

Грюнер С.А. Очерк флоры северной части Чердынского уезда Пермской губернии // Зап. Уральск. об-ва любителей естествознания. 1905. Т.25. С. 70-113.

Коваленко А.Е. Определитель грибов СССР. Порядок *Hygrophorales*. Л., 1989. 175 с.

Комарова Л.Н. Экологический ряд луговых ассоциаций в окрестностях г. Коврова (опыт ординации луговых сообществ). // Уч. зап. Владимирского пед. ин-та. Сер. ботаника. 1971. Вып. 2. С. 54-66.

Лебедева Л.А. Определитель шляпочных грибов. М.; Л., 1949. 547 с

Наумов Н.А. Грибы Урала // Зап. Уральск. об-ва любителей естествознания. Екатеринбург, 1915. Т. 35, вып. 1-3. С. 1-48.

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

Сорокин Н.А. Материалы для флоры Урала. Отчет, представленный обществу естествоиспытателей при Казанском ун-те // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. Казань, 1876. Т. 5, вып. 6. С. 1-28.

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

Сюзев П.В. Материалы по микофлоре Пермской губернии // Bull. de la Soc. J. d. Nat. de Moscou. 1898. Т. 12. № 1. 10 с.

Сюзев П.В. Важнейшие болезни деревьев и кустарников от поражения их частей паразитными грибами на Урале // Зап. Уральск. об-ва любителей естествознания. Екатеринбург, 1901. Т. 22. С. 5-15.

Сюзев П.В. Грибные паразиты, причиняющие болезни культурным и полезным растениям в Пермской губернии // Мат-лы по изучению Пермского края. Пермь, 1911. С. 151-158.

Сюзев П.В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. // Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отделение ботаники. М., 1912. Вып. 7. 206 с.

Флора СССР. М.; Л. 1934-1964. Т.1-30.

## Сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны

В.И. Шубин

В отечественной литературе вопрос о сукцессиях макромицетов-симбиотрофов (МС) не обсуждается. Но несмотря на это, многие исследователи отмечали специфику состава МС в насаждениях разных возрастов (Васильков, 1938; Частухин, Николаевская, 1948, 1969; Шубин, 1965, 1973; Бурова, 1973, 1986; Петренко, 1978). В.Я.Частухин и М.А.Николаевская изучили последовательность появления МС в культурах сосны I и II классов возраста, которая, по их мнению, только приблизительно отражала сукцессионный процесс. Они пришли к выводу, что в зависимости от экологических условий могут быть различные варианты сукцессий, в значительной мере определяемые заносом спор. Попытки составить сукцессионные ряды МС предпринимались и позднее, но развития они не получили.

За рубежом в 80-х годах появились работы, в которых МС подразделялись на грибы ранней и поздней стадии сукцессии. К МС ранней стадии отнесены *Thelephora terrestris*, *Paxillus involutus*, виды родов *Inocybe*, *Hebeloma*, *Laccaria* и *Rhizopogon*. Наибольший интерес исследователей был проявлен к МС ранней стадии сукцессии, что обусловлено необходимостью решения вопросов микоризации древесных растений при лесоразведении (Deacon et al., 1983; Thomas et al., 1983; Mason et al., 1984, 1987; Fleming, 1985; Dighton et al., 1986; Hutchison, Piche, 1995). Важно отметить, что изучалось не только плодоношение МС, но и их активность в зависимости от экологических условий. Так, грибы ранней стадии формируют микоризы у семян в нестерильной почве как из имеющегося в почве мицелия, так и из внесенного инокулюма. Грибы поздней стадии в этих условиях не формируют микоризу или микоризообразование слабое. В стерильной почве эти различия отсутствуют. В естественных условиях грибы поздней стадии могут формировать микоризы у семян только при наличии вблизи старых деревьев, имеющих микоризы с этими видами. Около таких деревьев микоризообразование грибами ранней стадии не происходит. Микоризы, образованные грибами поздней стадии в стерильных условиях, после пересадки семян в нестерильную почву обычно заменяются микоризами с участием грибов ранней стадии сукцессии. Таким образом, МС ранней стадии сукцессии обладают высокой конкурентной способностью по отношению к МС поздней стадии и почвенным микроорганизмам.

В таежной зоне МС ранней стадии сукцессии характерны для лесных питомников и возобновляющихся вырубок, где они обычно доминируют (Шубин, 1973). В молодняках их участие в биоте резко снижается, хотя они встречаются в насаждениях всех возрастов, обычно усиливая плодоношение в местах нарушения напочвенного покрова и лесной подстилки. Поэтому многие из МС ранней стадии сукцессии называют еще грибами нарушенных лесных сообществ. Важно подчеркнуть, что МС поздней стадии сукцессии, составляющие около 90% известных видов и охватывающие своей деятельностью все этапы развития насаждений, представлены одной группой. Причем многочисленные материалы, полученные к настоящему времени об изменениях состава МС после антропогенного воздействия на лесные системы, не стимулировали разработки положений по их сукцессиям. По-видимому, причина этого заключается в том, что для решения этой задачи одним наблюдением за плодоношением МС в естественных условиях недостаточно.

Для понимания особенностей природных и антропогенных сукцессий МС мы использовали разработанные нами представления о занимаемых ими экологических нишах и дифференцированности МС по требовательности к содержанию в почве доступного для растений азота.

Объектами исследований являлись МС хвойных и лиственных насаждений разных возрастов. Одновременно с МС учитывались макромицеты-сапротрофы с крупными и средними размерами базидиом. Однако их доля в общем урожае макромицетов, как правило, не превышала 10%, что подтверждало ведущее значение МС в создании микобиоты лесных насаждений.

Использован стационарно-экспериментальный метод изучения экологии и экологических требований МС в сочетании с маршрутными исследованиями на территории Республики Карелия и Мурманской области. Много внимания уделялось изучению спектров эктомикориз, идентификации мицелия и эктомикориз, а также распределению мицелия по профилю почвы. Исследовалось влияние на МС главных рубок, рубок ухода и рекреации. Большое значение для понимания экологии МС имели разнообразные многолетние опыты по применению удобрений в насаждениях сосны и березы. Для примера, опыт с внесением удобрений в культурах сосны продолжался в течение 30 лет и закончился в 1996 г. Решающую роль в разработке положений об экологических нишах МС сыграли начатые в 1989 г. модельные опыты с удалением лесной подстилки и верхних слоев почвы. Опыты закладывали на участках, где до этого в течение 20–25 лет ежегодно изучали плодоношение МС. Без этой предварительной информации об изменениях в составе МС опыты не достигли бы цели. Постоянные участки для наблюдения за плодоношением МС имели размер от 400 до 600 м<sup>2</sup>. Базидиомы макромицетов собирали в летне-осен-

ний период через 4–6 дней, а наиболее ценных съедобных видов в основное время их плодоношения – ежедневно. Урожай каждого вида определяли исходя из количества и среднего веса базидиом, определенного при предарительных сборах. На части участков учеты МС ограничивались 3–4 сборами в период основного плодоношения.

В результате исследований выделено три экологические ниши МС: I – лесная подстилка, II – гумусированный горизонт почвы и III – корнеобитаемый слой почвы, лежащий под гумусированным горизонтом (Шубин, 1998 а). В состав МС I ниши могут входить все МС, II – все, исключая род *Cortinarius*, и III – виды родов *Amanita*, *Boletus*, *Gomphidius*, *Leccinum*, *Paxillus* и *Suillus*.

Большинство лесных экосистем таежной зоны развиваются при постоянном дефиците доступного растениям азота и высоким валовом его запаса. На этом фоне осуществляется микосимбиотрофия древесных растений, формирование состава и плодоношение МС. Главное функциональное значение эктомикоризы – сокращение кругооборота основных биогенных элементов и в первую очередь азота. Осуществляется это непосредственно мицелием из недоступных растениям источников, или же используя деятельность микроорганизмов, включая азотфиксаторы. Подобная задача становится выполнимой благодаря многочисленности МС и их разнообразию по экологическим требованиям и в первую очередь к содержанию доступного растениям азота. Установлено, что применение азотсодержащих удобрений подавляет плодоношение многих МС (Шубин, 1990). По-видимому, это связано с их адаптированностью к низкому содержанию доступного азота. Значительная часть МС под влиянием азота начинает или усиливает плодоношение, не достигая доминирования в общем урожае МС. Мы предполагаем, что формирование у них базидиом ограничивалось низким содержанием доступного азота. Выявлены также МС-нитрофилы, плодоношение которых можно вызвать и (или) усилить до доминирования внесением азота. Различная потребность в содержании доступного азота для формирования базидиом проявляется и в основных родах МС. Например, виды рода *Suillus* в порядке увеличения такой потребности можно расположить в следующей последовательности: *S.bovinus*, *S.luteus*, *S.granulatus* и *S.variegatus*. Из МС-нитрофилов *Lactarius necator* и *L.rufus* занимают I и II, а *Paxillus involutus* все три ниши. Основное влияние на плодоношение МС оказывает азот, на фоне которого проявляется действие фосфора и калия. Установлена высокая эффективность азотно-калийных удобрений для плодоношения МС. Неоднородность МС по реакции на содержание доступного азота использована нами при рассмотрении особенностей сукцессий МС.

Нами описываются сукцессии плодоношения МС, оцениваемые изменениями долевого участия основных видов или родов в общем урожае.

Применяются понятия и термины, разработанные в фитоценологии (Миркин и др., 1989).

