

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 630\*182.22+630\*182.49

### СОСТОЯНИЕ И ПОРАЖЕННОСТЬ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИМИ ГРИБАМИ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ПОДЗОНЫ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

**В. Г. Стороженко**

*Институт лесоведения РАН*

Рассмотрено значение дереворазрушающих грибов в круговороте вещества и энергии в лесных сообществах. Приведены параметры гнилевого поражения и состояния ельников северной тайги. Рассмотрена возможность оценки динамических процессов в лесных сообществах по результатам сравнительной оценки возрастной структуры древостоев и показателей накопления валежа в ретроспективе до 60 лет.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** северная тайга, дереворазрушающие грибы, гнилевое поражение, состояние и валежные структуры древостоев.

#### **V. G. Storozhenko. THE CONDITION AND SCOPE OF DAMAGE BY WOOD-ATTACKING FUNGI IN NORTH TAIGA PRISTINE SPRUCE FORESTS**

The authors examined the role of wood-attacking fungi in the forests genesis, and estimated the condition of forest stands and damage caused by wood-attacking fungi of biotrophic complex. The authors also examined the possibility of assessing dynamic processes in forest communities relying on the stand age structure and volumes of course woody debris in a 60 year retrospective.

**К e y w o r d s:** northern taiga, wood-attacking fungi, decay damage, condition of forest stands, course woody debris.

---

#### **Введение**

Проблемы изучения закономерностей функционирования грибной биоты в лесных экосистемах в современных условиях глобального истребления и трансформации коренных, не затронутых антропогенным воздействием лесов как эталонов, сформированных эволюцией природных комплексов, с течением време-

ни приобретают все большее значение и для фундаментальной науки, и для практики ведения лесного хозяйства. Именно в таких лесах с наибольшей достоверностью возможно оценить выработанные эволюцией взаимоотношения организмов грибной биоты и фитоценоза и только при этом условии можно понять те процессы, которые мы наблюдаем в созданных человеком искусственных лесах.

На всем пространстве лесной зоны Европейской России коренные разновозрастные леса наиболее крупными массивами сохранились в подзоне северной тайги в национальных парках, заповедниках и труднодоступных для лесозаготовителей местах.

В составе грибной биоты лесов особое место занимает группа грибов, деятельность которых составляет одно из важнейших звеньев в цепи круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах и вообще в биосфере Земли – деградиционное звено превращения живой материи фитоценоза в древесный отпад и его разложение.

К этой группе относятся дереворазрушающие грибы, в состав которых входят виды, обладающие в сфере пищевой цепи факультативными свойствами, – факультативные сапротрофы (виды, предпочитающие поселяться на живом субстрате, но способные определенное время продолжать функционировать и на отмерших растениях), факультативные паразиты (виды, предпочитающие поселяться на мертвом субстрате, но способные в определенных условиях поселяться на живых растениях) и облигатные сапротрофы (виды, предпочитающие только мертвый субстрат). Грибы факультативного комплекса можно разделять по топическому признаку: факультативных сапротрофов, на наш взгляд, правильнее относить к биотрофам, так как они более связаны с живыми растениями; факультативные паразиты более связаны с мертвым субстратом, и их правильнее относить, как и облигатных сапротрофов, к ксилотрофам или ксилотопам. Виды, относящиеся к факультативным сапротрофам (то есть биотрофы), при переходе дерева из категории живых в категорию древесного отпада можно относить к ксилотрофам. И наоборот – факультативные паразиты и облигатные сапротрофы (то есть ксилотрофы), заселяющие живые деревья, могут быть отнесены к факультативным сапротрофам. Грибы факультативного комплекса обладают широкой ферментативной палитрой, что и определяет их возможности в варьировании пищевого субстрата. В цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах дереворазрушающие грибы занимают одну из ключевых позиций.

Если определять значение дереворазрушающих грибов для функционирования лесных биогеоценозов, то приходится согласиться, что этот консорт равнозначен фитоценозу, формирующему и накапливающему биомассу, так как осуществляет разложение накапливаемой им биомассы, в противовес фитоценозу, формирующему и накапливающему эту био-

массу. Понятно, что от того, насколько сбалансирован процесс накопления и разложения биомассы лесов, зависят их структура, динамические характеристики и во многих случаях существование. Сбалансированные лесные сообщества отвечают определению «климаксовых», устойчивых лесов [Clements, 1936; Selleck, 1960; Сукачев, 1972; Стороженко, 2007]. Леса с такими и близкими к ним динамическими показателями явились объектом наших исследований на протяжении длительного периода времени.

