

Особенности организации макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах

В. И. Шубин

Лесные экосистемы чрезвычайно сложны для изучения обмена веществ и энергии между всеми ее компонентами. Достижение этой цели возможно решением частных задач. К таким первоочередным задачам следует отнести изучение организации макромицетов-симбиотрофов (МС).

В отечественной и зарубежной литературе не встречено работ, посвященных организации МС. Наши исследования по выявлению связей МС с древесными растениями (Шубин, 1973, 1988), оценке влияния экологических условий на микоризообразование (Шубин, 1973) и биоту МС (Шубин, 1990), изучению вертикальной структуры МС (Шубин, 1998) и сукцессий МС (Шубин, 2000), а также использование литературных данных позволили составить следующее представление по этому вопросу.

Организация МС определяется их трофическими связями с древесными растениями и значением микосимбиотрофии для лесных экосистем.

Связи с древесными растениями

Симбиоз с растениями влияет на формирование биоты МС через индивидуальные трофические связи и зависимость грибов от поступления углеводов (биотрофии).

По связям с древесными растениями различают моно- и поливалентные МС. Первые формируют микоризы у одной, а вторые — у двух и более древесных пород. В Карелии для четырех лесообразующих пород к настоящему времени выявлено 375 видов МС. Из них около 60% видов моно-, а остальные поливалентные. Количество моно- и поливалентных видов: у сосны — 98 и 188, у березы — 68 и 156, у ели — 41 и 115, у осины — 16 и 18 соответственно.

Влияние древесной породы на состав МС проявляется при сравнении биоты чистых (однопородных) сосняков и березняков. Сосняки брусничные представлены молодняками, созданными посевом в 1961 (участок 1) и 1962 (участок 2) году на сплошных вырубках, пройденных

пожаром. Почва — маломощные песчаные поверхностно-подзолистые разновидности. Сосняк черничный и березняк разнотравный сформировались в начале 40-х годов прошлого века на заброшенных пахотных землях. Почва — подзол гумусово-железистый супесчаный, слабо окультуренный.

В сосняках брусничных преобладают моновалентные симбионты сосны. Среди них на участке 1 доминируют *Suillus bovinus* (71,3) и *Cortinarius semisanguineus* (21,6), а на участке 2 — *S. bovinus* (62,1) и *Lactarius rufus* (50,8 кг/га). В сосняке черничном преобладают поливалентные МС, в основном из рода *Russula*. Из моновалентных симбионтов сосны доминирует *Hygroforus hypotheus* (7,6 кг/га). В сосняках отмечено плодоношение симбионтов только березы, среди которых на всех участках преобладал *Leccinum scabrum*. Их появление в сосняках связано с наличием одиночных берез вблизи учетных участков. В березняке разнотравном также преобладают поливалентные МС, но значительная часть урожая представлена симбионтами только березы: *Boletus betulicola* (8,6), *L. scabrum* (9,1), *Lactarius torminosus* (8,8) и *L. resimus* (4,1 кг/га).

Из приведенных материалов видно, что в сосняках брусничных преобладают моновалентные МС, а с увеличением плодородия почвы как в сосняке, так и в березняке преимущество переходит к поливалентным видам. При естественном формировании сосняков и березняков на нелесной почве, за счет налета спор, сформировалась своеобразная биота МС, включающая характерный для каждой породы состав моновалентных видов.

В таежной зоне, обычно под пологом березы, появляется самосев ели. Нами изучалось влияние на биоту МС посадки ели в березняке разнотравном, сформировавшемся в 40-х годах XX века на заброшенной пашне. Культуры ели созданы весной 1985 года по схеме 2 x 2 м. Плодоношение МС (без посадки ели) на контрольном и опытном участках изучалось в 1985—1999 годах. По связям с древесными породами МС можно разделить на три группы: 1 — моновалентные березы (5), 2 — поливалентные без связи с елью (12) и 3 — поливалентные, включая симбионтов ели (6 видов). За 1985—1999 гг. урожаи 1, 2 и 3-й групп составили соответственно на контрольном участке 32, 55 и 13, а на опытном 15, 64 и 21% общего урожая МС. По-видимому, влиянием ели на почву вызвано уменьшение в 2,1 раза на опытном участке урожая 1-й группы МС, в основном за счет снижения среднего урожая *Boletus betulicola* с 17,1 до 9,6; *Lactarius torminosus* с 13,2 до 8,5 кг/га. По этой же причине на опытном участке увеличилась в 1,6 раза доля видов 3-й группы в урожае МС, в том числе за счет *L. versipelle*.