Наиболее распространенные в таежной зоне сукцессии представлены на рис. 1.

Природные сукцессии МС в чистых (однородных) насаждениях обусловлены усилением ценогического влияния древостоя с увеличением его возраста на почву и растения нижних ярусов, а также количества поступающих углеводов в мицелиальную систему МС. В.Я.Частухин и М.А.Николаевская (1969) впервые изучали состав МС в 4-, 18- и 30-летних посадках сосны, созданных на месте уничтоженного пожаром сосняка лишайникового. При этом в 4-летних культурах из МС массово плодоносили *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris*, а местами появлялся *Suillus luteus* (*L.laccata* авторы относили к гумусовым сапротрофам, а *T.terrestris* – к ксилотрофам.). В 18-летних культурах доминировал *Lactarius rufus* и встречался *S.luteus*. Для 30-летних культур характерно доминирование новых видов – *S.bovinus* и *S.variegatus*, встречаемость *L.rufus* и *S.luteus*, а также появление *Amanita muscaria* и трех видов *Cortinarius*. Таким образом, только в 30-летних культурах сосны отмечено плодоношение МС, распространение мицелия которых ограничено лесной подстилкой. Их появление совпадает с увеличением состава подстилочных сапротрофов. По наблюдениям Л.Н.Васильевой (1973), в молодняках сосны и березы виды рода *Cortinarius* начинают плодоносить при накоплении лесной подстилки одновременно с появлением подстилочных и гумусовых макромицетов-сапротрофов.



Рис. 1. Схема основных сукцессий макромицетов-симбиотрофов в лесах европейской части таежной зоны

Нами выполнены многолетние наблюдения за плодоношением МС в сосняках черничных средневозрастном, сформировавшемся на заброшенных в начале 40-х годов пахотных землях, и спелом – VI класс возраста (табл. 1).

В сосняке средневозрастном за период наблюдений доминировали виды рода *Russula*. Содоминантами в первые пять лет являлись *Hygrophorus hypothejus*, затем представители рода *Cortinarius*, а в последние десять лет – рода *Lactarius*. Происходило ослабление до прекращения плодоношения *Amanita muscaria*, *Boletus pinophilus*, *H.hypothejus*,

Таблица 1

Урожай макромицетов-симбиотрофов (МС) в сосняках черничных: средневозрастном и спелом по пятилетиям

Виды грибов	Среднегодовые урожай (кг/га) за период, годы					Средний за 1970–1994 гг.	
	1970–1974	1975–1979	1980–1984	1985–1989	1990–1994		
Сосняк средневозрастный							
Всего МС	130,0	91,0	74,3	75,3	98,4	93,8	
Из них:							
<i>Amanita muscaria</i>	14,9	3,3	4,8	2,8	1,6	5,5	
<i>Boletus pinophilus</i>	8,3	1,7	1,5	1,7	0	2,6	
<i>Cortinarius spp.</i>	11,9	13,3	9,4	6,1	13,6	10,9	
<i>Hygrophorus hypothejus</i>	28,8	11,2	5,1	0,6	0,2	9,2	
<i>Lactarius spp.</i>	19,3	4,4	4,0	11,1	31,6	14,1	
В том числе: <i>L.rufus</i>	0	0	0,2	6,9	28,0	7,0	
<i>Paxillus involutus</i>	0,3	0,3	3,1	10,3	12,3	5,3	
<i>Russula spp.</i>	37,2	52,7	40,3	41,4	38,3	42,0	
<i>Suillus spp.</i>	3,7	1,2	0,6	0	0	1,1	
Прочие МС	5,6	2,9	5,5	1,3	0,8	3,2	
Распределение МС по нишам, %	I	19	19	17	11	15	16
	I-II	39	29	30	35	52	37
	I-III	42	52	53	54	33	47
Сосняк спелый							
Всего МС	100,6	68,7	95,6	72,9	56,7	78,9	
Из них:							
<i>Amanita muscaria</i>	4,6	0,8	0,5	0,9	0,1	1,4	
<i>Boletus pinophilus</i>	13,5	21,0	27,8	17,4	11,0	18,1	
<i>Cortinarius spp.</i>	39,6	24,6	17,0	9,8	15,7	21,3	
<i>Lactarius spp.</i>	4,0	3,3	2,7	2,2	0,9	2,6	
<i>Paxillus involutus</i>	8,6	4,1	12,4	24,2	13,1	12,5	
<i>Russula spp.</i>	12,1	4,3	9,4	10,7	11,3	9,6	
<i>Suillus spp.</i>	0,4	1,9	1,1	0,5	0,8	0,9	
<i>Tricholoma spp.</i>	13,4	3,2	17,3	5,0	1,2	8,0	
Прочие МС	4,4	5,5	7,4	2,2	2,6	4,4	
Распределение МС по нишам, %	I	39	37	18	14	28	27
	I-II	28	18	32	25	27	26
	I-III	33	47	50	61	45	47

*Lactarius flexuosus*, *L.vietus* и видов рода *Suillus*. Сохранение родов доминантов и содоминантов обеспечивалось изменением соотношения видов внутри рода. Особенно это выражено в роде *Lactarius*. Усиление плодоношения *L.rufus* совпало с увеличением урожая *P.involutus*. В 1990–1994 гг. эти два нитрофила составили 40% урожая МС, что можно объяснить увеличением содержания доступного азота. По-видимому, изменение состава МС за период наблюдений является следствием колебания содержания доступного азота в верхнем корнеобитаемом слое почвы и конкурентных взаимоотношений МС на фоне изменений среды при развитии насаждений. В сосняке спелом доминировали *B.pinophilus* и виды рода *Cortinarius*. В отдельные пятилетия усиливалось плодоношение *P.involutus* и видов рода *Tricholoma*. По сравнению с сосняком средневозрастным резко снизилось участие в урожае родов *Russula* и *Lactarius*. Среди представителей последнего рода преобладал *L.vietus*, а *L.rufus* отсутствовал. Средний урожай *Hygrophorus hypothejus* за период наблюдений составлял всего 0,7 кг/га, а в последнее пятилетие его базидиомы не были обнаружены. В роде *Cortinarius* из видов с более крупными базидиомами устойчиво плодоносил *C.armillatus*. По нашим данным (Шубин, 1973), в спелом сосняке черничном заповедника «Кивач» абсолютное доминирование по среднему урожаю (шт./га) за семь лет наблюдений принадлежало роду *Cortinarius* (56%), а меньшая часть приходилась на роды *Lactarius* (19%) и *Russula* (9%). Среди рода *Lactarius* по количеству базидиом преобладал *L.vietus*. *B.pinophilus* плодоносил в течение четырех лет и по количеству базидиом составил 1,4% от среднего урожая за период наблюдений. В девственных сосняках на севере Финляндии среди МС доминировал по составу род *Cortinarius* (Väre et al., 1996). Распределение МС по экологическим нишам в сосняке средневозрастом за период наблюдений по пятилетиям существенно не изменялось, тогда как в сосняке спелом колебания более выражены за счет изменения участия в урожае видов рода *Cortinarius* и *P.involutus*. В березняке разнотравном IV класса возраста, сформировавшемся на заброшенных пахотных землях, доминировали виды рода *Russula* (табл. 2). Содоминантом в первые пять лет являлся *A. muscaria*, затем его сменили представители рода *Cortinarius*, а последние пятнадцать лет их место заняли виды рода *Lactarius*. Так же, как и в сосняке черничном, к концу наблюдений резко снизились урожаи *A. muscaria* и *B. betulicola*. К концу наблюдений урожай рода *Russula* уменьшился в 3 раза, а плодоношение *Leccinum scabrum* резко усилилось. В родах *Cortinarius* и *Russula* произошли существенные изменения в видовом составе. Колебания урожаев основных родов отразились на распределении МС по экологическим нишам.

Рассмотренные сукцессии МС нельзя безоговорочно отнести к природным, так как ежегодно в течение 25 лет участки регулярно посещались

для сбора грибов. Результатом такого рекреационного воздействия явилось ослабление плодоношения видов рода *Cortinarius* и преобладание в урожае родов, мицелий которых расположен в минеральном горизонте почвы. Кроме того, с опытных участков выносились все собранные базидиомы МС, вес которых в свежем состоянии составил в сосняках средневозрастом и спелом соответственно 2,3 и 1,9, а в березняке 5,5 т/га. Исключение из оборота базидиом, богатых азотом, вызвало снижение урожая МС к концу периода наблюдений, так как внесение азота в березняке при том же режиме сбора базидиом обеспечило сохранение высоких урожаев МС (табл. 2).