Цель исследований заключалась в изучении структур древостоев фитоценозов коренных разновозрастных, желательных девственных лесов как формирующего биомассу консорта, в то же время являющегося пищевой основой для деятельности дереворазрушающих грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов как консорта, ее разлагающего.

### **Районы и краткая методика исследований**

Структура древостоев фитоценоза, состав и структура грибных дереворазрушающих комплексов изучались нами в нескольких регионах северной подзоны тайги Европейской России в различных типологических условиях – в коренных еловых девственных биогеоценозах Кандалакшского лесхоза, Кандалакшского заповедника и национального парка «Паанаярви», в лесах Ломовского и Луковецкого лесхозов Архангельской обл., в девственных ельниках национального парка «Югд-Ва» Республики Коми.

Из общего числа постоянных и временных пробных площадей (п. п.) отобраны наиболее характерные для северной тайги по лесоводственным параметрам постоянные пробные площади (от 0,2 до 0,6 га), на которых по единой глазомерной и инструментальной оценке проведен следующий объем работ: сплошное бурение стволов деревьев у шейки корня для определения их возраста и присутствия гнилевых фаутов; распределение деревьев по категориям состояния [Санитарные правила..., 1998]; сплошное картирование расположения деревьев и валежа; распределение валежа по стадиям разложения [Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2007]; учет возобновления основной и сопутствующих пород; определение пораженности древостоев гнилевыми фаутами, стадии и типа гнилей деревьев, видового состава биотрофного и ксилотрофного комплексов дереворазрушающих грибов, вызывающих ослабление и усыхание живых деревьев и разложение древесного отпада.

Таблица 1. Пораженность северных ельников дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса

№ п.п.	Лесоводственная характеристика: состав, полнота, бонитет, тип леса, возрастная структура, регион	Пораженность по возрастным поколениям, %								Средняя для древостоя
		До 80 лет	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321 и более	
1	10Е; 0,6; V; баг.-чер.-мор.; Ар; М	подрост	2,6	21,1	16,8	19,6	34,5	50,0	–	18,1
2	8Е1Б1С; 0,6; V; чер.; Ар; СК	подрост	ед.	21,4	20,8	20,0	ед.	–	–	17,2
3	10Е+Б,С; 0,6; IV; бр.-чер.; Ар; А	подрост	13,3	15,7	39,3	42,8	70,5	50,0	78,5	42,6
4	10Е; 0,6; IV; чер.-бр.-баг.; Ар; А	подрост	12,5	ед.	26,6	22,2	60,0	66,6	90,0	28,2
5	8Е2Б+Пх,Кд; 0,6; IV; чер.-зел.; Ар; К	подрост	30,0	23,7	21,9	50,0	–	–	–	31,4

Примечание. Типы леса: баг. – багульниковый; чер. – черничный; мор. – морошковый; бр. – брусничный; зел. – зеленомошный; сф. – сфагновый. Возрастная структура: Ар – абсолютно разновозрастный. Регион: М – Мурманская обл.; СК – северная Карелия; А – Архангельская обл.; К – Коми.

В группу деревьев текущего древесного отпада (ТДО) мы относим деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя. Основанием для отнесения деревьев категории усыхающих к текущему древесному отпаду служит тот факт, что в них прекращаются фотосинтезирующие и метаболические процессы, такие деревья не могут перейти в более высокие категории и обречены в течение 1–2 лет перейти в категорию свежего сухостоя.

## Результаты и обсуждение

Деградационное звено круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе начинается с процесса ослабления деревьев в древостое и постепенного перевода их далее в текущий древесный отпад и валеж. Это ослабление вызывается в основном конкурентной борьбой между растениями фитоценоза, осложняется эдафическими факторами и в большой степени поражением дереворазрушающими грибами, вызывающими гнили стволов и корней деревьев. Влияние эдафических факторов как эндогенных мы не рассматриваем. Конкурентная борьба за свет и пространство наиболее отчетливо проявляется в среде молодого поколения древостоя, когда деятельность дереворазрушающих грибов мало влияет на их состояние, а пораженность дереворазрушающими грибами почти отсутствует. Воздействие дереворазрушающих грибов начинает заметно увеличиваться с возраста приспевания и достигает максимума к первым поколениям предельных возрастов для коренной породы (табл. 1).

