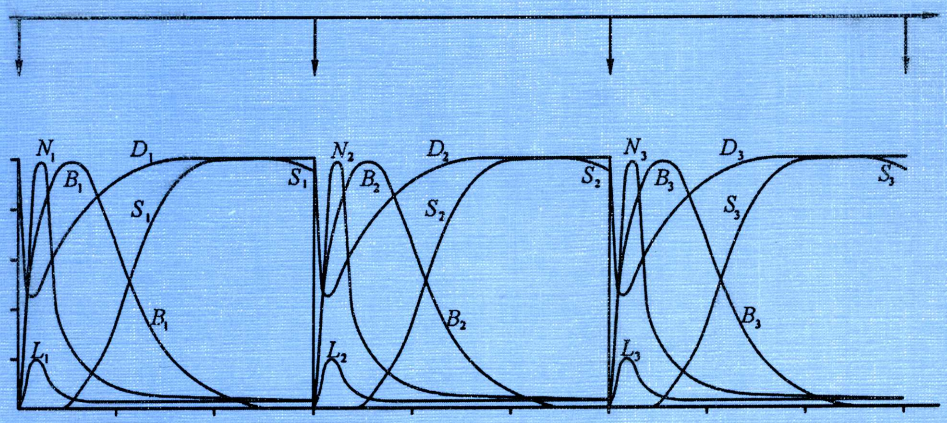
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД УрО РАН

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТИПОЛОГИЯ, ДИНАМИКА И ГЕОГРАФИЯ ЛЕСОВ РОССИИ



Екатеринбург
2009

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД УрО РАН

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Научный совет РАН по проблемам леса
Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
Уральский государственный университет им. А.М. Горького
Уральский государственный лесотехнический университет
Министерство природных ресурсов Свердловской области

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТИПОЛОГИЯ, ДИНАМИКА И ГЕОГРАФИЯ ЛЕСОВ РОССИИ

Доклады Всероссийской научной конференции
(с международным участием), посвященной
100-летию со дня рождения Б.П. Колесникова
(21—24 июля 2009 г., Екатеринбург)

Екатеринбург
2009

куренция деревьев за свет. Мы приходим к альтернативному выводу: «лес» — это подземно-сомкнутая лесная экосистема, организованная главным образом корневой конкуренцией древостоя.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 08-04-00709 и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ипатов В.С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. Биология. 1966. Вып. 3. С. 56—62.
2. *Санникова Н.С.* К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 21—26.
3. *Санникова Н.С.* Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. 65 с.
4. *Санникова Н.С.* Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология, 2003, № 3. С. 90—95.
5. *Сукачев В.Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5—49.
6. *Lundegardt H.* Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena: Fischer, 1957. 584 S.

* * *

*УДК 630*182.2:582.28+630*181.351*

ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ В СУКЦЕССИОННОЙ ДИНАМИКЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Д.В. ВЕСЕЛКИН

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Рассматривается роль эктомикоризных грибов в лесных экосистемах. Показано, что группировки эктомикоризных грибов и степень их связи с древесными растениями в ходе сукцессионной динамики лесов изменяются. Приведены данные, свидетельствующие об активном участии эктомикоризных грибов в сукцессиях растительности.

Гетеротрофные организмы — животные, грибы, бактерии — неотъемлемый (системообразующий) компонент любой экосистемы. Утилизируя продукцию растений, гетеротрофы обеспечивают экосистемный круговорот. Значение гетеротрофов в экогенетических сменах связывают с их участием в преобразовании биотопов, а в демутационных сменах — также с регуляцией возникновения и направлений хода смен растительности [4, 8, 9, 11]. Место и значение эктомикоризных грибов в сукцессионной динамике лесов до настоящего времени не определено.