Таблица 2  
Урожай макромицетов-симбиотрофов (МС) в березняке разнотравном по пятилетиям

Виды грибов	Среднегодовые урожаи (кг/га) за период, годы					Средний за 1970–1994 гг.
	1970–1974	1975–1979	1980–1984	1985–1989	1990–1994	
Березняк (удобрения не вносили)						
Всего МС	264,0	265,2	211,9	202,2	164,8	222,0
Из них:						
<i>Amanita muscaria</i>	42,9	46,3	26,3	7,9	4,4	25,6
<i>Boletus betulicola</i>	17,3	19,2	8,4	4,5	0,9	10,1
<i>Cortinarius spp.</i>	19,9	50,8	25,7	31,9	21,7	30,0
<i>Lactarius spp.</i>	2,6	7,1	28,8	60,1	30,0	25,8
<i>Leccinum spp.</i>	2,6	4,2	12,1	10,1	30,5	11,9
В т. ч. <i>L.scabrum</i>						
<i>Paxillus involutus</i>	0,8	2,3	3,5	1,0	0,2	1,6
<i>Russula spp.</i>	175,1	124,9	99,3	71,0	55,0	105,1
Прочие МС	3,2	10,6	7,8	15,2	22,1	11,9
Распределение МС по нишам, %	I	8	19	12	16	14
	I-II	50	20	29	59	53
	I-III	42	61	59	25	34
Березняк (внесен N в 1970–1973 и 1979–1981 гг.)						
Всего МС	235,7	335,1	216,5	365,3	338,0	298,1

Природные сукцессии МС при развитии смешанных насаждений, по-видимому, также связаны с колебаниями содержания в корнеобитаемом слое доступного азота. Кроме того, состав МС смешанных насаждений определяется еще положением и долевым участием дерева-хозяина в древесном и проявляется через соотношение моно-и поливалентных видов МС. Среди более 250 видов, выявленных в таежной зоне, около 60% являются симбионтами только одной древесной породы (моновалентные), а остальные симбиотически связаны с несколькими породами (поливалентные

виды МС). Оптимальные условия для плодоношения моновалентных МС создаются в чистых насаждениях. Формирование в них II яруса из другой лесообразующей породы подавляет плодоношение моновалентных и сопровождается появлением поливалентных видов МС, симбионтов древесных пород обоих ярусов. Древесные породы, занимающие II ярус и испытывающие затенение, как правило, не обеспечивают устойчивого плодоношения своих моновалентных грибных партнеров. В смешанных одноярусных насаждениях моновалентные МС устойчиво плодоносят в парцеллах, размер которых обеспечивает для их активности условия адекватные влиянию чистого насаждения данной породы. Например, установлено, что в березово-сосновых молодняках, сформировавшихся естественным путем на смешанных вырубках, одновалентные партнеры березы (*Lactarius flexuosus*, *L.resimus*, *L.torminosus* и др.) устойчиво плодоносят в парцеллах березы размером не менее 0,01 га (Шубин, 1990). При таких и больших размерах парцелл береза не испытывает сильной конкуренции со стороны сосны и эффективнее участвует в повышении плодородия почвы. По нашему мнению, участие моновалентных симбионтов в урожае МС может быть использовано для определения минимальных размеров парцелл любой лесообразующей породы в смешанных насаждениях (Шубин, 1998 б). На особенностях сукцессий МС в смешанных насаждениях мы остановимся также при рассмотрении материалов о влиянии на МС уходов за хвойно-лиственными молодняками.

**Главные сплошные рубки** резко изменяют условия для развития МС. После рубки древостоя прекращается поступление корневых выделений и древесного опада, изменяется гидротермический режим почвы и формируются новые фитоценозы. На вырубках всех типов снижается обилие и разнообразие мицелия МС (Шубин, 1990). По-видимому, происходит его лизис из-за углеводного голодания и изменения среды. Чем выше плодородие почвы, тем резче выражены сукцессии МС на вырубках и медленнее протекает последующий процесс увеличения состава МС в период лесовосстановления. При лизисе мицелия МС грубогумусной подстилки почва обогащается азотом, фосфором и калием, что в южной и средней подзонах тайги сопровождается формированием злаковых вырубков. Такие рубки наиболее неблагоприятны для жизнедеятельности МС. В северной подзоне тайги, особенно в полосе редкостойных лесов, после рубки сосняков черничных на грубогумусных почвах не происходит резких изменений в гидротермическом режиме поверхностного слоя почвы, а в живом напочвенном покрове сохраняется преобладание лесных растений. В этих условиях высвобождающиеся при лизисе макроэлементы используются растениями напочвенного покрова только частично, о чем свидетельствует появление и часто доминирование на вырубках *P.involutus*. Причем его мицелий и микоризы на корнях сосны обычны в подстилке и

древесине пней в прилегающих к вырубке древостоях, но, как правило, при отсутствии плодовых тел. После рубки сосняков с малоомощной лесной подстилкой в составе МС доминирует *L.rufus*.

Но, как известно, практически на всех вырубках таежной зоны сохраняется часть тонкомера и подроста или оставляются обсеменители, уже в первые годы появляется самосев, а при отсутствии подроста и самосева создаются лесные культуры, что способствует сохранению мицелия и активности МС. На вырубках первых пяти лет подзон северной и средней тайги нами обнаружено более 20 видов МС (Шубин, 1973). При этом на вырубках всех типов доминирует *Laccaria laccata*, а на бедных песчаных почвах появляется еще и *L.rufus*. Около групп тонкомера и подроста встречаются виды родов *Boletus* и *Leccinum*. На вырубках в зеленомошных типах среди группового подроста ели с сохранившимся лесным напочвенным покровом отмечено обильное появление *P.involutus*, что указывает на обогащение почвы азотом за счет частичного лизиса мицелия МС. По-видимому, большое значение в сохранении мицелия МС, в том числе рода *Cortinarius*, имеет древесина пней, корней и валежа, которая по количеству эктомикориз занимает второе место после лесной подстилки.

Вопрос сохранения жизнеспособности МС в почве сплошных вырубков при отсутствии древесных растений совершенно не исследован. Между тем, В.И.Шубиным и А.И.Кузнецовой (1961) отмечено, что при создании культур сосны и ели посевом на трехлетней вейниковой вырубке лучшие условия для формирования микориз у однолетних сеянцев создавались при посеве семян в глубокие (удалялся верхний 15-20-сантиметровый слой почвы) площадки, чем в мелкие (удалялась только верхняя часть лесной подстилки). Последующие исследования показали, что при восстановлении хвойных пород посевом переход сеянцев к микосимбиотрофии осуществляется в таежной зоне в первые два-три года. Причем это происходит на вырубках всех типов независимо от давности рубки, наличия древесных растений и применяемой агротехники создания лесных культур (Шубин, 1973). Такая обязательность микоризообразования у появляющихся древесных растений указывает на то, что в почве вырубков существуют постоянные источники поступления простых углеводов, за счет которых поддерживается жизнеспособность МС вне связи с древесными растениями. Нами высказано предположение, что таким источником углеводов могут являться целлюлозоразрушающие бактерии, деятельность которых на вырубках резко активизируется (Шубин, 1956, 1973). Еще С.Н.Виноградский (1952) считал целлюлозу основным источником энергии для всей почвенной микрофлоры. В опытах А.А.Имшенецкого (1953) целлюлозоразрушающие бактерии накапливали глюкозу в количествах, обеспечивающих развитие азотобактера и клубеньковых бактерий. Им сделан вывод, что «в условиях симбиоза с

целлюлозными бактериями могут существовать почти все известные микроорганизмы». При изучении пейзажей микроорганизмов на стеклах обрастания (метод Н.Г.Холодного, 1935) нами обнаруживались скопления гиф и шнуров макромицетов в местах разложения целлюлозы миксобактериями (Шубин, 1956). Необходимо расширение подобных исследований, так как вполне вероятно, что МС могут использовать другие источники простых углеводов, кроме древесных растений.

Главные несплошные рубки (выборочные и постепенные) в таежной зоне Европейского Севера только начинают применять. Представляют интерес полученные нами материалы о плодоношении МС после выборочной рубки в сосняке черничном V–VI классов возраста. Рубка выполнена финскими специалистами осенью 1993 г. Плодоношение МС изучалось в летне-осенний период 1994 и 1997 гг. в технологических коридорах и между ними. Технологические коридоры расположены друг от друга на расстоянии 30–35 м. При движении механизмов в технологических коридорах образовались две колеи шириной около 0,6 м и расстоянием между их внутренними краями 1,3 м. В 1994 г. МС учитывали на двух пятиметровых полосах, из которых одна включала технологический коридор, а вторая (контроль) расположена между ними. Площадь учета по каждому варианту – 1250 м<sup>2</sup>. В контроле при урожае МС 14,6 кг/га доминировали роды *Cortinarius* (55) и *L.rufus* (32%). В технологическом коридоре урожай МС оказался в 3,4 раза выше, чем на контроле за счет *P.involutus*, усилившего плодоношение в 21,5 и *L.rufus* – в 4,5 раза. Отсутствовали виды рода *Cortinarius*. Появление нитрофилов в технологических коридорах может быть вызвано обогащением почвы подвижными соединениями азота, высвобождающимися из поврежденных корней и микориз древесных растений, а также дополнительного опада, поступающего на поверхность почвы при вывозке древесины.

В 1997 г. визуально было замечено усиление плодоношения МС на колеях. Поэтому учет МС в технологических коридорах выполнялся раздельно на колеях и рядом с ними (табл. 3). На колеях растения отсутствовали, а толщина уплотненного органического слоя составляла 1,5–2,6 см. Средняя толщина подстилки на контроле – 4,2 см. Урожаи и состав МС на контроле и в технологическом коридоре у колеи оказались близкими, при доминировании в обоих вариантах рода *Cortinarius*, а в пределах рода – *C.armillatus*. В роде *Lactarius* большую часть урожая представлял *L.rufus*. Оптимальные условия для плодоношения МС создались на колеях. Доминировал в урожае род *Lactarius* за счет *L.vietus*. Содоминантом оказался род *Laccaria*. Усилилось плодоношение видов родов *Boletus*, *Leccinum* и *Suillus*. В плодоношении МС на колеях проявился «эффект» лесной тропы. Совершенно иным в этом варианте стало и распределение урожая по занимаемым МС нишам.