На Кольском полуострове ели достигают предельного возраста 340 лет. В Архангельской области в первом поколении ельников встречались экземпляры 380–400 лет. Наименьшие возрасты первых поколений ели отмечены в древостоях Приуралья.

Из данных таблицы видно, что по мере увеличения возраста поколений увеличивается и их

пораженность дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Наивысшие уровни поражения отмечены в ельниках Архангельской области, для которых характерны и предельные для ели возрасты. Масштабные исследования таких зависимостей в лесах коренных формаций во всех зонах растительности Европейской России показали аналогичные результаты и трактуются как закономерности.

Состояние древостоев ели коренных девственных лесов по известной методике [Санитарные правила..., 1998] определяется крайне редко. А между тем эти сведения несут большой объем информации о динамических процессах в структурах лесных сообществ. При этом во избежание ошибок в определении состояния деревьев каждого объекта важно, чтобы глазомерная оценка осуществлялась одним, имеющим большой опыт аналогичных наблюдений исследователем.

Таблица 2. Состояние древостоев ели на постоянных пробных площадях

Категории состояния деревьев	Значения категорий состояния на пробных площадях, %				
	1	2	3	4	5
1 – здоровые	45	49	28	52	59
2 – ослабленные	44	34	42	34	32
3 – сильно ослабленные	7	18	22	10	6
<b>4 – усыхающие</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>–</b>
<b>5 – свежий сухостой</b>	<b>1</b>	<b>–</b>	<b>1</b>	<b>–</b>	<b>1</b>
<b>6 – старый сухостой</b>	<b>1</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>2</b>
<b>Всего текущего древесного отпада</b>	<b>3</b>	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>3</b>
Средний балл ослабления	1,7	2,0	2,2	1,7	1,6

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения категорий текущего древесного отпада.

Сопоставляя данные таблиц 1 и 2, можно видеть два варианта состояния древостоев. Показатели ослабления древостоев 4 и 5 близки и характеризуют их состояние как вполне удовлетворительное, присущее нормальным устойчивым лесным сообществам. Аналогичные показатели присущи климаксо-

Таблица 3. Распределение деревьев по возрастным поколениям в древостоях изучаемых пробных площадей

№ п.п.	Фаза динамики	Распределение объемов деревьев по возрастным поколениям, % от всех деревьев на п. п.								
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321 и более
1	Кл	Подрост		13,1	26,3	32,7	15,8	10,0	2,1	–
2	Кл	Подрост		10,0	23,3	40,0	25,0	1,7	–	–
3	Кл	Подрост		5,2	2,8	12,1	8,1	24,2	10,1	37,5
4	Кл	Подрост		3,1	7,4	38,2	13,0	19,7	13,4	5,2
5	Дм	Подрост		47,6	20,0	30,5	1,9	–	–	–

Примечания. Фаза динамики: Кл – климакс и близкие к нему структуры биогеоценозов; Дм – демутация.

вым сообществам, коими и являются эти биогеоценозы. Близок к ним по состоянию древостой п. п. 1, в котором, однако, заметны признаки прогрессирующего ослабления – повышенное количество деревьев категории ослабленных. Древостой п. п. 2 и 3 испытали 5–10 лет назад воздействие угнетающих факторов, что привело к усыханию значительного количества деревьев и определило низкие показатели состояния. В текущий период интенсивность процесса не снижается, о чем говорит большое число деревьев категории сильно ослабленных.

Одной из важных характеристик санитарного состояния древостоев являются количественные ( $m^3/га$ ) и качественные (распределение по стадиям разложения) показатели валежа. Валеж как одна из структурных составляющих лесных биогеоценозов имеет огромное значение в их функционировании. В цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах дереворазрушающие грибы занимают одну из ключевых позиций. В общем виде цепь круговорота вещества и энергии в лесном сообществе можно представить таким образом: формирование структур фитоценоза (грибы биотрофного комплекса) → ослабление деревьев и формирование структур текущего древесного отпада (грибы биотрофного комплекса) → формирование структур валежа (грибы биотрофного комплекса) → разложение древесного отпада (грибы ксилотрофного комплекса) → выделение  $CO_2$ ,  $H_2O$  + энергия (грибы ксилотрофного комплекса) → формирование структур фитоценоза (грибы биотрофного комплекса).

