

Характер изменения обилия почвенного мицелия грибов при различных видах антропогенного воздействия

О. О. Предтеченская

В лесных почвах таежной зоны грибы доминируют среди почвенных микроорганизмов. Характерной чертой лесных грубогумусных почв таежной зоны является обилие в подстилке хорошо заметного визуально мицелия грибов. Во многих случаях можно обнаружить скопления мицелия в минеральных горизонтах, преимущественно в гниющих корнях, погребенной древесине. Грибы опада и подстилки вместе с другими группами микроорганизмов участвуют в разложении органического вещества. Мицелий, пронизывающий всю лесную подстилку и верхний слой почвы, является связующим звеном между различными видами растений в одном фитоценозе. Макромицеты-симбиотрофы играют важную роль в питании древесных растений. Через микоризу осуществляются внутри- и межвидовые связи растений различных ярусов фитоценоза. С корнями растущих деревьев грибы могут проникать на глубину осваиваемой растениями почвы, то есть до нескольких метров.

Согласно исследованиям Л. Л. Великанова (Velikanov, 1989), И. И. Сидоровой и Л. Л. Великанова (1992б), Л. М. Полянской с соавторами (1995б), в составе микробиоты почвы леса доминирует мицелий базидиомицетов, а микромицеты представлены спорами.

Для исследований биологии и экологии грибов недостаточно проводить наблюдения за их плодоношением, поскольку эти показатели сильно зависят от погодных условий, а для микоризообразующих грибов — и от наличия растений-хозяев. Недостаточны они и для понимания механизма сукцессий и прогнозирования урожая макромицетов. В процессе развития и изменения растительности, в том числе при антропогенном воздействии, происходит естественная смена доминирующих видов грибов, выражающаяся в изменении характера плодоношения грибов. Изменения происходят и в составе, и в содержании мицелия грибов в почве. Между обилием почвенного мицелия и общим урожаем базидиом не удастся проследить четкую зависимость, поскольку это соотношение сильно колеблется в различных биоценозах при разном уровне трофности почв.

Объектом наших исследований является мицелий грибов в подстилке и верхнем гумусированном горизонте почвы ($A_0+A_1A_2$). Как показывают многочисленные исследования (Мирчинк, Степанова, 1982; Демкина, Мирчинк, 1983, 1984, 1989; Головченко и др., 1993; Полянская и др., 1995в; Головченко, Полянская, 1996; Предтеченская, 1994, 1998 а, б, в; Wallander et al., 2002), в подстилках, дернине и верхних слоях почвы масса мицелия грибов максимальна, сезонные флуктуации ее обилия наиболее ярко выражены. В более глубоких слоях почвы количество мицелия резко уменьшается, сезонные колебания сглаживаются. Результаты различного рода антропогенных воздействий также наиболее ярко проявляются в подстилке и верхнем горизонте почвы.

Наши исследования проводились на участках около полевого стационара Института леса Карельского научного центра РАН, находящегося в 100 км к северу от г. Петрозаводска. Изучалось влияние: 1) применения азотно-калийных удобрений в сосняках брусничных (I — с ежегодным многолетним применением удобрений в 1967–1997 гг., II — с однократным применением в 2001 г.) и березняке разнотравном I (с ежегодным применением удобрений в 1974–1982 гг.); 2) влияние рекреации в березняке разнотравном II на развитие почвенного мицелия и плодonoшение макромицетов; 3) сплошной рубки леса в сосняке черничном.

Биомассу мицелия определяли методом прямого микроскопирования (метод агаровых пленок) Джонса и Моллисона (Jones, Mollison, 1948) в модификации Т. Г. Мирчинк (1972). Отбор почвенных проб для анализа на контрольном и опытном участках производился в пяти повторностях. До анализа образцы хранились в замороженном виде. Сухая масса мицелия составляет 20% от сырой (Sussman, Halvarson, 1966). Объемный вес мицелия — 1,05 г/см³ (Alexander, 1971).

При изучении мицелия нами были выделены три группы гиф: 1) без пружек, темные, 2) без пружек, светлые, 3) с пружками, светлые. Диаметр мицелия устанавливали экспериментально для каждого типа леса (табл. 1). Необходимость измерения диаметров мицелия для каждого из исследованных участков подтверждена работами Л. М. Полянской с соавторами (1995а), показавшими, что диаметр мицелия в почве гораздо ниже принятых ранее 5 мкм и варьирует не только в различных типах леса, но и меняется с глубиной почвы.

Темные гифы (пигментированные) без пружек имеют цвет от коричневого до черного. Они обычно гладкие, из-за темной окраски содержимое не просматривается, отмечены перегородки. Ветвление встречается очень редко.