Таблица 3

Плодоношение макромицетов-симбиотрофов (МС) после выборочной рубки в сосняке черничном, выполненной в 1993 г. (учет МС в 1997 г.)

Виды МС	Распределение МС по вариантам		
	контроль	около колеи	на колее
Всего МС, тыс. шт./га	2,9	3,7	22,8
В том числе род, %			
<i>Cortinarius</i>	74	58	10
<i>Laccaria</i>	0	1	28
<i>Lactarius</i>	12	23	36
<i>Boletus</i> , <i>Leccinum</i> , <i>Suillus</i>	1	3	5
Прочие МС	13	15	21
Распределение МС по экологическим нишам	I		
	I-II		
	I-III		
	76	66	11
	22	29	73
	2	5	16

Несплошные рубки являются также и рубками ухода за оставшейся частью древостоя, обеспечивая ему дополнительный прирост через активизацию разложения опада. Поэтому по своему влиянию на МС они будут близки к влиянию рубок ухода – осветлений, прочисток и особенно прореживаний.

Осветления направлены на устранение листовых пород, затеняющих хвойные. Нами получены данные об изменении плодоношения МС после уничтожения березы повислой, появившейся самосевом в культурах сосны обыкновенной (Шубин, 1990).

Культуры сосны созданы посевом в 1958 г. на вырубке из-под ельника черничного. Осветление сосны, находящейся под пологом березы, выполнено в 1971 г. применением арборицида 2,4-Д с самолета. Перед уходом молодняк состоял из 1180–2200 посевных мест сосны и 30–40 тыс.экз./га самосева березы. Береза занимала первый ярус. Через 9 лет после ухода состав древостоя (в % по запасу) на контроле оказался 61Б36С3Ос (здесь Б – береза, С – сосна, Ос – осина), а в опыте – 95С5Б. На контроле первый ярус древостоя представлен березой, на опытном участке – сосной. При учете в 1974 г. на обработанном арборицидом участке резко снизился урожай МС из-за развития злаков, причем 98% его составил род *Russula*. В последующие годы усиление роста сосны и порослевой березы ослабило развитие злаков, появились лесные кустарнички и мхи. При учете в 1981 г. на контроле 68% количества базидиом приходилось на симбиотрофы березы и других древесных пород, кроме сосны, и только 1% сосны и других пород, кроме березы, а на опытной делянке – соответственно 23 и 49% (табл. 4). Осветление сосны обеспечило появление моновалентных ее симбионтов – *Boletus pinophilus*, *Gomphidius roseus*, *Suillus luteus* и *S.variegatus*.

Таблица 4

Плодоношение макромицетов-симбиотрофов (МС) при осветлении культур сосны в 1971 г. уничтожением березы арборицидом

Связи МС с древесными породами	Варианты опыта							
	Контроль				Осветление сосны			
	1974 г.		1981 г.		1974 г.		1981 г.	
	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%
С березой и др., кроме сосны	19,1	10	75,1	69	0	0	4,6	23
С березой, сосной и др.	164,9	90	32,5	30	50,0	99	5,5	28
С сосной и др., кроме березы	0	0	1,6	1	0,3	1	9,6	49
Итого	184,0	100	109,2	100	50,3	100	19,7	100

При прочистках и прореживаниях убираются отставшие в росте и дефективные деревья. Снижение густоты древостоя повышает биологическую активность почвы, ускоряет разложение опада, развитие растений напочвенного покрова и прирост древостоя.

Создаются новые условия для деятельности МС. Так, в 17-летнем сосняке черничном в 1979 г. были проведены прочистки с выборкой 34% запаса древесины. На контроле доминировали *Cortinarius semisanguineus* и *L.rufus*, плодоношение которых на опытной делянке ухудшилось из-за развития травы. Резко снизился общий урожай МС. Прореживание в сосняке брусничном III класса возраста выполнено в 1983 и 1988 гг. с выборкой каждый раз по 34% древесины по запасу. По наблюдениям, в 1983–1988 гг. отмечено усиление плодоношения МС на опытной делянке за счет *L.rufus* и рода *Russula*. Прореживание не повлияло на состав живого напочвенного покрова. В обоих случаях применение рубок ухода ухудшило условия для плодоношения рода *Cortinarius* и изменило соотношение в урожае МС с разным размещением по нишам (табл. 5).

Таблица 5

Распределение макромицетов-симбиотрофов (МС) по экологическим нишам после рубок ухода в сосняках (средний урожай за 1983–1988 гг.)

Тип леса	Виды рубок ухода	Варианты	Урожай тыс. шт./га	В том числе доля (%) урожая по занимаемым МС нишам		
				I	I–II	I–III
Сосняк черничный	Прочистки	Контроль	17,8	40	56	4
		Опыт	2,2	14	76	10
Сосняк брусничный	Прореживания	Контроль	9,9	42	51	7
		Опыт	18,9	16	79	5

Гидролесомелиорация улучшает физико-химические и биологические свойства торфов, усиливая рост древесных растений. Данных о влиянии этого мероприятия на МС мало. По наблюдениям Э.Л.Нездоймино (1967), количество видов макромицетов в осушенных ельниках увеличилось в 1,5, а в сосняках – в 2,0 раза. Разнообразие их возросло за счет сапротрофов. Из МС указывается на усиление плодоношения *Lactarius helvus*, *L.mitissimus* и *P.involutus*. В.Я.Частухин и М.А.Николаевская (1969) отмечали массовое появление *L.rufus* и нередко *P.involutus*, *Suillus variegatus*, а также видов рода *Cortinarius* около дренажных канав на осушенных болотах с сосной. По нашим наблюдениям, в аналогичных условиях средней подзоны тайги на отвалах торфа, вынутаго из канав, доминируют *L.rufus*, *P.involutus* и виды рода *Laccaria*. Не обнаружены виды рода *Cortinarius*.

Удобрения в лесах таежной зоны России применялись в 70–80-х годах в небольших объемах для оценки их эффективности и разработки практических рекомендаций. В Скандинавских странах они имеют большое значение в повышении производительности лесов. Внесение удобрений активизирует естественный процесс накопления и разложения опада. Одновременно удобрения, особенно азотные, наиболее сильно действуют на микосимбиотрофию древесных растений. Под их влиянием могут нарушаться сложившиеся связи между симбионтами, что отразится на видовом составе и урожае МС. Поэтому это лесохозяйственное мероприятие привлекло внимание микологов разных стран (Hoga, 1959; Laiho, 1970; Veijlainen, 1974; Кутафьева, 1975; Сезмен, 1977; Шубин и др., 1977 а, б; Ohenoja, 1978; Salo, 1979; Wästerlund, 1982; Веремьева, 1985; Шубин, 1990). Выявлено как положительное, так и отрицательное действие удобрений на состав и урожай МС. Исследования проведены исключительно в сосняках, преимущественно изучалось влияние на МС внесения азота. Большинство наблюдений за действием удобрений на МС выполнено в течение короткого периода, не превышающего пяти лет. Поэтому мы подробнее остановимся на изложении собственных многолетних материалов, позволивших проследить последствие удобрений. Тем более, что на этих исследованиях обоснована дифференциация МС по потребности для плодоношения в доступном растениям азоте.

В сосняке брусничном (коренной тип леса) опыты с удобрениями выполнены на двух участках, созданных посевом в 1961 (участок 1) и 1962 (участок 2) годах. Почва – маломощные песчаные поверхностно-подзолистые разновидности – бедна гумусом, подвижными формами азота и калия. Лесная подстилка почти полностью уничтожена сплошными палами. В напочвенном покрове доминировал *Calluna vulgaris*. На участке 1 удобрения вносили ежегодно с 1967 по 1996 гг. по схеме: без удобрений (контроль), N, P, K, PK, NK, NP и NPK. Причем с 1967 по 1972 гг. азот и ка-

лий вносили из расчета 60, фосфор – 120 кг/га действующего вещества, а с 1973 г. все виды удобрений вносили из расчета 120 кг/га.

В первые 5–6 лет плодоношение МС в варианте с внесением азотсодержащих удобрений отсутствовало. По-видимому, в это время происходила смена мицелиальной сети МС и микориз сосны. В благоприятный по погодным условиям для плодоношения МС 1974 г. проявились различия в составе и урожаях МС между вариантами опыта. В этот год урожай МС на участках в порядке убывания по отношению к контролю (100%) расположились в следующей последовательности: NK – 177, PK – 134, K – 121, P – 62, N – 35 и NP – 8%.

Регулярные наблюдения за плодоношением МС на участке 1 начаты в 1979 г. Максимальный урожай МС получен при внесении азота с калием, а минимальный – азота с фосфором (табл. 6). Близкие урожаи МС оказались на контроле и при внесении калия. В контроле и вариантах с применением безазотных удобрений доминировали *Suillus bovinus*, *Lactarius rufus* и виды рода *Cortinarius*.