Процессы разложения валежа являются следующим за процессами ослабления и формирования текущего древесного отпада звеном в деградационной цепи круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах. Количественные и качественные показатели валежа тесно связаны с динамическими характеристиками биогеоценозов и так же, как показатели состояния и пораженности древо-

стоев, характеризуют прошлое, настоящее и в определенной степени будущее лесных сообществ. Динамические характеристики изучаемых биогеоценозов (табл. 3) наглядно отражаются в распределении деревьев в древостоях по возрастным поколениям и дополняются показателями объемов валежа, распределенного по стадиям разложения.

В коренных лесах на площади лесного биогеоценоза присутствует валеж разного качественного состояния. Понятно, что весь процесс разложения валежа в природных условиях протекает непрерывно, но для удобства ведения различных исследований его искусственно делят на стадии. Датировка стадий разложения может осуществляться с применением двух методик. Сравнение результатов обеих методик показало полную согласованность в датировке стадий разложения валежных стволов.

Одна методика основана на фиксации показателей морфопризнаков валежных стволов – сохранность коры, покрытие поверхности мхами, появление плодовых тел дереворазрушающих грибов, покровной растительности и подроста основной и сопутствующих пород, сохранность ветвей различных порядков, изменение линейных параметров стволов и др. [Стороженко, 1990, 2007]. Другая, более сложная методика основана на показателях потери веса образцами древесины разных стадий разложения [Шорохова, Шорохов, 1999; Шорохова, Гирфанов, 2004]. В очень кратком изложении датировка стадий разложения (табл. 4) по нашей методике имеет следующие показатели.

Таблица 4. Датировка стадий разложения валежа ели в регионах северной тайги

Стадия разложения древесины валежа	Датировка стадий разложения, лет
1 – начальная	1–3 (5)
2 – максимальная	6–25
3 – затухающая	30–35
4 – конечная	40–45
5 – гумификация	50–60

Таблица 5. Объемы валежа в биогеоценозах пробных площадей по стадиям разложения

№ п.п.	Запас древесно-стоя, м <sup>3</sup> /га	Объемы валежа, м <sup>3</sup> /га	Доля валежа от запаса древесно-стоя, %	В том числе по стадиям разложения, %					Средняя стадия разложения
				1	2	3	4	5	
1	169,6	44,1	26,0	1	33	35	12	19	3,1
2	153,2	55,2	36,0	1	33	38	13	14	3,0
3	138,1	45,5	32,9	7	27	23	23	20	3,2
4	235,0	57,9	24,6	39	31	-	10	20	2,4
5	189,1	43,0	22,7	5	30	30	16	19	3,1

Можно выделить и 6-ю стадию, при которой гумифицированные стволы еще заметны на поверхности почвы как незначительные микрорытывания, не отличающиеся составом напочвенного покрова от общего фона. Такие остатки датируются периодом в 65–70 лет в зависимости от диаметра валежного ствола. Объемные показатели валежа в изучаемых биогеоценозах представлены в таблице 5.

Анализируя данные этой таблицы, можно прийти к следующим весьма важным, как общим для региона северной тайги, так и частным для биогеоценозов пробных площадей выводам.

Во-первых, очевидно, что и абсолютные, и относительные величины объемов валежа от запасов древесостоев отличаются не так сильно, как этого можно было бы ожидать. Такие объемы можно расценивать как типичные для коренных разновозрастных лесов северной тайги. Во-вторых, отмечаются значительные объемы древесного отпада в период 10–15 лет назад по всему северному региону Европейской России. Эта тенденция может быть рассмотрена отдельно и подтверждена или опровергнута другими наблюдениями. Но в любом случае такие данные помогают в определении временных периодов интенсификации динамических процессов при формировании структур биогеоценозов.