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Нами также выполнены наблюдения за формированием биоты МС в смешанных культурах сосны, ели и лиственницы, созданных посадкой в 1963 году на вырубке из-под сосняка черничного. Состав насаждения — 4СЗЕ2Лц1Б. Сформировался сложный древостой со вторым еловым ярусом. Учеты МС проведены в течение 10 лет в период с 1983 по 1999 год. Выявлено 44 вида МС, из которых только в 1985-м обнаружен моновалентный симбионт ели *Cortinarius sanguineus*.

Таким образом, подпологовые культуры ели в березняке разно-травном ослабляют плодоношение моновалентных МС березы и повышают активность поливалентных симбионтов ели. Как в березняке с елью, так и в одновозрастных смешанных культурах хвойных пород, в которых ель находилась во втором ярусе, в биоте МС отсутствовали симбионты ели. Очевидно, в смешанных двухъярусных насаждениях ель, испытывающая затенение, не может обеспечить плодоношение своих одновалентных симбионтов.

Другой пример относится к двухъярусному хвойно-лиственному молодняку, в котором сосна находилась под пологом березы. Культуры сосны созданы посевом в 1957 году на вырубке из-под ельника черничного. Уничтожение березы выполнено в 1971 году сплошной обработкой молодняка арборицидом 2,4-Д. После осветления сосна усилила прирост и сформировала 1-й ярус. При учете грибов в 1981 году моно- и поливалентные МС сосны на контроле (без осветления) составили 31, а на опытном участке — 77% общего урожая. Только на опытном участке обнаружены моновалентные симбионты сосны, в основном р. *Suillus*, доля которых составила 18% общего урожая МС.

По-видимому, аналогичные изменения в биоте МС происходят при естественных процессах выхода хвойных пород в первый ярус, наблюдаемых при смене пород в хвойно-лиственных насаждениях. Однако в смешанных одноярусных насаждениях большое значение для формирования биоты МС имеет размер парцелл каждой из входящих в первый ярус древесной породы. Наличие в первом ярусе единичных или мелких групп хвойных или лиственных пород обеспечивает появление только ее поливалентных симбионтов. Моновалентные МС появляются и устойчиво плодоносят в биогруппах, размер которых обеспечивает их влияние на почву, адекватное влиянию однопородного насаждения. Для березы размер таких парцелл должен быть не менее 0,01–0,04 га в зависимости от типа леса.

Исследования показали, что формирование биоты МС определяется индивидуальными симбиотическими связями, составом и строением древостоев. Оптимальные условия для плодоношения моновалентных МС создаются в однопородных насаждениях. В одноярусных

смешанных насаждениях для плодоношения своих моновалентных МС древесная порода должна иметь размеры, при которых она не испытывает угнетения соседней породой.

Биотрофия, или получение углеводов от растения, – другое необходимое условие для формирования и функционирования биоты МС. Считается, что до 30% продуктов фотосинтеза древесных растений приходится на корневые выделения, которые обеспечивают «ризосферный эффект». Значительная их часть в виде растворимых углеводов используется МС на микоризообразование, развитие мицелия (грибницы) и формирование базидиом. Однако биотрофия – не единственный источник углеводов для функционирования МС, которые одновременно являются сапротрофами, участвуя в разложении органических веществ.

Значение биотрофии для МС наиболее заметно у сеянцев древесных пород в начальный период формирования микориз и биоты МС. Так, в посевах сосны часто однолетние сеянцы с преобладанием микориз среди корешков последнего порядка имеют меньший вес, чем сеянцы с преобладанием безмикоризных корешков (Шубин, 1973). Ослабление роста сеянцев хвойных пород при интенсивном микоризообразовании отмечали и другие исследователи как в естественных условиях (Хуршудян, Тарасова, 1987), так и в опытах с микоризацией (Molina, 1982). Уменьшение роста сеянцев при первичном микоризообразовании может достигать 40% (Rousseau, Reid, 1989). Подобные наблюдения послужили основанием для предложений об ограничении интенсивности образования микориз и необходимости определения «оптимальной микоризы» при выращивании сеянцев древесных растений (Delmas, Poiton, 1979; Хуршудян, Тарасова, 1987). По нашим данным, эти предложения не оправданы, так как раннее и интенсивное микоризообразование повышает устойчивость корней к патогенным грибам и ускоряет проявление преимуществ микосимбиотрофами для роста сеянцев. Обычно на второй год устанавливается прямая зависимость между обилием микориз и развитием сеянцев.