Таблица 6

Плодоношение основных макромицетов-симбиотрофов (МС) при ежегодном внесении удобрений в сосняке брусничном (участок 1)

Показатели	Средний урожай (кг/га) за 1979–1996 гг. по вариантам опыта							
	Контроль	P	K	PK	N	NP	NK	NPK
Всего МС	145,6	83,7	142,5	76,0	93,3	65,0	411,0	129,5
Из них:								
<i>Cortinarius spp.</i>	26,5	31,8	39,0	15,8	0	0	0	0
<i>Lactarius rufus</i>	48,5	17,8	38,9	25,9	54,8	51,4	271,0	60,2
<i>Paxillus involutus</i>	0	0	0	0	23,5	10,3	72,2	51,3
<i>Suillus bovinus</i>	63,9	28,7	51,7	25,3	2,8	0	18,0	4,7
Прочие МС	6,7	5,4	12,9	9,0	12,2	3,3	49,8	13,3
Распределение МС по нишам, %								
I	18	38	27	20	0	0	0	0
I–II	35	23	31	37	62	82	70	49
I–III	47	39	42	43	38	18	30	51

Примечание. Удобрения вносили ежегодно с 1967 по 1996 гг.

Использование азотсодержащих удобрений вызвало появление *Paxillus involutus* и доминирование его вместе с *L.rufus*, но подавило плодоношение рода *Cortinarius* и *S.bovinus*. Кроме того, азотсодержащие удобрения обеспечили стабильное плодоношение *Amanita muscaria*, а азотно-калийные – еще и *Lactarius necator*.

В опыте Н.П.Кутафьевой (1975) с разовым применением удобрений в сосняках Приангарья наибольший урожай МС получен при использовании азота с калием. А.К.Эглите (1955) наблюдал более интенсивное формиро-

вание микориз у сосны при использовании азота с калием. В нашем опыте, по исследованиям Н.Ф.Чумак (1981), ежегодное внесение удобрений не подавило микоризообразование у сосны. При этом в контроле в вариантах опыта с внесением калия или (и) фосфора спектры микориз по профилю почвы оказались близкими. Применение азотсодержащих удобрений снизило разнообразие микориз за счет выпадения микориз, образованных родами *Cortinarius* и *Suillus*. Исключение представлял вариант с внесением азота с калием, в котором разнообразие микориз оказалось близким к контролю. Можно предположить, что стимулирование плодоношения МС в варианте с азотно-калийными удобрениями вызвано увеличением в корневых выделениях амидов и аминокислот, отмеченное у сосны при недостатке фосфора (Bowen, 1969). Кроме того, известно положительное влияние калия на передвижение в корневую систему углеводов, необходимых для микоризообразования, то есть влияние калия на МС может быть комплексным.

На всех участках с внесением азотсодержащих удобрений в период с 1979 по 1984 гг. наблюдалось обильное развитие мицелия *P.involutus*. Его ватообразный буровато-коричневый мицелий обволакивал основание стволов кустарничков, пронизывал опад и подстилку. Скопления мицелия *P.involutus* и образованных им микориз сосны были распространены в древесине пней и валежных стволов. Мицелий других МС визуально не обнаруживался, а лесная подстилка имела максимальную за время наблюдений толщину 4–6 см. Доля *P.involutus* в общем урожае МС составляла 36–72% (табл. 7). В последующие годы происходило уменьшение обилия мицелия и урожая *P.involutus*. Толщина лесной подстилки снизилась до 0,5–1,5 см. Доминирование в урожае МС перешло к *L.rufus*, а на участках с внесением азотно-калийного и полного удобрений стабильно плодоносили *L.necator*.

Таблица 7

Урожай *Paxillus involutus* и *Lactarius necator* в связи с развитием мицелия *P.involutus* на участке 1

Развитие мицелия	Годы	Средний урожай (кг/га) по вариантам					
		<i>P.involutus</i>				<i>L.necator</i>	
		N	NP	NK	NPK	NK	NPK
Обильное	1979–1984	27*	10	76	56	0,2	–
		63	36	34	72	0,1	–
Снижение обилия	1985–1990	30	13	23	66	2	2
		32	18	25	39	1	1
Визуально отсутствует	1990–1996	14	7	47	27	2	5
		13	12	10	23	2	6

\*В числителе указан урожай, кг/га; в знаменателе – % от общего урожая МС.

На участке 2 в сосняке брусничном удобрения вносили весной 1970, 1975, 1979 и 1985 гг. по схеме: контроль (без удобрений), мочевины (N) и смесь мочевины, суперфосфата и хлористого калия (NPK). В 1970 г. N и K вносили из расчета 60, а P – 120 кг/га действующего вещества, в последующие годы все удобрения вносили из расчета 120 кг/га.

Периодическое, через 4–5 лет, внесение NPK стимулировало плодоношение MC, тогда как под влиянием N их урожай снизился за счет ослабления плодоношения доминанта *S.bovinus* и видов рода *Cortinarius* (табл. 8). Увеличение урожая MC после применения NPK обусловлено усилением плодоношения видов рода *Lactarius* и *Suillus*. Причем для последнего рода отмечено увеличение урожая видов более требовательных к плодородию

Таблица 8

Плодоношение основных макромицетов-симбиотрофов при периодическом (через 4–5 лет) внесении удобрений в сосняке брусничном (участок 2)

Вид гриба	Средние урожай (кг/га) за 1979–1998 гг. по вариантам опыта		
	Контроль	N	NPK
Всего MC	191,1	152,0	277,0
Из них:			
<i>Amanita muscaria</i>	0,04	10,0	1,4
<i>Cortinarius spp.</i>	63,9	22,1	51,1
В том числе:			
<i>C.semisanguineus</i>	23,7	12,3	25,9
<i>Lactarius spp.</i>	3,5	41,1	46,5
В том числе:			
<i>L.rufus</i>	2,2	40,6	45,4
<i>Paxillus involutus</i>	0,01	1,3	3,0
<i>Suillus spp.</i>	94,5	64,7	151,0
В том числе:			
<i>S.bovinus</i>	87,4	62,2	127,4
<i>S.variegatus</i>	2,8	1,3	18,3
Прочие MC	29,2	12,8	24,0
Распределение MC по нишам, %			
I	34	14	19
I–II	6	31	19
I–III	60	55	62

почвы – *S.luteus* и *S.variegatus*. Результаты этого опыта подтвердили высказывание Л.Н.Васильевой (1973) о различной требовательности представителей рода *Suillus* к трофности почвы. Внесение NPK в меньшей степени, чем применение только N, отрицательно повлияло на плодоношение видов рода *Cortinarius*. Из этого рода повышенная потребность для плодоношения в макроэлементах обнаружилась у *C.semisanguineus*. На контроле и удобренных делянках сохранилось доминирование *S.bovinus*. Внесение удобрений увеличило относительное участие в общем урожае представителей, способных

занимать первую и вторую экологические ниши за счет снижения активности рода *Cortinarius*. Периодическое внесение удобрений не повлияло на спектр микориз сосны (Чумаков, 1981).

Влияние удобрений на MC изучалось также в березняках разнотравных, сформировавшихся самосевом на заброшенных в начале 40-х годов пахотных землях (Шубин и др., 1977 а; Шубин, 1990). Удобрения вносили весной и осенью 1971–1973 гг. и весной 1979–1981 гг. Использовали мочевины (N), суперфосфат (P) и хлористый калий (K) по схеме: контроль (без удобрений), N и NPK. В 1971–1973 гг. N и K вносили по 120 и P – 240 кг/га действующего вещества, а в 1979–1981 гг. все виды удобрений применяли из расчета 120 кг/га.

На контрольном участке основным доминантом является род *Russula* (рис. 2). В отдельные годы, особенно в засушливые 1972, 1973 и 1980, доминирование переходит к *Amanita muscaria*. Этот вид отнесен нами в группу MC, относительное участие которых в общем урожае возрастает при увеличении содержания в почве доступного азота. В лесах на дренированных почвах временное увеличение содержания азота может происходить из-за слабого его использования древесными растениями в годы с малым количеством осадков в летний период.

Значительное участие в урожае MC с начала 80-х годов принадлежит *Lactarius torminosus*, а к концу наблюдений – *Leccinum scabrum*. *Paxillus involutus* начал плодоносить с 1974 г. и не ежегодно. Средний урожай его за период наблюдений равен 1,6, а максимальный – 6,9 кг/га. *L.necator* появился на участке в 1981 г., и урожай соответственно составлял 2,8 и 9,6 кг/га. Появление нитрофилов на контрольном участке, расположенном на расстоянии 10 м от опытных, можно объяснить обогащением опада азотом в результате налета листьев березы с удобренных участков. При этом для появления базидиом *L. necator* потребовался больший период воздействия обогащенного азотом опада, чем для *P. involutus*.

На удобренных участках уже в 1971 г. отмечено массовое появление *P.involutus*, участие которого в общем урожае MC составляло 13–31%. Внесение удобрений в последующие два года обеспечило господство (до 94%) *P.involutus*. Причем его базидиомы довольно равномерно разместились на площади участков (Шубин и др., 1977 а). Очевидно, активный мицелий *P.involutus* широко распространен в почве березняка разнотравного, но формирование базидиом ограничивалось низким содержанием доступного растением азота. После прекращения внесения удобрений доминирование *P.involutus* продолжалось в течение двух лет, а затем стало усиливаться плодоношение *L.necator*, который на делянке с NPK стал доминантом. Повторное внесение удобрений в 1979–1981 гг. усилило доминирование *P.involutus* в 1980 г. до 88–93% от урожая MC. Однако уже в 1981 г. возросло участие в урожае MC *L.necator*, который в последующие годы стал доминантом.