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Таблица 1

Средний диаметр различных групп мицелия по типам леса

Участок	Диаметр мицелия, мкм			
	Весь мицелий	Темный без пружек	Светлый без пружек	Светлый с пружками
Сосняк брусничный I	3,1	3,2	3,1	4,1
Сосняк брусничный II	2,5	2,6	2,4	2,8
Сосняк черничный	3,2	3,2	2,8	4,1
Березняк разнотравный I	3,0	3,2	2,7	3,0
Березняк разнотравный II	3,3	3,3	3,2	4,2

Гифы светлые (непигментированные), без пружек, распространены наиболее широко. Их поверхность может быть как гладкой, так и инкрустированной. Часто встречаются ветвящиеся гифы с перегородками. Гифы с пружками, как правило, имеют светлую окраску, пружки на темных гифах отмечены крайне редко. Как известно, пружки являются характерной особенностью мицелия базидиомицетов, они участвуют в синхронном делении дикарионов в гифе. По данным И. И. Сидоровой и Л. Л. Великанова (1992а), пружки типичны для семейств *Paxillaceae* (100%), *Cortinariaceae* (100%), *Coprinaceae* (81,8%), *Strophariaceae* (80%) и *Tricholomataceae* (77%). Пружки отсутствуют или немногочисленны у *Amanitaceae*, *Russulaceae* и *Boletaceae*. Из подстилочных сапротрофов пружки имеются у 84,8% видов, из гумусовых сапротрофов — у 80%, у ксилотрофов — у 77,7%.

В почве, отобранной для описания имеющегося мицелия и не подвергавшейся растиранию, мицелий с пружками встречался достаточно часто. Отмечены белые, зеленоватые, розоватые, желтоватые гифы, с ветвлением и без него, поверхность часто инкрустирована.

Из видов макромицетов, для которых имеется описание мицелия и карпофоры которых найдены на участках как в сосняках, так и в березняках, только *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr. и *Tricholoma sp.* (часто), а также *Suillus bovinus* (L.: Fr.) Kuntze и *S. variegatus* (Sw.: Fr.) Kuntze (редко) имеют пружки на мицелии (Шубин, Семенова, 1985). Поверхность может быть инкрустирована. Инкрустированные гифы чаще встречались в образцах, собранных в мае-июне. Поскольку при растирании образцов при подготовке препаратов мицелий разрывается и при этом может оторваться часть гифы, не имеющая пружки, то доля гиф с пружками, по всей видимости, сильно занижена.

Преобладание непигментированных гиф в наших опытах согласуется с составом макромицетов. Мицелий наиболее распространенных видов имеет светлую окраску (Мартикайнен, 1985; Шубин, Семенова,

1985). В сосняках обильно плодоносит *Lactarius rufus* (Scop.: Fr.) Fr. (почвенный мицелий сероватого цвета), часто встречается *Suillus bovinus*, почвенный мицелий которого имеет кремовую окраску, на удобренных участках широко распространены *Paxillus involutus* (цвет почвенного мицелия от коричневого до светло-бурого, кремового) и *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Pers. (серовато-белый мицелий). В березняке разнотравном часто встречаются *Lactarius vietus* (Fr.: Fr.) Fr., *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) Gray (почвенный мицелий белого или слегка желтоватого цвета), *Russula aeruginea* Lindbl., *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) Gray (мицелий кремовый, светлый), обильно плодоносят *Amanita muscaria* (мицелий белый, серовато-белый, иногда с розоватым оттенком) и *Lactarius plumbeus* (Bull.: Fr.) Gray (почвенный мицелий кремовый или светло-бурый, почти белый). Из всех плодоносящих на данных участках видов грибов, цвет мицелия которых известен, только *P. involutus* может иметь темноокрашенный мицелий, но, как указано выше, оттенок его гиф варьирует от темного до светлого. Возможно, данное обстоятельство является одной из причин доминирования светлого мицелия в нашем эксперименте.

Влияние удобрений на развитие мицелия

Воздействие удобрений на развитие почвенного мицелия исследовалось в сосняках брусничных (I и II) и березняке разнотравном (I). В сосняках оценивалось непосредственное влияние применения удобрений, а в березняке разнотравном ставилась задача оценить последствия ежегодного многолетнего применения удобрений в больших дозах спустя два десятилетия после окончания постановки эксперимента.

Сосняк брусничный I был создан посевом в 1961 г. на вересково-паловых вырубках из-под сосняков брусничных. Почва представлена маломощными песчаными поверхностно-подзолистыми разновидностями, бедна гумусом, подвижными формами азота и калия. В результате сплошных палов лесная подстилка была почти полностью уничтожена. В напочвенном покрове доминировал *Calluna vulgaris* (L.) Hill., реже встречались *Vaccinium vitis-idaea* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spr., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. На обнажениях минеральных горизонтов распространены *Polytrichum juniperinum* Hedw. и *P. piliferum* (Шубин, 1990). Опыты с удобрениями заложены в 1967 г. Исследования проводили на двух участках: без удобрений (контроль) и с применением азотно-калийных удобрений (опыт). Удобрения вносили ежегодно: с 1967 по 1972 г. азот и калий — из расчета 60 кг/га

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

действующего вещества, а с 1973 по 1989 г. — 120 кг/га. Применяли хлористый калий и гранулированную мочеви́ну. В сосняке I почвенные пробы отбирались ежемесячно с мая по октябрь в 1991–1994 гг.