Развитие мицелия МС особенно заметно в лесных питомниках среди сеянцев второго года. Причем обилие мицелия, определяемого прямым методом, часто выше между посевными строчками, чем в зоне корней. Возможно, что образование общей мицелиальной сети обеспечивает перераспределение углеводов между сеянцами и появление базидиом МС. Как правило, в посевах второго года начинают плодоносить МС с мелкими базидиомами из рр. *Inocybe* и *Laccaria* и только на 4-й и 5-й годы – с более крупными базидиомами из

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

pp. *Paxillus*, *Suillus* и *Xerocomus*. Плодоношение *L. laccata* и *S. luteus* отмечено нами и в посевах сосны первого года, но только при проникновении в грядки корней более взрослых сосен.

С увеличением возраста насаждений и запаса лесной подстилки проявление биотрофии при функционировании биоты МС менее заметно. Обязательным является микоризообразование у древесных лесообразующих пород независимо от плодородия почвы и состояния растения. Это согласуется с концепцией о «социальном комплексе организмов», согласно которой МС образуют в лесных экосистемах единую мицелиальную сеть, по которой продукты фотосинтеза перераспределяются среди всех древесных растений (Каратыгин, 1993). Особенно важна такая дотация углеводов для формирования микоризы у подроста, который угнетается верхним ярусом.

По-видимому, биотрофия повышает конкурентную способность МС и обеспечивает доминирование их мицелия в грубогумусной подстилке. После рубки древостоя основная масса мицелия МС лизируется, обогащая почву азотом. Причиной лизиса мицелия считается «углеродное голодание», связанное с прекращением поступления углеводов от древесных растений (Lockwood, 1975).

Зависимость плодоношения МС от биотрофии в насаждениях проявляется через полноту древостоя. В высокополнотных насаждениях плодоношение МС слабое или отсутствует. Изреживание таких насаждений снижает конкуренцию между деревьями за свет и элементы питания, стимулируя плодоношение МС. При сильном изреживании высокополнотных насаждений на плодородных почвах условия для плодоношения МС ухудшаются из-за усиления дернового процесса в почвообразовании.

Имеющиеся материалы позволяют предположить, что в использовании получаемых от растения углеводов при функционировании МС имеются приоритеты: в первую очередь они расходуются на формирование микориз, затем — мицелия (грибницы) и в последнюю — базидиом. Биотрофия МС ограничивает их господство лесными экосистемами и обеспечивает возможность распространения в почве на глубину проникновения корней древесных растений.

Значение микосимбиотрофии для лесных экосистем

Из значения микосимбиотрофии для лесных экосистем и определяющих особенности организации МС следует выделить участие этой группы грибов как в разложении, так и в консервации опада, а также в ограничении выноса биогенных элементов из корнеобитаемого слоя почвы.

Вопрос сапротрофии МС, по нашему мнению, функционально разнонаправлен, и поэтому заслуживает более подробного освещения.

Органическое вещество лесных почв представлено в основном лигноцеллюлозными комплексами, разложение которых осуществляется грибами. Г. И. Нестерчук (1930), наблюдая повсеместное распространение микориз в лесах Европейского Севера, пришел к выводу о большом их значении для питания древесных растений в условиях медленного разложения лесного опада. Т. А. Работнов (1977) указывает на прямую связь между образованием лесной подстилки и возникновением эктомикориз. Эктомикориза является важным условием, обеспечившим продвижение древесных растений в более высокие широты (Каратыгин, 1993). Концентрация эктомикориз в лесной подстилке, гниющих крупных корнях, пнях и валежных стволах также свидетельствует о сапротрофии МС. Общеизвестно, что на избыточно увлажненных почвах самосев ели предпочитает гнилую древесину другим микроразнообразиям. Экспериментально установлено, что приживаемость древесных растений на гнилой древесине связана с обязательным образованием микориз (Шубин, 1957; Froidevaux, 1975). Очевидно важное участие МС в разложении лигноцеллюлозных соединений в лесных экосистемах. Отмечено также, что в большинстве исследований чистые культуры МС не проявили способности к разложению целлюлозы и лигнина. Поэтому существует мнение, что МС не могут использовать лесной опад. При этом указывается, что неспособность к разложению лигноцеллюлозных соединений является главным отличием МС от макромицетов-сапротрофов.