В частных характеристиках древесостоев пробных площадей отмечаются следующие особенности. Относительно равномерное распределение объемов древесного отпада по стадиям разложения в древесостое п. п. 3 характеризует его как биогеоценоз, наиболее сбалансированный и наиболее приближенный к фазе климакса. Однако, сопоставляя данные таблиц 3 и 5, можно предполагать, что в недалеком будущем в этом биогеоценозе появятся большие объемы валежа, поскольку в первом поколении сосредоточено значительное количество деревьев предельных возрастов (до 400 лет). В древесостое п. п. 4 интенсивный вывал деревьев продолжается в последние 20–25 лет за счет вывала деревьев первого поколения. Биогеоценоз п. п. 5 находится в стадии демуляции, так как в последние 30–35 лет в нем выпало большое количество деревьев, и это дало

возможность подросту того периода нарастить значительные объемы древесины в возрастном поколении до 120 лет.

В целом можно констатировать, что анализ возрастных и валежных структур дает возможность относительно подробно представить динамические процессы в лесных сообществах в довольно глубокой ретроспективе.

Видовой состав дереворазрушающих грибов факультативного и сапротрофного комплексов определен нами не в полном объеме, и мы отсылаем читателя к другим авторам, значительно подробнее изучившим эти грибы в лесах северных регионов [Исаева, Берлина, 2002; Коткова, 2007; Косолапов, 2008; Руоколайнен, 2009; Ежов и др., 2011; Исаева, Химич, 2011; Крутов и др., 2012].

## Выводы

1. В цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах дереворазрушающие грибы занимают одну из ключевых позиций, осуществляя разложение накапливаемой автотрофами биомассы и поддерживая ее баланс в сукцессионном процессе лесного сообщества.

2. Воздействие дереворазрушающих грибов биотрофного факультативного комплекса на древесостой биогеоценоза начинает заметно увеличиваться с возраста приспевания и достигает максимума к первым поколениям предельных возрастов для коренной породы.

3. Сведения о состоянии древесостоев несут большой объем информации о динамических процессах в структурах лесных сообществ. Валеж как одна из структурных составляющих лесных биогеоценозов тесно связан с динамическим положением биогеоценозов в сукцессионном процессе и так же, как показатели состояния и пораженности древесостоев, характеризует прошлое, настоящее и в определенной степени будущее лесных сообществ.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта программы Президиума РАН «Живая Природа», подпрограммы «Динамика лесных экосистем».*

## Литература

- Ежов О. Н., Ершов Р. В., Руоколайнен А. В., Змитрович И. В. Афиллофоровые грибы заповедника «Пинежский». Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 148 с.
- Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Каталог афиллофоровых грибов Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. 68 с.
- Исаева Л. Г., Берлина Н. Г. Афиллофоровые грибы Лапландского биосферного заповедника // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы 5-й Межд. конф. (7–13 октября 2002 г., Москва) / Под ред. В. Г. Стороженко, Н. Н. Селочник. М., 2002. С. 112–117.
- Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов европейского северо-востока России. Екатеринбург: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2008. 230 с.
- Коткова В. М. К микобиоте Мурманской области // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 127–132.
- Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Афиллофоровые грибы ООПТ Российской части Зеленого пояса Фенноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. И. Крутова, В. Г. Стороженко. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 117–147.
- Руоколайнен А. В. Дереворазрушающие грибы ГПЗ «Пасвик» // «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата»: тез. докл. Междунар. научн. конф. Апатиты: К&М, 2009. С. 28.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М. 1998. 18 с.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам // М.: Наука, 1992. 220 с.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.
- Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2. М.; Петрозаводск. 2004. С. 255–282.
- Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. Vol. 21. N. 1. 462 p.
- Selleck G. H. The climax concept // Botan. Rev. 1960. Vol. 26. N. 4. P. 535–546.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

**Стороженко Владимир Григорьевич**  
ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт лесоведения РАН  
с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл.,  
Россия, 143030  
эл. почта: lesoved@mail.ru  
тел.: 89852004935; 84992431894

**Storozhenko, Vladimir**  
Institute of Forest Science,  
Russian Academy of Sciences  
143030 Vlg. Uspenskoye, Odintsovsky District  
Moscow Region, Russia  
e-mail: lesoved@mail.ru  
tel.: 89852004935; 84992431894