Ежегодное применение азотно-калийных удобрений в течение 30 лет привело к значительным изменениям биоты макромицетов. Общая биомасса почвенного мицелия на контроле на 89% выше, чем в опыте (табл. 2). Причем такое распределение мицелия по пробным делянкам характерно для всех групп мицелия. В то же время урожай грибов на контроле был примерно в 3,5 раза ниже (контроль — 100 кг/га, опыт — 346 кг/га). Произошло изменение состава доминирующих видов грибов. На контроле доминировал *Suillus bovinus*. На опытном участке преобладали макромицеты-нитрофилы *Lactarius rufus* и *Paxillus involutus*, плодоношение таких ценных съедобных видов, как *Boletus pinophilus* Pilát et Dermek, *Lactarius torminosus*, *Leccinum scabrum*, *L. versipelle* (Fr.) Snell и др., было подавлено.

Таблица 2

Сухая масса и длина мицелия в сосняке брусничном I
(опыт с многолетним внесением азотно-калийных удобрений)

Группа мицелия	Длина мицелия, м/г почвы		Масса мицелия, мг/г почвы	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Весь мицелий	1036,1±51,1	862,8±38,6	1,64±0,08	1,33±0,07
Темный, без пружек	128,1±10,1	76,4±6,6	0,22±0,02	0,13±0,01
Светлый, без пружек	826,4±44,8	680,7±34,4	1,31±0,07	1,08±0,05
Светлый, с пружками	81,6±10,2	105,8±8,0	0,23±0,03	0,29±0,02

Доля непигментированных гиф без пружек максимальна и составляет на контроле около 80% и в опыте 79%. Темноокрашенный мицелий без пружек составил 12% от общей длины мицелия на контроле и около 9% на вырубке.

Сосняк брусничный II создан посевом в 1962 г. на вересково-паловых вырубках из-под сосняков брусничных. Почва представлена маломощными песчаными поверхностно-подзолистыми разновидностями, бедна гумусом, подвижными формами азота и калия. Эксперимент заложен в начале июня 2001 г. в двух вариантах: без применения удобрений (контроль) и с применением азотных и калийных удобрений (опыт). Применялись аммиачная селитра и хлористый калий из расчета 60 кг/га действующего вещества для каждого удобрения. Отбор проб для оценки количества мицелия был проведен в октябре 2001 г. в пяти повторностях.

Применение удобрений стимулировало развитие мицелия в лесной подстилке ($P < 0,05$) (табл. 3). Известно, что азотно-калийные удобрения способствуют развитию макромицетов-нитрофилов, в частности *Lactarius rufus*, *Paxillus involutus* и *Amanita muscaria*, часто встречающихся в сосновых лесах. Применение удобрений вызвало активное развитие темноокрашенного мицелия, его доля от общей длины мицелия на опытной делянке составила около 12%, тогда как на контроле — 9%. В сосняке брусничном II достаточно велика доля светлого мицелия с пряжками — 26% на контроле и 20% в опыте. Появление плодовых тел макромицетов не зафиксировано, однако необходимо отметить, что в 2001 г. наблюдалась чрезвычайно длительная засуха и урожай грибов был минимальным.

Таблица 3

Сухая масса и длина мицелия в сосняке брусничном II
(опыт с однократным внесением азотно-калийных удобрений)

Группа мицелия	Длина мицелия, м/г почвы		Масса мицелия, мг/г почвы	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Весь мицелий	955,9±100,9	1234,6±89,2	0,99±0,11	1,28±0,09
Темный, без пряжек	85,5±16,4	152,3±28,5	0,09±0,02	0,17±0,03
Светлый, без пряжек	597,8±45,7	831,7±71,0	0,55±0,04	0,79±0,08
Светлый, с пряжками	249,3±54,4	250,6±57,5	0,32±0,07	0,33±0,07

В березняке разнотравном I также изучалось воздействие применения удобрений на развитие почвенного мицелия. Исследуемые березняки сформировались на заброшенных сельхозугодьях в 40-х годах XX века. Почва — подзол гумусово-железистый супесчаный слабоокультуренный.

Лесная подстилка толщиной до 2 см состоит из опада березы и трав. Нижний ярус развит слабо, среднее проективное покрытие от 5 до 25%. Травяной покров слагают *Melampyrum pratense* L., *Veronica chamaedrys* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Carex canescens* L. с участием злаков — *Agrostis tenuis* Sibth. и *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. Мхи встречаются в виде мелких куртинок, в основном это *Pleurozium Schreberi* (Brid.) Mitt. и *Polytrichum commune* Hedw. (Шубин, 1990).