Однако отсутствие границы между МС и сапротрофами обуславливает широкий диапазон проявления у МС сапротрофии. Есть спорные виды, которые одни исследователи относят к сапротрофам, а другие – к симбиотрофам. Выделена группа факультативных МС, у которых преобладают свойства сапротрофов. Особенно это выражено у афиллофоройдных грибов. Несомненно неравнозначное участие в разложении лесного опада МС разных таксонов. Кроме того, существует и ассоциативная сапротрофия МС, так как в почве на поверхности гиф и около мицелия концентрируются бактерии, участвующие в гидролитических и других процессах (Entru et al., 1991). МС могут также использовать гидролитические ферменты, присутствующие в почве. Еще более разнообразны ценозы из гидролитических, фосфоролитических, азотфиксирующих и других бактерий, формирующихся около микориз. Отмечена специфика состава микроорганизмов около микориз, образованных различными МС (Fontana, Luppi,

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

1966). Поэтому микоризы и их скопления представляют зоны с повышенной ассоциативной активностью в извлечении элементов питания из органических и труднорастворимых минеральных соединений. Количество таких зон в 100 см² верхнего слоя почвы ельника достигает 8,5 тысячи (Göbl, 1967). По исследованиям Миколя и др. (Mikola et al., 1966), в Финляндии в сосняках с подростом ели из общего количества микориз на долю сосны приходилось 57, а ели — 43%. При этом у сосны 42% микориз находилось в подстилке, а 58% — в минеральном слое, у ели — 84 и 16% соответственно.

Значение мицелия МС не ограничивается сапротрофией. Доминируя в лесной подстилке, мицелий МС перехватывает высвобождающийся азот и через усиление его дефицита подавляет развитие сапротрофных грибов и бактерий. В результате изменения активности МС с различными свойствами сапротрофии стабилизируется запас лесной подстилки в разных лесорастительных условиях и ее положительное влияние на свойства почвы.

Стабилизирующее влияние МС на запас лесной подстилки можно продемонстрировать на данных визуальной оценки обилия мицелия по пятибалльной системе в северной подзоне тайги (Шубин, 1990). Так, в спелых сосняках и ельниках мицелий МС обнаружен в 80–100% образцов грубогумусной и 46–80% образцов муллевой подстилки при обилии мицелия 2,4–4,6 и 1,2–1,6 балла соответственно. По цвету выделено пять групп мицелия. На большинстве объектов преобладал белый мицелий, характерный для многих таксонов МС. В 57% образцов встречено от двух до пяти групп мицелиев. Во всех типах леса с грубогумусной подстилкой присутствовал *Corticium bicolor*, легко обнаруживаемый по яркому зеленовато-желтому мицелию. При этом на его долю приходилось от 16 до 50% общего объема мицелия. В муллевых подстилках *C. bicolor* не встречен. Наибольший запас подстилки при максимальном обилии и разнообразии мицелия МС отмечен в сосняках и ельниках черничных. После сплошной рубки древостоя встречаемость мицелия МС уменьшается до 4–68%, а обилие — до 0,04–1,0 балла.

Таким образом, МС участвуют как в ускорении кругооборота органического вещества, так и в ограничении скорости разложения лесной подстилки для сохранения ее положительного влияния на почвенные процессы.

Закрепление биогенных элементов в корнеобитаемом слое почвы осуществляется МС через биомассу мицелия, микориз и базидиом. Для дренированных лесных почв таежной зоны характерен промывной режим и связанные с ним потери подвижных элементов питания,

в первую очередь азота. В гифах грибов преобладают соединения азота, которые составляют основную часть лабильного азота лесных почв. Поэтому ограничение потерь азота является другим важным значением МС, определяющим их организацию.