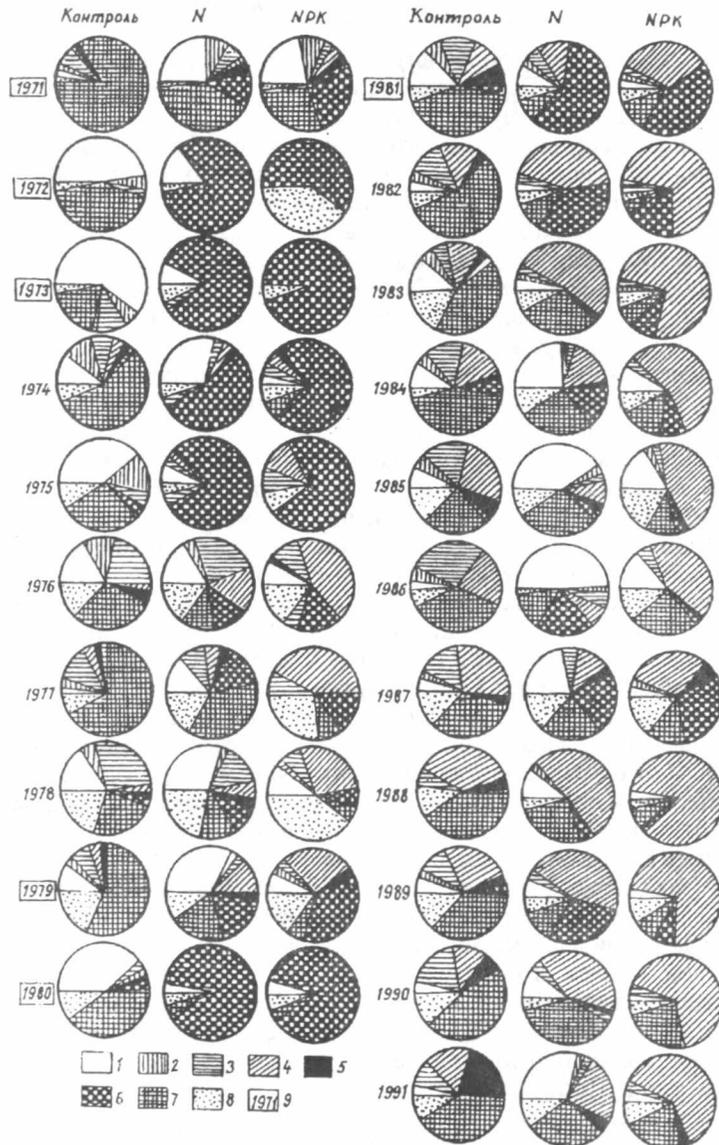


Рис. 2. Распределение урожая (по массе) макромицетов-симбиотрофов по родам в березняке разнотравном в опыте с удобрениями

1 – *Amanita*; 2 – *Boletus*; 3 – *Cortinarius*; 4 – *Lactarius*; 5 – *Lecanum*, *Suillus*; 6 – *Paxillus*; 7 – *Russula*; 8 – прочие; 9 (в рамке) – годы внесения удобрений.

Полному доминированию *P. involutus* в 1972, 1973 и 1980 гг. способствовало слабое использование удобрений древесными растениями из-за недостатка влаги в почве. Урожай рода *Cortinarius* за 1971–1994 гг. на удобренных участках оказался в 2–3 раза ниже, чем на контрольном за счет ослабления плодоношения видов с более крупными базидиомами – *C. alboviolaceus*, *C. armillatus* и *C. mucosus*. В результате средний сырой вес базидиом рода *Cortinarius* за весь период наблюдений на контроле равнялся 2,8, а при внесении N – 2,0 и NPK – 2,1 г.

За период наблюдений средние и максимальные урожаи в варианте с N у *P. involutus* составили 70 и 456, у *L. necator* – 48 и 147 кг/га, а в варианте с NPK у *P. involutus* – 59 и 300, у *L. necator* – 130 и 436 кг/га. Таким образом, для плодоношения *P. involutus* более оптимальные условия создались при использовании азота, а у *L. necator* – полного удобрения. Особенностью плодоношения *P. involutus* является более быстрая реакция на внесение азотсодержащих удобрений, тогда как для *L. necator* требуются более глубокие изменения в процессах разложения опада, что обуславливает и большую продолжительность последствий удобрений на его плодоношение (рис. 3). Некоторое увеличение доли *P. involutus* в урожаях МС 1987, 1989 и 1992 гг. связано с малым количеством осадков в летний период.

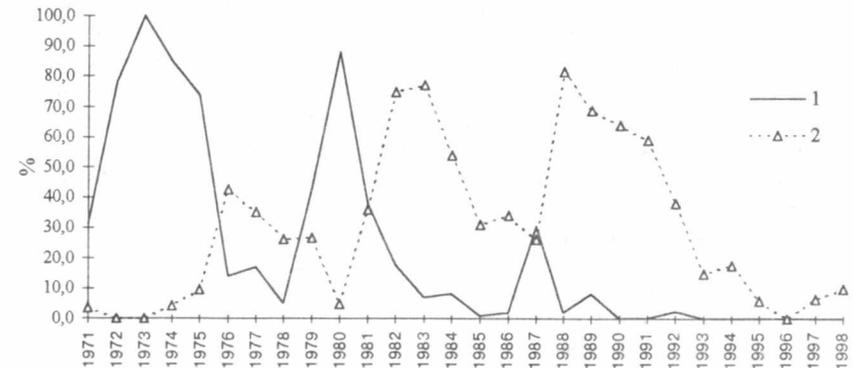


Рис. 3. Плодоношение *Paxillus involutus* (1) и *Lactarius necator* (2), % от общего урожая макромицетов-симбиотрофов в березняке разнотравном при внесении NPK в 1971–1973 и 1979–1981 гг.

Средний урожай МС за 1971–1994 гг. на контроле равнялся 222, при внесении N – 301 и NPK – 284 кг/га. Более высокие урожаи на удобренных участках обеспечивались плодоношением нитрофилов, а в варианте с N еще и *A. muscaria*, средний урожай которого составил 76 кг/га.

Лесные пожары непосредственно воздействуют на МС, уничтожая их мицелий и микоризы растений. Косвенное влияние огня на МС более разностороннее и проявляется через изменение физико-химических и биологических свойств почвы, а также состава, строения и густоты всех ярусов насаждений.

Огонь оказывает большое влияние на формирование таежных лесов с доисторических времен (от молний). Пожары обеспечивали сохранность сосняков в их конкуренции с другими древесными породами. По исследованиям О.А.Неволина (1969), наиболее продуктивные сосняки Европейского Севера сформировались благодаря пожарам. По его мнению, для восстановления сосняков на богатых почвах необходимо разрешить применение контролируемых палов. С начала промышленной заготовки древесины основным способом очистки лесосек является огневой. В лесах с грубогумусной подстилкой огневую очистку лесосек относят к лесовосстановительным мероприятиям. Большинство сосняков таежной зоны на дренированных почвах в течение жизни подвергались воздействиям огня. В Финляндии предпринимаются попытки с помощью управляемых палов вернуть старые заповедные леса к природной сукцессии (Pavilainen, 1996). Данные о влиянии лесных пожаров на плодоношение МС в лесах таежной зоны малочисленны (Смирнов, 1968; Шубин, 1973, 1990). По наблюдениям А.В.Смирнова, в разреженных сосняках Средней Сибири после беглых лесных пожаров *Boletus pinophilus* появляется на следующий год, а иногда и в год пожара. Аналогичный случай отмечен нами в южной части Карелии, когда после пожара летом 1980 г. в сосняке черничном IV класса возраста на следующий год в конце мая обильно плодоносил *B. pinophilus*, а в августе–сентябре еще и виды рода *Suillus*.

Согласно нашим данным, влияние лесных пожаров на МС специфично по типам леса, а в пределах каждого из них определяется силой воздействия огня, зависящей от многих факторов. В сосняках лишайниковых и вересковых огнем уничтожается большая часть, а местами вся подстилка. Возникает ветровая и водная эрозия почвы с обнажением горизонтальных корней древесных растений. На таких участках распространены виды рода *Laccaria*, *Thelephora terrestris* и *Xerocomus subtomentosus*, а в местах с остатками подстилки еще и *L. rufus*. В сосняках брусничных и черничных после пожаров почва обогащается азотом и другими элементами питания растений, что стимулирует на несколько лет плодоношение МС, мицелий которых расположен в минеральных горизонтах почвы. Во всех типах леса даже при раннелетних пожарах, уничтожающих только часть напочвенного покрова, подлеска и подроста, отмечено ослабление или прекращение плодоношения видов рода *Cortinarius*.

После рубки древостоя отрицательное влияние пожаров на МС в пределах одинаковых лесорастительных условий усиливается, так как огнем

уничтожается подрост, тонкомерные деревья и часть лесной подстилки. Наиболее неблагоприятные условия для МС создаются после пожаров на вырубках после сосняков лишайниковых и вересковых, занимающих склоны южной экспозиции. При этом сгорает большая часть, а местами вся лесная подстилка. Частое пересыхание поверхности почвы ограничивает развитие мицелия МС. В посевах сосны на таких вырубках микоризы у сеянцев формируются на отдельных участках корневой системы, что указывает на очаговое размещение МС в поверхностном слое почвы (Шубин, 1990). При наличии древесных растений на таких вырубках из МС встречаются *Inocybe lacera*, *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris* и редко *Xerocomus subtomentosus*. На вырубках из-под сосняков брусничных отрицательное влияние пожаров на МС проявляется в меньшей степени. Однако в сохранившейся части лесной подстилки, сильно пересыхающей в летний период, видимый мицелий МС отсутствует. Микола и др. (Mikola et al., 1964) изучали влияние пала различной интенсивности на формирование микориз у сосны на вырубке из-под сосняка брусничного в Центральной Финляндии. Установлено, что при сильном выжигании гумусового слоя микоризы образуются у сеянцев первого года, но с опозданием по сравнению с контролем (участок без пала) на 2–3 недели. Они пришли к выводу, что сплошные палы не могут серьезно повлиять на микоризообразование, поскольку даже сильный огонь уничтожает микоризные грибы только в 1–2-сантиметровом слое почвы.