Азотные удобрения, аммиачная селитра (опыт 1) и мочевины (опыт 2) вносились ежегодно в 1974–1982 гг. из расчета 120 кг/га действующего вещества. В 1984 г. на опытных делянках и в 1985 г. на контроле были посажены крупномерные саженцы ели под пологом березняка разнотравного.

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В работе В. И. Шубина (1990) отмечается, что применение удобрений значительно стимулировало плодоношение *Lactarius plumbeus* и *Paxillus involutus*, а урожай *Boletus betulicola* (Vassilk.) Pilát et Dermek, *Leccinum scabrum*, *L. versipelle*, *Cortinarius alboviolaceus* (Pers.: Fr.) Fr., *C. armillatus* (Fr.: Fr.) Fr., *Lactarius torminosus*, *Russula aeruginea*, *R. xerampelina* и др. значительно уменьшился.

Оценка почвенного мицелия в 2002 г. показала, что спустя 20 лет после последнего применения удобрений достоверных отличий между вариантами с внесением удобрений и контролем не наблюдается (табл. 4). По-видимому, даже применение удобрений в больших дозах не смогло вызвать таких значительных изменений в характере напочвенного покрова, которые могли бы сохраниться в течение длительного времени. Имеются данные, что через 5 лет после внесения больших доз азотных удобрений (от 100 до 600 кг/га) значимых различий биомассы почвенных микроорганизмов (включая бактерии и грибы) между опытными и контрольными делянками не наблюдается (Chen, Xu, Hughes, 2002). Незначительное увеличение количества мицелия в опыте 1 с внесением аммиачной селитры может быть связано с тем, что на этом участке подпологовые культуры ели достигли минимальной высоты по сравнению с другими делянками.

Таблица 4

Сухая масса и длина мицелия в березняке разнотравном I
(опыт с многолетним внесением азотных удобрений в 1974–1982 гг.)

Группа мицелия	Длина мицелия, м/г почвы			Масса мицелия, мг/г почвы		
	Опыт 1	Опыт 2	Контроль	Опыт 1	Опыт 2	Контроль
Весь мицелий	1732,3 ±214,0	1546,2 ±108,0	1509,6 ±164,8	2,48 ± 0,31	2,21 ±0,15	2,1±0,24
Темный, без пружек	375,9±100,1	346,3 ±61,0	293,7 ±27,1	0,61 ±0,16	0,57 ±0,10	0,48 ± 0,04
Светлый, без пружек	1001,7 ±106,6	837,7 ±74,2	877,7 ±41,0	1,26 ±0,14	1,05 ±0,10	1,10 ±0,05
Светлый, с пружками	338,2 ±60,6	362,0 ±51,7	342,3 ±36,4	0,49 ±0,09	0,53 ±0,08	0,50 ±0,05

На исследуемых участках достаточно высока доля светлых гиф с пружками — 20% в опыте 1 и 23% в опыте 2 и на контроле. Весьма вероятно, что, как и в эксперименте в сосняке брусничном II, основное влияние на распределение соотношения между группами мицелия оказали погодные условия. Засушливое лето в 2001 и 2002 г. создало условия для активного развития мицелия базидиомицетов. При этом общая масса мицелия в почве весьма высока, а урожай грибов незначителен.

В работах О. Лайхо (Laiho, 1970), В. И. Шубина (1973, 1990), В. И. Шубина с соавторами (1977а, б, 1991), Э. Охеноя (Ohenoja, 1978), К. Сало (Salo, 1979), С. С. Веремьевой (1986, 1988), Л. Г. Буровой (1986, 1991), показано, что внесение азотсодержащих удобрений стимулирует развитие нитрофилов, в основном *Lactarius rufus* и *Paxillus involutus*. В новые комплексы макромицетов-симбиотрофов включаются виды, характерные для лесных почв с грубым (*Lactarius rufus*), переходным (*Amanita muscaria*) и мягким (*Paxillus involutus* и *Lactarius plumbeus*) гумусом. В то же время подавляется плодоношение таких ценных грибов, как *Boletus edulis*, *Lactarius torminosus*, *Leccinum scabrum*, *L. versipelle* и др. Исследования Н. Ф. Чумак (1981) показали, что в сосняке брусничном I на участке с применением азотно-калийных удобрений отмечено наибольшее разнообразие микориз. Однако долговременное применение минеральных удобрений, особенно при сельскохозяйственном освоении земель, приводит к значительному снижению биомассы мицелия грибов в почве (Ananyeva et al., 1999).

Влияние рекреации на развитие мицелия

В березняке разнотравном II изучалось влияние рекреации на развитие макромицетов в почве в 1992–1994 гг. Данный березняк по своим характеристикам аналогичен описанному выше березняку разнотравному I. Вытаптывание осуществлено в 1991 г. из расчета 250 проходов (за 5 приемов) на 1 м² в период основного плодоношения макромицетов.