Выполнение этой задачи обеспечивается многочисленностью МС и их разнообразием 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 постоянному дефициту доступного растениям азота. Значительная часть МС под влиянием азота начинает или усиливает плодоношение, не достигая доминирования в общем урожае МС. Можно предположить, что формирование у них базидиом до этого ограничивалось низким содержанием доступного азота. Выявлены также МС-нитрофилы, плодоношение которых внесением азота можно вызвать и (или) усилить до доминирования. Различная потребность в содержании доступного азота для формирования базидиом проявляется 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 наиболее распространены *Lactarius rufus* и *Paxillus involutus*. Азот оказывает основное влияние на плодоношение МС, на его фоне проявляется действие калия и фосфора.

Биомасса мицелия грибов в ельниках южной подзоны тайги достигает 7 т/га (Орлов, 1966). По исследованиям О. О. Предтеченской (1998), в средней подзоне тайги биомасса мицелия в горизонтах А0 и А1/2 почвы сосняка брусничного II класса возраста составила 0,25, а березняка разнотравного V класса возраста — 0,17 т/га. Основная часть мицелия МС сосредоточена в лесной подстилке. Для биомассы мицелия характерны сезонные и годовичные колебания, связанные с погодными условиями, а также с влиянием личинок двукрылых насекомых (Кривошеина и др., 1986) и почвенных беспозвоночных (Кривоуцкой, 1994), для которых он является основным источником белка и аминокислот.

В микоризах древесных растений грибные ткани составляют до 45% их объема. Установлено, что в хвойных лесах Швеции до 20% лабильного азота заключено в микоризах (Read, 1991). В насаждениях лжетсуги возврат азота, фосфора и калия в почву микоризами составляет 83–87% от общего возврата (Fogel, Hunt, 1983). За счет уменьшения соотношения C/N разложение микориз происходит в 4–5 раз быстрее, чем тонких корней. Интенсивность смены микориз возрастает

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

с понижением плодородия почвы (Vogt et al., 1983). Опадом микориз насаждения поддерживают повышенный уровень элементов питания в ризосфере. Ежегодный опад микориз во взрослых сосняках южной подзоны тайги в зависимости от типа леса составляет 180–270 кг/га (Орлов, 1966). По данным К. С. Бобковой (1987), для чернично-зеленомошных типов северной подзоны тайги на биомассу микориз живых и мертвых в ельниках приходится соответственно 174 и 182, а в сосняках – 245 и 213 кг/га. По ее данным, большая часть сосущих окончаний как у ели, так и у сосны отмирает на 4–5-й год жизни, хотя часть из них может функционировать до 9–10 лет. Замена сосущих окончаний происходит постепенно и массового их отмирания обнаружено не было.

Биомасса базидиом макромицетов различается по типам леса, а в пределах каждого типа зависит от возраста и полноты насаждения. Так, при многолетних наблюдениях максимальные, средние и минимальные урожаи макромицетов составили в сосняке брусничном соответственно 553, 230 и 24, в сосняке черничном – 353, 110 и 16, а в березняке разнотравном – 637, 269 и 55 кг/га (Шубин, 1990). При этом на долю МС приходилось более 90% общего урожая макромицетов. Для урожаев макромицетов характерны значительные сезонные и годичные изменения. МС являются пищей лесных зверей и птиц, базидиомы используются личинками насекомых из группы двукрылых (Кривошеина и др., 1986). Съедобные виды служат объектами любительской и промышленной заготовок. Тем не менее большая часть базидиом МС лизируется и обогащает почву, в первую очередь доступным растениям азотом.

Представление о значении базидиом МС в азотном балансе можно получить по результатам опыта в березняке разнотравном. Березняк сформировался в начале 40-х годов прошлого века на заброшенных пахотных землях. Наблюдения за плодоношением МС выполнены в 1970–1999 годы на двух участках, на один из которых в течение 1971–1981 годов была внесена мочевины из расчета 1440 кг/га действующего вещества. Средние урожаи МС по пятилетиям за 30 лет наблюдений на контроле (без удобрений) составили 264, 265, 212, 202, 165 и 54, а при внесении мочевины – 235, 335, 217, 365, 338 и 100 кг/га. Низкий средний урожай МС в последнем пятилетии связан с неблагоприятными погодными условиями в течение четырех лет, особенно в засушливый 1999-й. Отрицательное влияние удаления базидиом на контрольном участке проявилось с четвертой пятилетки в резком снижении плодоношения, особенно *Amanita muscaria*, более требовательного к содержанию доступного растениям азота по сравнению

с другими встреченными на участке видами. Средний урожай МС за 30 лет на контроле составил 194, а на опытном участке – 266 кг/га. Внесение мочевины обеспечило 2160 кг/га дополнительного урожая МС по отношению к контролю.

