1994). Fierenze: Tipografia Bertelli, 1995. P. 204–209.

Fabre B. Can the emergence of pine Diplodia shoot blight in France be explained by changes in pathogen pressure linked to climate change? / B. Fabre [etc.] // Global Change Biology. 2011. Vol. 17, Issue 10. P. 3218–3227.

Giertych M., Rozkowski R. Variation between half-sib progenies of *Pinus sylvestris* L. in crown deformations by *Melampsora pinitorqua* // Proceedings of an international symposium (Kórnik, Poland, May 16–20 1989). Helsinki: Finnish Forest Research Institute, 1990. P. 123–126.

Heiniger U., *Frey W.* Host specificity of *Gremmeniela abietina* // Proceedings of a Joint Meeting of the Working Parties Canker and Shoot Blight of Conifers (Italy, Jule 6–11 1994). Fierenze: Tipografia Bertelli, 1995. P. 240–243.

Kam M. de. A serious epidemic of *Sphaeropsis sapinea* in the Netherlands and the role of ammonium deposition as an epidemiological factor / M. de Kam [etc.] // Proceedings of an international symposium (Kórnik, Poland, May 16–20 1989). Helsinki: Finnish Forest Research Institute, 1990. P. 93–97.

Kaitera J., Müller M. M., Hantula J. Occurrence of *Gremmeniella abietina* var. abietina large- and small-treetypes in separate Scots pine stands in northern Finland and in the Kola Peninsula, Russia // Mycological Research. 1998. Vol. 2. P. 199–205.

Kurkela T. Diseases of Scots pine in Finland // Proceedings of an international symposium (Kórnik, Poland, May 16–20 1989). Helsinki: Finnish Forest Research Institute, 1990. P. 31–32.

Laflamme G., Hopkin A. A., Harrison K. J. Status of the European race of Scleroderris cancer in Canada // The forestry chronicle. 1998. N 74 (4). P. 561–566.

Mel'nik V. A. Key to the fungi of the genus Ascochyta Lib. (Coelomycetes) // Mitteilingen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirschaft, Berlin-Dahlem. Heft 377. Berlin: Parey Buchverlag, 2000. 192 p.

Naidenow Y. Propagation and biology of *Melampsora pinitorqua* Rostr. in Bulgaria // Proceedings of an international symposium (Kórnik, Poland, May 16–20 1989). Helsinki: Finnish Forest Research Institute, 1990. P. 127–130.

Nei M. Analysis of gene diversity in subdvided populations // Proc. Natl. Acad. Sci., USA. 1973. Vol. 70. P. 3321–3323.

Palmer M. A., Stewart E. L., Wingfield M. J. Variation among isolates of *Sphaeropsis sapinea* in the north central United States // Phytopathology. 1987. Vol. 77, N 6. P. 944–948.

Peterson G. W. Infection, epidemiology, and control of Diplodia blight of Austrian, Ponderosa, and Scots pines // Phytopathology. 1977. Vol. 67. P. 511–514.

Sakowska-Krzencessa M. The epiphytotic occurrence of *Gremmeniela abietina* in Scots pine forests of Northern Poland during 1982–1984 // Proceedings of an international symposium (Kórnik, Poland, May 16–20 1989). Helsinki: Finnish Forest Research Institute, 1990. P. 85–87.

Smith D. R., Stanosz G. R. Characterizing variation within *Sphaeropsis sapinea* from the north central united states using RAPDs // Proceedings of a Joint Meeting of the Working Parties Canker and Shoot Blight of Conifers (Italy, Jule 6–11 1994). Fierenze: Tipografia Bertelli, 1995. P. 270.

Stanosz G. R., Smith D. R., Leisso R. Diplodia shoot blight and asymptomatic persistence of *Diplodia pinea* on or in stems of jack pine nursery seedlings // Forest Pathology. 2007. Vol. 37, N 3. P. 145–154.

Sutton B. C. The Coelomycetes. Fungi imperfecti with picnidia, acervuli and stromata. Kew, 1980. 696 p.

СОДЕРЖАНИЕ

Научное издание

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Печатается по решению Ученых советов
Института лесоведения РАН
и Института леса Карельского научного центра РАН

Фото на обложке:
О. О. Предтеченской,
А. В. Руоколайнен

Редактор М. А. Радостина
Оригинал-макет М. И. Федорова

Подписано в печать 28.12.2014 г. Формат 60x84 1/8. Гарнитура Times.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 15,6. Усл. печ. л. 16,74.
Тираж 200 экз. Заказ № 251

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50