Рекреационная нагрузка в березняке разнотравном II вызвала уменьшение содержания мицелия в почве (табл. 5). В то же время за три года наблюдений общий урожай плодовых тел макромицетов в опыте на 43–82 % больше (контроль – 159 кг/га, опыт – 274 кг/га). Кроме того, произошла смена видов-доминантов: на опытном участке

Таблица 5

Сухая масса и длина мицелия в березняке разнотравном II (влияние рекреации)

Группа мицелия	Длина мицелия, м/г почвы		Масса мицелия, мг/г почвы	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Весь мицелий	766,1±54,6	675,0±47,8	1,38±0,10	1,21±0,09
Темный, без пружек	163,4±21,0	127,2±8,1	0,29±0,04	0,23±0,01
Светлый, без пружек	525,0±38,3	469,4±26,8	0,89±0,06	0,79±0,05
Светлый, с пружками	77,7±10,6	78,4±19,2	0,23±0,03	0,23±0,06

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

упал урожай *Lactarius torminosus*, но возросло количество *Amanita muscaria* и *Lactarius plumbeus* Gray. В 1992 г. на опытном участке урожай *Paxillus involutus* был почти в 20 раз больше, чем на контроле (контроль — 0,6 кг/га, опыт — 12,4 кг/га). В последующие два года массового появления свинушки на обоих участках не наблюдалось.

Вытаптывание привело к некоторому снижению доли темноокрашенных гиф без пружек (контроль — 21%, опыт — 19%) и незначительному увеличению доли светлых гиф без пружек (68 и 70% соответственно).

Под влиянием рекреационных нагрузок происходят глубокие изменения состава и структуры лесных микоценозов. В результате посещения лесных массивов населением появляется сеть тропинок. При умеренной рекреационной нагрузке происходит увеличение плодоношения многих видов ценных съедобных грибов на обочинах лесных дорог и тропинок, а регулярный сбор грибов и оказываемая при этом нагрузка на почву не влияют отрицательно на плодоношение съедобных видов, в том числе и на урожаи груздя настоящего и волнушки, у которых мицелий при сборе повреждается сильнее, чем у других видов (Нездойминого, 1968; Скрябина, Сенникова, 1988; Шубин, 1990, 1993). Кроме того, интенсивное посещение грибных угодий, сопровождающееся уплотнением почвы и изменением состава растений напочвенного покрова, ухудшает плодоношение макромицетов. При этом снижается плодоношение наиболее ценных съедобных видов (*Boletus edulis*, *Leccinum aurantiacum*, *L. versipelle*, *Lactarius resimus*), места плодоношений которых посещаются грибниками наиболее часто (Шубин, 1990). В то же время потери урожая некоторых видов макромицетов из-за посещения населением грибных угодий могут компенсироваться усилением плодоношения в последующие 2–3 года (Шубин, Предтеченская, 1996, 1997). Вероятно, травмирование мицелия в результате умеренной рекреации стимулирует плодоношение макромицетов, но в то же время происходит более интенсивное лизирование обрывков гиф в почве, в результате чего биомасса почвенного мицелия уменьшается. В нашем опыте эффект вытаптывания сказывался спустя три года после закладки опыта.

Влияние рубок леса на развитие мицелия

В сосняке черничном оценивалось влияние сплошной рубки леса на развитие макромицетов. Рубки леса, приводящие к резкой смене растительного покрова, являются одним из наиболее сильных антропогенных факторов. На вырубках формируются новые фитоценозы со

своеобразными и очень неоднородными условиями для развития грибов. Не только сплошные, но и выборочные рубки леса вызывают значительные изменения в разнообразии микробного сообщества (включая грибы) в лесных подстилках. Большая часть опада в лесах осваивается микоризными грибами. Рубки леса прекращают движение продуктов фотосинтеза к корням деревьев, и активность микоризных грибов заметно снижается (Bradley, Titus, Hogg, 2001). Многими исследователями (Шубин, 1973; Бурова, 1986; Скрыбина, Сенникова, 1988; Шубин 1990) отмечается, что под влиянием рубок лесные угодья практически выводятся из разряда грибных на несколько лет. В дальнейшем видовой состав и урожайность грибов изменяются в зависимости от возраста и доминирующей породы древесного яруса. По наблюдениям В. И. Шубина (1990), на вырубках первых 5 лет в средней подзоне тайги распространено около 30 видов макромицетов. Наиболее неблагоприятные условия для развития грибов складываются при зарастании вырубки злаками. При сплошных рубках происходит сильное повреждение почвенного покрова, выворачивание корней, сдирание верхнего почвенного слоя, уплотнение почвы машинами и механизмами. Эти воздействия приводят к развитию на вырубках эрозионных процессов. Большое количество порубочных остатков может способствовать развитию фитопатогенных грибов. При активном разноре таких микроорганизмов участки вырубки могут стать источником инфекции для близко расположенных биогеоценозов (Марфенина, 1991).