Эктомикоризные грибы (ЭМГ) в структуре лесных экосистем (таксономически это — представители отделов Basidiomycota и Ascomycota) — симбионты деревьев, так как часть их мицелия входит в состав эктомикориз — поглощающих органов деревьев. Гифы ЭМГ поглощают из почвенного раствора соединения азота и фосфора, которые депонируются в

эктомикоризных чехлах, а затем обмениваются на продукты фотосинтеза. Обладая разнообразным ферментативным аппаратом [3], ЭМГ могут разлагать органические полимеры и усваивать N и P из мортмассы растений и, вероятно, животных [21], а также мицелия грибов других трофических групп [24]. Этим, во-первых, расширяется спектр источников, из которых N и P поступают в связанные с ЭМГ деревья, и, во-вторых, достигается ускорение и повышается степень замкнутости круговорота биогенов в экосистеме [5]. Связанные с фотосинтезирующими симбионтами, ЭМГ избавлены от необходимости конкурировать за источники энергии и органический углерод ($C_{орг}$) с другими почвенными организмами. Вследствие этого они формируют значительную биомассу (по разным оценкам, продукция ЭМГ может составлять от (15)40 до 100(175) г/м^2 в год) и являются доминирующими организмами почвенной биоты лесов [18], выступая важнейшим депо азота в таежных экосистемах [12].

Таким образом, функциональная роль ЭМГ в лесных экосистемах уникальна и многообразна. Являясь гетеротрофами, ЭМГ участвуют в формировании первичной экосистемной продукции, контролируя поступление в деревья элементов минерального питания. Кроме того, они обеспечивают прямой путь поступления $C_{орг}$ в почву без его предварительного закрепления в продукции деревьев. И, наконец, ЭМГ взаимодействуют с минеральным компонентом почвы [22] и различными группами почвенной биоты. ЭМГ — не просто посредники во взаимодействии между деревьями и почвой, модифицирующие механизмы почвенного питания деревьев; они являются интегрирующим компонентом, связывающим в единую сеть многообразные взаимодействия между автотрофными и гетеротрофными организмами и минеральным компонентом почв [5].

Изменение видового состава ЭМГ в ходе сукцессионной динамики лесов. Высокое функциональное разнообразие ЭМГ обеспечивается их таксономическим разнообразием. В районах, где представлены все этапы сукцессионной системы лесной растительности, существуют различные структурно-функциональные группы видов ЭМГ: а) в неодинаковой степени специализированные к симбиозу с разными видами деревьев; б) локализованные в различных горизонтах почвы или других субстратах; в) характерные для ранних (молодые древостои) или поздних (зрелые древостои) этапов сукцессионной динамики экосистем [12]. Имеются свидетельства быстрых изменений группировок ЭМГ после локальных нарушений древостоев, вызывающих дигрессивно-демутационные смены биоты (пожары [14, 17, 23]; вырубки [19]; техногенные воздействия [1, 15]). Показано повышение степени разнообразия видов ЭМГ с увеличением возраста древостоев [16]. Отмечены изменения структуры их группировок в ходе экогенетических смен [13, 20]. С ростом сукцессионной продвинутости экосистем возрастает представленность в них ценофильных видов ЭМГ, характерных для поздних сукцессионных этапов; об увеличении общего разнообразия (видового богатства) ЭМГ можно говорить с меньшей уверенностью [6]. Таким образом, видовые композиции сообществ ЭМГ в экосистеме в некоторой мере отражают историю ее формирования.

Теснота связи древесных растений с ЭМГ в ходе сукцессий. Для понимания значения эктомикоризного симбиоза в динамике лесных экосис-

тем важными являются следующие обстоятельства. Во-первых, симбиоз с ЭМГ характерен для экофизиологической (не таксономической) группы растений — для хвойных и лиственных деревьев, как вечнозеленых, так и листопадных. Другими словами, эктомикоризный симбиоз характерен для определенного типа экосистем — существующих в определенных географо-климатических условиях экосистем с доминированием древесных растений, со специфическим характером почвообразовательных процессов, типом и емкостью круговорота. Во-вторых, у видов, формирующих древостои на терминальных (климаксных) этапах сукцессий (*Abies, Fagus, Picea, Quercus*) теснота (облигатность) связи с ЭМГ выше, чем у деревьев более ранних сукцессионных этапов (*Acer, Alnus, Betula, Populus, Salix*) [7]. В-третьих, даже у облигатно- и высокомикотрофных видов деревьев теснота связи с ЭМГ и функциональное значение эктомикоризного симбиоза изменяются в зависимости от степени сукцессионной продвинутости экосистемы. В целом последовательные смены видов древесных растений в ходе спонтанного развития растительности протекают в направлении углубления облигатности их взаимодействия с ЭМГ. Это эмпирическое обобщение подтверждает справедливость представления об эктомикоризном симбиозе как явлении ценотического порядка ([5, с. 37]: «микориза — трофоценотическая ассоциация»), более характерного не для отдельных особей деревьев, но образуемых ими лесных сообществ или, точнее, экосистем с доминированием древесных растений.