Из приведенных материалов видно, что основное значение в закреплении азота принадлежит мицелию МС, но немаловажная роль в его кругообороте принадлежит микоризам и базидиомам.

Структура МС

Био- и сапротрофия МС определяют особенности их вертикальной и горизонтальной структуры. С увеличением глубины по профилю почвы и снижением содержания органического вещества происходит закономерное обеднение состава МС, что послужило основанием для выделения трех экологических ниш (Шубин, 1998). Первую нишу МС представляет лесная подстилка, вторую – гумусированный горизонт и третью – корнеобитаемый слой почвы ниже гумусированного горизонта. Активность р. *Cortinarius* ограничена лесной подстилкой, большинства пластинчатых – гумусированным горизонтом, трубчатых, а также рр. *Amanita*, *Gomphidius*, *Paxillus*, некоторых видов *Russula* – распространением корней под гумусированным горизонтом. Отмеченные особенности вертикального распределения рр. *Cortinarius*, *Amanita*, *Paxillus* были подтверждены исследованиями Д. М. Иванова (2003), применившего молекулярную идентификацию видов МС в микоризах ели. Вертикальное распределение МС по профилю почвы проявляется на уровне рода, но имеются исключения. Например, распространение видов р. *Russula* ограничено лесной подстилкой и гумусированным горизонтом, однако *R. aeruginea* активен и в иллювиальном горизонте. Особенностью вертикальной структуры МС является возможность всей биоты участвовать в разложении опада. Причем в лесной подстилке создается наиболее напряженный режим использования доступных растениям биогенных элементов, особенно азота, из-за концентрации корней растений и высокой численности микроорганизмов при резких колебаниях температуры и влажности в вегетационный период. В этих условиях наиболее конкурентоспособными среди МС являются виды р. *Cortinarius*, которые доминируют при естественном развитии насаждений начиная со II класса возраста. Для биоты гумусированного горизонта характерно отсутствие представителей р. *Cortinarius*. Наиболее глубоко по профилю почвы из МС распространяются трубчатые и часть пластинчатых, причем базидиомы многих из них появляются на различного рода

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

возвышениях из минеральных горизонтов, образовавшихся в лесу при строительстве и ремонте дорог или других земляных работах.

Горизонтальная структура МС чрезвычайно мозаична, что наглядно проявляется при картировании базидиом (Частухин, Николаевская, 1969; Шубин, 1973, 1990; Петренко, 1978; Фомина, 2000). Она обусловлена неоднородностью состава, различиями в условиях накопления и разложения опада, а также размещения корней растений, влияющих на активность деструкторов. В мозаичности проявляется связь горизонтальной и вертикальной структуры МС. Установлено, что годовые и сезонные изменения состава МС сопровождаются появлением на одних и тех же местах разных видов, различающихся по глубине распространения. Так, в пятнах, занимаемых видами р. *Cortinarius*, при многолетних наблюдениях появляется большинство встречаемых на участке видов МС. Подобные наблюдения послужили основанием для вывода о «пространственной обособленности грибов по генетическим горизонтам почвы» (Шубин, 1973, с. 79).

Вертикальному и горизонтальному перемещению МС способствует формирование ими мицелиальных тяжей (синнем) и ризоморф. Через эти вегетативные формы МС используют воду и элементы питания из большего объема почвы (Skinner, Bowen, 1974). Установлено, что в них создается запас биогенных элементов, которые могут способствовать формированию базидиом при наступлении благоприятных погодных условий (Hunt, Trappe, 1987). Хорошее развитие мицелиальных тяжей отмечено нами у многих видов р. *Cortinarius* и МС, мицелий которых распространен во всем корнеобитаемом слое почвы. Реже тяжи встречаются у МС, распространение которых ограничено гумусированным горизонтом (рр. *Lactarius* и *Russula*).