Сплошная рубка приводит к особенно сильным повреждениям и уничтожению гумусового горизонта. При этом существенно меняется гидротермический режим, происходит более глубокое прогревание почв, усиливается испарение влаги из почвы. Поэтому поверхность почвы на вырубках иссушается сильнее, чем в лесу, что приводит к изменениям микробиоты и ухудшению свойств почвы. Естественно, это не может не сказаться на жизнедеятельности таких тесно связанных как с почвой, так и с растительным покровом организмов, как грибы.

В 1999 г. в сосняке черничном была проведена сплошная рубка, весной 2000 г. на вырубке осуществлена посадка сосны. В сентябре 1999 г. на вырубке из-под сосняка зеленомошного и в не затронутом вырубкой аналогичном сосняке были заложены пробные площади размером 25х20 м. В 2000 г. на данных пробных площадях проведены дополнительные исследования макромицетов. На пробных площадях осуществлен периодический отбор почвенных проб (ежемесячно с мая по октябрь 2000 г.) для анализа содержания почвенного мицелия

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

и сбор появившихся плодовых тел макромицетов. На вырубке и под пологом леса проводились маршрутные сборы за пределами пробных площадей с целью более полного описания видового состава грибов. Для более полной оценки разнообразия микобиоты сосняка черничного были привлечены гербарные материалы. Биомасса мицелия в почве на вырубке была значительно ниже, чем под пологом леса (табл. 6). Только шесть видов макромицетов было обнаружено на вырубке, тогда как в сосняке черничном около вырубки встречалось свыше 60. Результаты исследования плодonoшения макромицетов показывают, что микобиота вырубок чрезвычайно бедна. На опытной делянке были встречены единичные плодовые тела *Cantharellus cibarius* Fr., *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr., *Lycoperdon perlatum* Pers.: Pers., *Calocera viscosa* (Pers.: Fr.) Fr., а по границе вырубки и леса встречались *Suillus luteus* (L.: Fr.) Gray. и *Suillus variegatus* (Sw.: Fr.) Kuntze.

Таблица 6

Сухая масса и длина мицелия в сосняке черничном и на вырубке

Группа мицелия	Длина мицелия, м/г почвы		Масса мицелия, мг/г почвы	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Весь мицелий	2356,7±204,6	1810,0±80,5	3,86±0,33	2,96±0,13
Темный, без пружек	591,8±60,1	478,6±32,6	1,01±0,10	0,81±0,06
Светлый, без пружек	1456,3±144,5	1137,1±68,3	1,94±0,19	1,51±0,09
Светлый, с пружками	308,6±28,1	194,3±28,1	0,86±0,08	0,54±0,08

В то же время в сосняке черничном, не затронутом рубкой, встречается более 50 видов макромицетов: *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Pers., *A. porphyria* (Alb. et Schw.: Fr.) Fr., *A. rubescens* (Pers.: Fr.) Pers., *Armillaria mellea* (Vahl: Fr.) P. Karst., *Boletus pinophilus* Pilát et Dermek, *Cantharellula umbonata* (J. F. Gmel.: Fr.) Singer, *Clitocybe clavipes* (Pers.: Fr.) P. Kumm., *C. nebularis* (Batsch: Fr.) P. Kumm., *C. odora* (Bull.: Fr.) P. Kumm., *Collybia butyracea* (Bull.: Fr.) P. Kumm., *Cortinarius alboviolaecus* (Pers.: Fr.) Fr., *C. anomalus* (Fr.: Fr.) Fr., *C. armillatus* (Fr.: Fr.) Fr., *C. cinnamomeus* (L.: Fr.) Fr., *C. collinitus* (Sowerby: Fr.) Fr., *C. decoloratus* (Pers.) Fr., *C. gentilis* (Fr.: Fr.) Fr., *C. mucosus* (Bull.: Fr.) J. J. Kickx, *C. semisanguineus* (Fr.: Fr.) Gillet, *C. traganus* (Fr.: Fr.) Fr., *Cystoderma granulorum* (Batsch: Fr.) Fayod, *Entoloma* spp., *Gomphidius glutinosus* (Schaeff.: Fr.) Fr., *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen: Fr.) Maire, *Hygrophorus hypothejus* (Fr.: Fr.) Fr., *Hypholoma fasciculare* (Huds.: Fr.) P. Kumm., *Inocybe soluta* Velen., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.: Fr.) Singer et A. H. Sm., *Laccaria laccata* (Scop.: Fr.) Berk. et Broome, *Lactarius flexuosus*