Рекреационные леса подвергаются антропогенным нагрузкам в зависимости от интенсивности посещения их населением. По исследованиям Л.Г.Буровой и И.Л.Трапидо (1975), в зоне средней вытоптанности рекреационных березняков снижается плодоношение макромицетов-сапротрофов, а увеличивается количество видов рода *Russula*. Отсутствовали виды рода *Cortinarius*, но сохранилось плодоношение *Boletus betulicola*, *Cantharellus cibarius*, *Leccinum scabrum*, *P. involutus* и *Xerocomus subtomentosus*. При этом базидиомы *C. cibarius*, *Russula delica* и *R. foetens* появлялись даже на пешеходных тропах, где плотность почвы была в 10 раз выше, чем в контроле. Я.А.Минковская (1998) отмечает увеличение видов рода *Russula* в пригородных сосново-березовых лесах Беларуси.

В таежной зоне наиболее широко рекреационное воздействие на лесные экосистемы проявляется через нарушения поверхности почвы при сборе грибов и ягод. Считается, что умеренное посещение грибных угодий стимулирует плодоношение съедобных МС (Шубин, 1965; Васильков, 1966; Нездоймино, 1968; Бурова, 1986; Скрыбина, Сенникова, 1988). Однако следует отметить, что такие наблюдения носили кратковременный характер. В полевом эксперименте В.И.Шубина и О.О.Предтеченской (1996, 1997) установлено, что вытаптывание в березняках разнотравных оказывает влияние на состав и урожай МС, аналогичное

внесению азотсодержащих удобрений. Причем потери около половины урожая МС, вызванные вытаптыванием в год закладки опыта, компенсировались усилением плодоношения МС в последующие 2–3 года. Отмечено изменение состава рода *Cortinarius* с появлением видов с более мелкими базидиомами. При этом за период наблюдений средний сырой вес одной базидиомы на контроле равнялся 2,2, а в опыте – 1,9 г. Указывается на сложность изучения рекреационного влияния на плодоношение МС и необходимость длительных стационарных наблюдений с применением эксперимента и различных методических подходов. С увеличением рекреационной нагрузки, по мере приближения к городам, населенным пунктам, а также транспортным путям, снижается разнообразие МС с заменой ценных видов съедобных грибов менее ценными. В такой же последовательности отмечено снижение участия в общем урожае МС видов рода *Cortinarius*, а внутри рода – изменение видового состава с увеличением количества видов с более мелкими базидиомами.

Загрязнение лесов поллютантами может влиять на МС через ослабление фотосинтеза древесных растений и (или) изменение почвенных условий. Из распространенных поллютантов наибольшее влияние на МС оказывает  $\text{NH}_3$ , нарушая соотношение в почве аммонийного и нитратного азота в пользу последнего (Gulden et al., 1992). Отмечено сходство реакции МС на загрязнение  $\text{NH}_3$  с внесением азотных удобрений – деградируют роды *Cortinarius* и *Russula*, а стимулируется плодоношение *Lactarius necator* и *L. rufus*. В хвойных лесах Финляндии поллютанты усиливают вымывание калия из подстилки (Raupema et al., 1987). Можно предположить, что усиление дефицита калия увеличит отрицательное влияние на МС «азотного насыщения» почвы в районе загрязнения  $\text{NH}_3$ .

### Выводы

В лесных биогеоценозах таежной зоны происходят природные и антропогенные сукцессии плодоношения МС. Значение последних возрастает в связи с интенсификацией лесохозяйственной деятельности, а также усиления рекреационного воздействия на леса и промышленного загрязнения среды.

Природные сукцессии МС происходят в ходе развития насаждений по мере увеличения мощности лесной подстилки и корнеобитаемого слоя почвы. При этом происходит «расхождение» МС по экологическим нишам.

При многофункциональном значении эктомикоризы древесных растений, у МС наиболее выражена дифференцированность развития в зависимости от содержания в почве доступного растениям азота. Сукцессии плодоношения МС представляют одну из форм проявления «закона безжизности» по использованию азота в лесных экосистемах.

В смешанных насаждениях сукцессии МС происходят также в результате изменения положения в пологе древостоя дерева-хозяина, определяющего уровень его ценотического влияния на почву и обеспечения симбионта углеводами. Основное влияние на состав и урожай МС оказывают древесные растения первого яруса. Древесные растения, занимающие второй ярус и испытывающие затенение, не имеют связанных только с ними МС.

Антропогенные сукцессии МС вызываются изменением условий накопления и разложения опада. В результате, как правило, ослабляется или подавляется плодоношение видов рода *Cortinarius*, распространение мицелия которого ограничено лесной подстилкой. При этом часто усиливается плодоношение МС, мицелий которых способен занимать не только органогенный, но и минеральные горизонты почвы.

Предлагаемое объяснение особенностей сукцессий плодоношения МС, основанное на занимаемых ими экологических нишах и дифференциации по потребности в доступном для растений азоте, является первой попыткой решения этого важного для лесной микоценологии вопроса. В научно-прикладном аспекте понимание сукцессий МС важно для разработок мероприятий по охране редких и ценных видов. Зависимость формирования биоты МС из моно- и поливалентных видов от ценотического влияния дерева-хозяина следует использовать для научного обоснования горизонтального строения высокопродуктивных смешанных насаждений.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Гранты № 95-04-11429 и 97-04-48465.

### Список грибов, упомянутых в тексте

- |   |  |
|---|--|
| <i>Amanita muscaria</i> (L.: Fr.) Pers.               | <i>L. mitissimus</i> (Fr.: Fr.) Fr.            |
| <i>Boletus betulicola</i> (Vassilk.) Pilát et Dermek  | <i>L. necator</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.       |
| <i>B. pinophilus</i> Pilát et Dermek                  | <i>L. resimus</i> (Fr.: Fr.) Fr.               |
| <i>Cantharellus cibarius</i> Fr.: Fr.                 | <i>L. rufus</i> (Scop.: Fr.) Fr.               |
| <i>Cortinarius alboviolaceus</i> (Pers.: Fr.) Fr.     | <i>L. torminosus</i> (Schaeff.:Fr) Gray.       |
| <i>C. armillatus</i> (Fr.: Fr.) Fr.                   | <i>L. vietus</i> (Fr.: Fr.) Fr.                |
| <i>C. mucosus</i> (Bull.: Fr.) J.J. Kickx.            | <i>Leccinum scabrum</i> (Bull.: Fr.) Gray.     |
| <i>C. semisanguineus</i> (Fr.: Fr.) Gillet.           | <i>Paxillus involutus</i> (Batsch: Fr.) Fr.    |
| <i>Gomphidius roseus</i> (Fr.) Fr.                    | <i>Russula delica</i> Fr.                      |
| <i>Hygrophorus hypothejus</i> (Fr.: Fr.) Fr.          | <i>R. foetens</i> (Pers.: Fr.) Fr.             |
| <i>Inocybe lacea</i> (Fr.: Fr.) P. Kumm.              | <i>Suillus bovinus</i> (L.: Fr.) O. Kuntze     |
| <i>Laccaria laccata</i> (Scop.: Fr.) Berk. et Broome. | <i>S. granulatus</i> (L.: Fr.) O. Kuntze       |
| <i>Lactarius flexuosus</i> (Pers.: Fr.) Gray.         | <i>S. luteus</i> (Fr.) Gray.                   |
| <i>L. helvus</i> (Fr.: Fr.) Fr.                       | <i>S. variegatus</i> (Sw.: Fr.) O. Kuntze      |
|   | <i>Thelephora terrestris</i> Fr.               |
|   | <i>Xerocomus subtomentosus</i> (L.: Fr.) Quél. |

## ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л.Г. Формирование группировок макромицетов в культурах сосны разного возраста // Лесоведение. 1973. № 1. С. 38-45.
- Бурова Л.Г. Экология грибов-макромицетов. М., 1986. 222 с.
- Бурова Л.Г., Трапидо И.Л. Микологические особенности березняка волосистоосокского в связи с длительным рекреационным воздействием // Лесоведение. 1975. № 1. С. 49-55.
- Васильева Л.Н. Агариковые шляпочные грибы (пор. Agaricales) Приморского края. Л., 1973. 331 с.
- Васильков Б.П. Опыт изучения грибов при геоботанических исследованиях // Сов. ботан. 1938. № 4-5. С. 169-176.
- Васильков Б.П. Белый гриб. М.; Л., 1966. 132 с.
- Веремьева С.С., Черкасов А.Ф. Влияние рубок ухода в таежных лесах на урожай съедобных грибов // Растит. ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 4. С. 418-425.
- Виноградский С.Н. Микробиология почвы. Проблемы и методы. М., 1952. 792 с.
- Имшенецкий А.А. Микробиология целлюлозы. М., 1953. 439 с.
- Кутафьева Н.П. Влияние удобрений на урожай грибов в сосняках среднего Приангарья // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 4. С. 228-233.
- Минковская Я.А. Роль грибов рода *Russula* в регуляции устойчивости леса. // Матер. междунар.-практ. конф. Состояние и мониторинг лесов на рубеже XXI века. Минск, 1998. С. 320-322.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Неволин О.А. Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера. Архангельск, 1969. 103 с.
- Нездойминого Э.Л. Шляпочные грибы некоторых еловых и сосновых лесов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 2. С. 151-157.
- Нездойминого Э.Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов-макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала // Микология и фитопатология. 1968. Т. 1, вып. 2. С. 151-157.
- Петренко И.А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск, 1978. 134 с.
- Сезмен Х. О влиянии минеральных удобрений на урожай грибов в сосняке-черничнике // Лесоводственные исследования. Рига, 1977. Т. 13. С. 69-70.
- Скрябина А.А., Сенникова Л.С. Влияние антропогенного воздействия на видовой состав и урожайность съедобных грибов в лесных ценозах // Промысловая оценка и освоение биологических ресурсов. Киров, 1988. С. 139-145.
- Смирнов А.В. Напочвенные грибы-макромицеты коренных и производственных лесных формаций южного Приангарья и Прибайкалья // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1968. Т. 64. С. 356-359.
- Холодный Н.Г. Методы непосредственного наблюдения почвенной микрофлоры // Микробиология. 1935. Т. 4., вып. 2.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биология почв. 1. Исследования по распаду растительных остатков в хвойных лесах. М., 1948. 221 с.

- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. 325 с.
- Чумак Н.Ф. Микориза сосны на песчаных почвах в связи с применением удобрений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1981. 25 с.
- Шубин В.И. Влияние различных способов обработки почвы на микрофлору и лесовозобновление: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 15 с.
- Шубин В.И. Грибы карельских лесов. Петрозаводск, 1965. 90 с.
- Шубин В.И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л., 1973. 263 с.
- Шубин В.И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Л., 1990. 197 с.
- Шубин В.И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. I. Экологические ниши // Микология и фитопатология. 1998 а. Т. 32, вып. 6. С. 32-37.
- Шубин В.И. Использование микосимбиотрофии древесных растений для обоснования строения смешанных насаждений // Тез. докл. конф. «Экология таежных лесов». Сыктывкар, 1998 б. С. 104-105.
- Шубин В.И., Кузнецова А.И. Особенности производства лесных культур площадками на задерновых вырубках // Тр. Карельского филиала АН СССР. 1961. Вып. 25. С. 86-98.
- Шубин В.И., Предтеченская О. О. Влияние выгиптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. I. Урожай и биомасса мицелия макромицетов // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30, вып. 5-6. С. 45-50.
- Шубин В.И., Предтеченская О.О. Влияние выгиптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. II. // Микология и фитопатология. 1997. Т.31, вып.3. С.54-60.
- Шубин В.И., Ронконен Н.И., Саукконен А.В. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов березовых молодняков // Микология и фитопатология. 1977 а. Т. 11, вып. 4. С. 294-303.
- Шубин В.И., Ронконен Н.И., Саукконен А.В. Влияние минеральных удобрений на плодоношение шляпочных грибов в культурах сосны // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск, 1977 б. С. 109-115.
- Эглице А.К. Опыт работы по микоризации сосны // Тр. конф. по микотрофии растений. М., 1955.
- Bowen G.D. Nutrient status effect of loss amidium and amino acids from pine roots // Plant and Soil. 1969. Vol. 30, N 1. P. 139-142.
- Deacon J.W., Donaldson S.J., Last F.F. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch // Plant and Soil. 1983. Vol. 71, N 1-3. P. 257-262.
- Dighton J., Poskitt J.M., Howard D.M. Changes in occurrence of Basidiomycete fruit bodies during forest stand development: With specific reference to mycorrhizal species // Trans. Br. Mycol. Soc. 1986. Vol. 87, Pt. 1. P. 163-171.
- Fleming L.V. Experimental study of sequences of ectomycorrhizal fungi on birch (*Betula sp.*) seedlings root system // Soil Biol. and Biochem. 1985. Vol.17, N 5. P. 591-600.

Gulden G., Hoiland K., Bendiksen K., Brandrud T., Foss B., Jenssen H., Laber D. **Macromycetes and air pollution. Mycocoenological studies in three oligotrophic spruce forests in Europe.** Berlin; Stuttgart, 1992. 81 p.

Hora F.B. **Quantitative experiment on toadstool production in woods** // Trans. Br. Mycol. Soc. 1959. N 42. P. 1-14.

Hutchison L.J., Piche V. **Effect of exogenous glucose on mycorrhizal colonization in vitro by early-stage and late-stage ectomycorrhizal fungi** // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73, N 6. P. 898-804.

Laiho O. **Paxillus involutus as a mycorrhizal symbiont of forest trees** // Acta Forest. Fenn. 1970. Vol. 106. 74 p.

Mason P.A., Wilson J., Last F.F. **Mycorrhizal fungi of *Betula* spp. factors affecting their occurrence** // Pric. Roy. Soc. Edinburgh. 1984. Vol. 85, N 1-2. P. 141-151.

Mason P.A., Wilson J., Last F.F., Walker C. **The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi in inoculated tree seedlings growing in insterile soil** // Plant and Soil. 1987. N 71. P. 247-256.

Mikola P., Laiho O., Erikainen J., Kuvaja K. **The effect of slash burning on the commencement of mycorrhizal association** // Acta Forest. Fenn. 1964. Vol. 77. P. 1-13.

Ohenoja E. **Mushrooms and mushroom yields in fertilized forests** // Ann. Bot. Fenn. 1978. N. 15. P. 38-46.

Parviainen J. **Impact fire on Finnish forests in the past and today** // Silva Fenn. 1996. Vol. 30, N 2-3. P. 353-359.

Raunemaa T., Hari P., Kukkonen J., Anttila P., Katainen H.S. **Long-term changes of needle litter in coniferous forests in Finland** // Can. J. Forest Res. 1987. Vol. 17, N 6. P. 466-471.

Salo K. **Mushrooms and mushroom yields on transitional peatlands in central Finland** // Ann. Bot. Fenn. 1979. Vol. 16, N 3. P. 181-192.

Thomas G.W., Rogers D., Jackson R.M. **Changes in the mycorrhizal status of Sitka spruce following outplanting** // Plant and Soil. 1983. Vol. 71. P. 319-323.

Väre H., Ohenoja E., Ohtonen R. **Macrofungi of oligotrophic Scots pine forests in northern Finland** // Karstenia. 1996. Vol. 36, N 1. P. 1-18.

Veijlaine H. **Metsäojitusalueiden sienisadosta mushroom production on drainan peatlands** // Suo. 1974. Vol. 26. P. 31-33.

Wästerlund J. **Försvinner tallens mykorrhizasvamper vid gödsling?** // Sven. Bot. Tidskr. 1982. Bd. 76, N 6. P. 411-417.

### III. ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

#### Трахеомикоз в дубовых лесах Русской равнины

Н.Н. Селочник

Трахеомикоз дуба впервые был отмечен в 1926 г. в Югославии (Georgevitch, 1926), затем его обнаружили в США, европейских странах и европейской части СССР, но с момента его открытия и по сей день это заболевание вызывает многочисленные дискуссии как в отношении таксономии возбудителей и их патогенных свойств, так и их роли в синдроме усыхания дуба и в биогеоценозе в целом, причем мнения авторов по этим вопросам различны.

Так, в США впервые описано типичное быстрое увядание красных дубов, названное вилтом (Henry, Moses, 1943) с возбудителем *Ceratocystis fagacearum* (Bretz) Hunt. Вместе с тем в ряде европейских стран (Югославия, Румыния, Чехословакия, Болгария, Польша, Венгрия) трахеомикоз, вызываемый грибами родов *Ceratostomella*, *Ceratocystis*, *Ophiostoma*, также считали основной причиной усыхания разных видов дуба (Georgescu et al., 1948; Роснев, Златанов, 1982; Leontovic, 1990, и др.).

Фундаментальные исследования по инфекционному усыханию плодовых и лесных культур, связанному с сосудистыми патогенами, в СССР были выполнены А.Л. Щербин-Парфененко (1953), И.И. Минкевичем (1963, 1972), В.И. Потлайчук (1976). Усыхание дубрав в СССР, также связанное с сосудистым микозом, впервые отмечалось в 50-х годах в Воронежской и Ростовской областях, на Северном Кавказе, в Ставропольском и Краснодарском краях (Щербин-Парфененко, 1953; Иванченко, 1957; Минкевич, 1962, 1963); в 60-80-х годах – на Украине (Тарханова, 1967; Падий, 1979), в Молдавии (Онофреш и др., 1978), Азербайджане (Гусейнов, 1984), Грузии (Имнадзе и др., 1989), Волгоградской, Ростовской и некоторых других областях РСФСР (Крюкова, Плотнокова, 1979; Кузмичев, 1983; Селочник, Кондрашова, 1989). Кстати сказать, Е.А. Шумановым и Э.А. Огановой (1956) в байрачных дубравах Деркульской лесной опытной станции на Украине впервые был описан типичный трахеомикоз дуба, заключающийся в закупорке проводящих сосудов ствола и ветвей и вызываемый грибами из рода *Ophiostoma*. Это заболевание было ими отмечено также в лесных полосах урочища Юницкого, пойменных дубравах по Северному Донцу, в Великом Анадоле, в Шиповом