Состояние и изменение биоты МС

Биота МС в лесных почвах может состоять из видов, представленных только мицелием, мицелием и микоризами, а также мицелием, микоризами и базидиомами. По-видимому, среди МС широко распространено образование базидиом без участия в микоризообразовании. Такая возможность обеспечивается передвижением углеводов и биологически активных веществ по общей мицелиальной сети в сочетании с сапротрофией. Кроме того, средняя продолжительность жизни микориз в 4–5 лет при постоянстве спектров их морфотипов в основных типах леса не согласуется с резкими колебаниями урожаев МС в зависимости от погодных условий или антропогенных воздействий. Например, внесение мочевины в березняке разнотравном

вызывает появление *Paxillus involutus*, доля которого составляет около 30%, а при повторном внесении мочевины на следующий год — более 90% от общего урожая МС. После рубки древостоя часть МС сохраняется, не имея связи с древесными растениями. Причем на старых вырубках шнуры рода *Leccinum* обнаруживались нами в иллювиальном горизонте. Приуроченность *Boletus pinophilus* к лесовозным дорогам, устроенным перед сплошной рубкой в сосняках брусничных, сохраняется в молодняках сосны III класса возраста. Есть основание считать, что мицелий МС, особенно распространенный в минеральных горизонтах почвы, продолжает занимать свои места в течение десятков, а возможно, и сотен лет. При отсутствии древесных растений мицелий МС сохраняет жизнеспособность за счет сапротрофии или (и) получения углеводов от недревесных растений, а также деятельности целлюлозоразрушающих бактерий. Обязательность образования микориз у сеянцев сосны и ели на вырубках всех типов, независимо от давности рубки и наличия древесных растений, свидетельствует о повсеместном наличии жизнеспособного мицелия МС (Шубин, 1973).

Особенности формирования биоты МС можно проследить при лесовосстановлении и в процессе развития насаждений. В начальный период лесовосстановления на вырубках с самосевом или сеянцами древесных растений обычны виды рр. *Inocybe* и *Laccaria*, *Thelephora terrestris*, а в северной подзоне тайги при значительном запасе гумусной подстилки — *Paxillus involutus*. Все они характерны для лесных питомников таежной зоны и распространены в гумусовом и иллювиальном горизонтах. С формированием молодняков состав МС дополняется рр. *Laccaria*, *Russula*, *Leccinum* и *Suillus*. Увеличение массы корней древесных растений обеспечивает дальнейшее освоение МС гумусового и иллювиального горизонтов. Накопление опада и лесной подстилки в молодняках от 15 до 30–40 лет создает условия для развития видов р. *Cortinarius*, мицелий которых обладает в ней наибольшей конкурентной способностью. Многие из доминирующих ранее МС вытесняются из лесной подстилки в нижележащие горизонты, ослабляя плодоношение. Происходит «расхождение» МС по экологическим нишам. На территории Карелии выявлено более 100 видов р. *Cortinarius*. При естественном развитии насаждений они занимают доминирующее положение в составе и урожае МС.

Антропогенные сукцессии МС наиболее часто вызываются изменением условий накопления и разложения опада с повышением содержания в почве подвижных форм азота (изреживание насаждений, внесение удобрений, рекреация, лесные пожары и др.). В результате

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ослабляется или подавляется плодоношение видов р. *Cortinarius*. При этом часто усиливается плодоношение МС, мицелий которых занимал не только органогенный, но и минеральные горизонты.

В смешанных насаждениях сукцессии МС происходят в результате изменения положения в пологе древостоя дерева-симбионта, определяющего его физиологическое состояние и возможность обеспечения углеводами МС. Основное ценотическое влияние на состав и урожай МС оказывают деревья первого яруса. Деревья второго яруса, испытывающие затенения, не имеют своих моновалентных МС. Оптимальные условия для плодоношения моновалентных МС создаются в однопорodных насаждениях. В смешанных одноярусных насаждениях моновалентные виды устойчиво плодоносят в биогруппах, ценотическое влияние которых на МС идентично влиянию однопорodных насаждений.

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

ЛИТЕРАТУРА

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л., 1987. 156 с.

Иванов Д. М. Микобионты эктомикориз *Picea abies* (L.) Karst. в ельнике черничном Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 26 с.

Каратыгин Т. В. Коэволюция грибов и растений // Тр. Бот. ин-та. СПб., 1993. Вып. 9. 118 с.

Криволицкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М., 1994. 272 с.

Кривошеина Н. П., Зайцев А. И., Яковлев Е. Б. Насекомые – разрушители грибов в лесах европейской части СССР. М., 1986. 310 с.

Нестерчук Г. И. Леса Карело-Мурманского края и их вредители // Болезни растений. 1930. № 3–4.

Орлов А. Я. Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги // Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. М., 1966. С. 3–56.

Петренко И. А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск, 1978. 134 с.

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

Работнов Т. А. О значении сопряженной эволюции организмов для формирования фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 2. С. 91–102.

Фомина Е. А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Ленинградской области: видовой состав и структура сообществ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 22 с.

Хуришудян П. А., Тарасова Ж. Г. Воздействие минеральных удобрений на микоризообразование и рост сосны обыкновенной на севанских почвогрунтах // Тр. Ин-та ботан. АН Арм. ССР. 1987. 22. С. 171–182.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. 325 с.

Шубин В. И. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1957. Вып. 7. С. 127–133.

Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л., 1973. 263 с.

Шубин В. И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР (Экологическая характеристика). Петрозаводск, 1988. 176 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 // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 32–37.

Шубин В. И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. II. Сукцессии // Микол. и фитопат. 2000. Т. 34, вып. 4. С. 17–24.

Delmas J., Poiton N. La mycorrhization de *Quercus pubescens* par *Fruber melanosporum* en conditions contrôlées: influence de quelques facteurs du milieu // Mushroom Sci. 10. Proc. 10 th Int. Congr. and Cultiv. Edible Fungi. Bordeaux-Paris. 1978. Part 1. Bordeaux. 1979. 9. P. 995–1006.

Entry J. A., Donnelly P. K., Cromack K. Influence of ectomycorrhizal mat soils on lignin and cellulose degradation // Biol. and Fert. Soils. 1991. Vol. 11. N 1. P. 75–78.

Fogel R., Hunt G. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a douglas-fir ecosystem // Can. J. Forest Res. 1983. Vol. 13. N 2. P. 219–232.

Fontana A., Luppi A. M. Funghi saprofiti isolati da ectomicorrize // Allionia. 1966. N 12. P. 39–46.

Froidevaux L. Dans la réserve de Derborace un rescap de l'exploitation des forêts: *Poria terrestris* (DC. ex. Fr.) Sacc. mycorrhizique sur *Abies alba*, *Larix decidua* et *Picea abies* // Schweiz. Z. Forstw. 1975. Ig. 126. N 1. P. 65–66.

Göbl F. Mykorrhizauntersuchungen in subalpinen Waldern // Mitt. Forestl. Bundes-Versuchsanst. Wien. 1967. N 75. P. 335–356.

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Hunt G. A., Trappe J. M. Seasonal hypogeous sporocarp production in a western Oregon Douglas-fir stand // *Can. J. Bot.* 1987. Vol. 65. N 3. P. 438–445.

Lockwood J. L. Colloquium on soil fungistasis and lysis: summary and synthesis // *Biol. and Cantr. Soil-Borne Plant Pathogens*. St. Paul, Minn. 1975. P. 194–197.

Mikola P., Hahl I., Tornainen E. Vertical distribution of mycorrhizae in pine forests with spruce undergrowth // *Ann. Bot. Fennici*. 1966. Vol. 3. N 3. P. 406–409.

Molina R. Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry. I. Consistency between isolates in effective colonization of containerized conifer seedlings // *Can. J. Forest. Res.* 1982. Vol. 12. N 3. P. 469–473.

Read D. I. Mycorrhizas in ecosystems // *Experientia*. 1991. Vol. 47. N 4. P. 376–391.

Rousseau I. V., Reid C. P. Measurement of carbon cost in ectomycorrhizae // *Appl. Continuous and Steady-State Meth. Root Biol.* – Dordrecht etc. 1989. P. 183–196.

Skinner M. F., Bowen G. D. The uptake and translocation of phosphate by mycelial strands of pine mycorrhizas // *Soil. Biol. and Biochem.* 1974. Vol. 6. N 1. P. 53–56.

Vogt K. A., Moore E. E., Vogt D. I. et al. Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of douglasfir stands of different ages and site productivity // *Can. J. Forest Res.* 1983. Vol. 13. N 3. P. 429–437.