(Pers.: Fr.) Gray, *L. helvus* (Fr.: Fr.) Fr., *L. mitissimus* (Fr.: Fr.) Fr., *L. resimus* (Fr.: Fr.) Fr., *L. rufus* (Scop.: Fr.) Fr., *L. torminosus* (Schaeff.: Fr.) Gray, *L. vietus* (Fr.: Fr.) Fr., *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) Gray, *L. versipelle* (Fr.) Snell, *Lepiota clypeolaria* (Bull.: Fr.) P. Kumm., *Lycoperdon perlatum* Pers.: Pers., *Mycena rosella* (Fr.: Fr.) P. Kumm., *Oudemansiella plathyphylla* (Pers.: Fr.) Moser, *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr., *Pluteus atricapillus* (Batsch) Fayod, *Rozites caperata* (Pers.: Fr.) P. Karst., *Russula* spp., *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr., *Stropharia hornemannii* (Fr.: Fr.) Lundell et Nannf., *Suillus bovinus* (L.: Fr.) Kuntze, *S. luteus* (L.: Fr.) Gray, *S. piperatus* (Fr.) Kuntze, *S. variegatus* (Sw.: Fr.) Kuntze, *Tricholoma imbricatum* (Fr.: Fr.) P. Kumm., *T. sejunctum* (Sow.: Fr.) Quéll., *T. terreum* (Schaeff.: Fr.) P. Kumm., *Tylopilus felleus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Xerocomus subtomentosus* (L.: Fr.) Quéll. Эти данные получены как по результатам сборов макромицетов в сосняке, так и на основании анализа гербария грибов Института леса.

Гифы светлые (непигментированные) без пружек встречаются наиболее часто (табл. 6). Их общая длина в сосняке черничном составляет 61,5% от суммарной длины гиф; на вырубке доля этой группы – 63,2%.

Темноокрашенный мицелий без пружек составил 24,9 % от общей длины мицелия в сосняке черничном и 25,8 % на вырубке. Длина светлых гиф с пружками в сосняке черничном составляет 14,8 % от общей длины мицелия и 11,0% на вырубке (табл. 6). Масса мицелия (как общая, так и по различным группам) на вырубке достоверно ниже, чем под пологом сосняка черничного ($P < 0,05$).

Результаты исследований показали, что ежегодное многолетнее применение азотно-калийных удобрений в сосняке брусничном I, сплошная рубка леса в сосняке черничном и рекреационное воздействие в березняке разнотравном II ослабили развитие мицелия в почве. В то же время применение удобрений и рекреационная нагрузка вызвали усиление плодоношения грибов, в первую очередь за счет макромицетов-нитрофилов. При этом произошла смена доминирующих видов макромицетов. Однократное применение удобрений в сосняке брусничном II стимулировало развитие мицелия в почве (возможно, в связи с отсутствием плодоношения в 2002 г.). Последствие интенсивного многолетнего применения удобрений в березняке разнотравном I не выражено. Таким образом, интенсивная хозяйственная деятельность в лесах оказывает неблагоприятное воздействие на микоценозы, подавляя развитие гиф в почве и, как следствие, изменяя видовой состав грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 02-04-48602; 99-04-49445; 97-04-8465; 95-04-11429).

ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л. Г.* Экология грибов-макромицетов. М., 1986. 222 с.
- Бурова Л. Г.* Загадочный мир грибов. М., 1991. 97 с.
- Веремьева С. С.* Видовой состав и динамика плодоношения пищевых макромицетов в лесных биогеоценозах южной подзоны тайги // Микол. и фитопатол. 1986. Т. 20, вып. 5. С. 345–350.
- Веремьева С. С.* Влияние минеральных удобрений на видовой состав съедобных шляпочных грибов // Лесоведение. 1988. № 2. С. 48–55.
- Головченко А. В., Полянская Л. М.* Сезонная динамика численности и биомассы микроорганизмов по профилю почвы // Почвоведение. 1996. № 10. С. 1227–1233.
- Головченко А. В., Полянская Л. М., Добровольская Т. Г. и др.* Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем // Почвоведение. 1993. № 10. С. 78–80.
- Демкина Т. С., Мирчинк Т. Г.* Распределение биомассы грибов в некоторых почвенных типах // Вест. МГУ. Сер. 17. 1983. № 4. С. 36–40.
- Демкина Т. С., Мирчинк Т. Г.* Динамика грибной биомассы в гумусово-аккумулятивных горизонтах некоторых почв // Почвоведение. 1984. № 4. С. 86–91.
- Демкина Т. С., Мирчинк Т. Г.* Динамика грибного мицелия и спор в некоторых почвах // Почвоведение. 1985. № 3. С. 94–99.
- Мартикайнен Н. Ф.* Микоризообразование у сеянцев под пологом удобряемых культур сосны // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск, 1985. С. 32–57.
- Марфенина О. Е.* Микробиологические аспекты охраны почв. М., 1991. 118 с.
- Мирчинк Т. Г.* О методах учета количества и биомассы грибов в почвах // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л., 1972. С. 58–59.
- Мирчинк Т. Г., Степанова Л. Н.* Биомасса мицелия и спор грибов в разных типах почв // Биол. науки. 1982. № 1. С. 97–102.
- Нездойминого Э. Л.* Влияние экологических факторов на распределение грибов-макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала // Микол и фитопатол. 1968. Т. 1, вып. 2. С. 151–157.
- Полянская Л. М., Гейдебрехт В. В., Звягинцев Д. Г.* Биомасса грибов в различных типах почв // Почвоведение. 1995а. № 5. С. 566–572.
- Полянская Л. М., Гейдебрехт В. В., Степанов А. Л. и др.* Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилям зональных типов почв // Почвоведение. 1995б. № 3. С. 322–328.

Полянская Л. М., Добровольская Т. Г., Павлова О. С. и др. Микробные комплексы в разных типах биогеоценозов Окского заповедника // Микробиология. 1995в. Т. 64. № 4. С. 540–547.

Предтеченская О. О. Биомасса мицелия и урожай макромицетов в сосняке брусничном средней подзоны тайги // Микол. и фитопатол. 1994. Т. 28, вып. 4. С. 15–19.

Предтеченская О. О. Влияние лишайникового и мохового покрова на развитие мицелия макромицетов в почве сосняка брусничного // Микол. и фитопатол. 1998 а. Т. 32, вып. 4. С. 14–17.

Предтеченская О. О. Воздействие послонного удаления почвы на развитие мицелия макромицетов в березняке разнотравном // Экология таежных лесов. Тез. докл. Междунар. конф. 14–18 сентября 1998 г. Сыктывкар, 1998б. С. 125–126.

Предтеченская О. О. Пространственное распределение и биомасса мицелия макромицетов в почвах сосновых и березовых лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998 в. 22 с.

Сидорова И. И., Великанов Л. Л. Пряжки как признак для идентификации мицелия базидиомицетов из порядка *Agaricales* S. L. в почвах и подстилке // Экология и плодonoшение макромицетов-симбиотрофов древесных растений: Тез. докл. Петрозаводск, 1992 а. С. 59–60.

Сидорова И. И., Великанов Л. Л. Методический подход к количественному учету макромицетов в лесных экосистемах // Там же. 1992б. С. 24–25.

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.

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. 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. Грибы северных лесов. Петрозаводск, 1993. 150 с.

Шубин В. И., Гелес И. С., Крутов В. И. и др. Повышение производительности культур сосны и ели на вырубках. Петрозаводск, 1991. 176 с.

Шубин В. И., Предтеченская О. О. Влияние вытаптывания на плодonoшение макромицетов в березняках разнотравных I. Урожай и биомасса мицелия макромицетов // Микол. и фитопатол. 1996. Т. 30, вып. 5–6. С. 45–50.

Шубин В. И., Предтеченская О. О. Влияние вытаптывания на плодonoшение макромицетов в березняках разнотравных II // Микол. и фитопатол. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 54–60.

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Шубин В. И., Ронконен Н. И., Саукконен А. В. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов березовых молодняков // Микол. и фитопатол. 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.

Шубин В. И., Семенова Л. А. Характеристика мицелия макромицетов в естественных условиях и культурах // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск, 1985. С. 106–133.

Alexander M. Microbial ecology. New York; London, 1971.

Ananyeva N. D., Demkina T. S., W. J. Jones et al. Microbial biomass in soils of Russia under long-term management practices // Biology and Fertility of Soils. 1999. Vol. 29. P. 291–299.

Bradley R. L., Titus B. D., Hogg K. Does shelterwood harvesting have less impact on forest floor nutrient availability and microbial properties than clearcutting // Biology and Fertility of Soils. 2001. Vol. 34. P. 162–169.

Chen C. R., Xu Z. N., Hughes J. M. Effect of nitrogen fertilization on soil nitrogen pools and microbial properties in a hoop pine (*Araucaria cunninghamii*) plantation in southeast Queensland, Australia // Biology and Fertility of Soils. 2002. Vol. 36. P. 276–283.

Jones P. C., Mollison J. E. A technique for the quantitative estimation of soil microorganisms // J. Gen. Microbiol. 1948. Vol. 2. P. 54–69.

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

Ohenoja E. Lapin suursienista ja sienisadosta // Acta lappon. fenn. 1978. N. 10. S. 84–88.

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

Sussman A. S., Halvarson H. O. Spores, their dormancy and germination // New York; London. 1966. 354 p.

Velicanov L. L. *Agaricales* S. L. as edifiers and stabilizers of soil-inhabiting microorganisms in forest communities // 10th Congress of Earn Mycol. Tallinn. Aug. 1989. Tallinn, 1989. P. 132.

Wallander H., Nilsson L.-O., Mahmood S. et al. Biomass of ectomycorrhizal mycelia at different soil depth and along nutrient gradients in the boreal forests // The 7th International Mycological Congress: Book of Abstracts. Oslo, 2002. P. 100.