Значение ЭМГ в сукцессионной динамике лесных экосистем. От пионерных сукцессионных этапов к терминальным возрастают роль ценотической среды (биотических взаимодействий) и замкнутость круговорота; достигается состояние, максимально близкое к равновесию между продукцией и деструкцией (дыханием) биоценоза [8—10]. «Насыщая» почву своей биомассой, ЭМГ предотвращают потери биогенов из экосистемы, взаимодействуя при этом со всеми ключевыми группами биоты лесов, т. е. играют, по-видимому, роль стабилизатора, поддерживая на терминальных этапах сукцессий стабильность важнейших экосистемных процессов. Интересно, что в контрастных экологических условиях функциональная активность ЭМГ может оставаться более стабильной, чем состояние древесных растений [2]. Высказано предположение о том, что относительная стабильность состава ЭМГ на разных этапах сукцессионной динамики может ускорять и облегчать процессы демутационных смен растительности [6]. Можно предложить следующий механизм участия ЭМГ в сукцессионных сменах древесной растительности: в результате максимально полного использования (контроля) эктомикоризными грибами ресурсов биогенных элементов (прежде всего азота) высокомикотрофные растения получают селективные преимущества, что соответственно затрудняет (исключает) доступ к этим ресурсам немикотрофных, слабо- и умеренно-микотрофных растений. Этим достигается эндогенная необратимость сукцессионных смен древесной растительности, стабильность (сбалансированность) терминальных этапов развития лесных экосистем, а возможно, и ускорение прохождения промежуточных этапов их развития.

Исследования поддержаны РФФИ и Правительством Свердловской области (грант 07-04-96121).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Веселкин Д.В.* Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология, 2006. Т. 40, вып. 2. С. 122—132.
2. *Веселкин Д.В.* Разнообразие и анатомическое строение эктомикориз *Picea obovata* Ledeb. в высотном градиенте (горный массив Денежкин Камень, Средний Урал) // Сиб. экол. журн., 2008. Т. 15, № 3. С. 497—505.
3. *Воронина Е.Ю.* Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов // Микология сегодня. Под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеева. М.: Национальная академия микологии, 2007. Т. 1. С. 142—234.
4. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
5. *Каратыгин И.В.* Коэволюция грибов и растений. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. 115 с.
6. *Коваленко А.Е.* Гигрофоровые грибы (порядок Hygrophorales, Basidiomycota): видовой состав в России, филогенез, система: Автореф. дис.... докт. биол. наук: М., 2006. 48 с.
7. *Лобанов Н.В.* Микоторофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
8. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
9. *Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
10. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: «Россия молодая», 1994. 367 с.
11. *Стороженко В.Г.* Грибы как компонент лесного биогеоценоза // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: К 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева. Отв. ред. С.Э. Вомперский. М.: Наука, 2006. С. 136—151.
12. *Шубин В.И.* Особенности организации макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. Под ред. В.Г. Стороженко, В.И. Крутова. М. — Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2004. С. 272—286.
13. *Ashkannejhad S., Horton T.R.* Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: interactions involving *Pinus contorta*, suilloid fungi and deer // New Phytol., 2006. Vol. 169. P. 345—354.
14. *Bastias B.A., Xu Z.H., Cairney J.W.G.* Influence of long-term repeated prescribed burning on mycelial communities of ectomycorrhizal fungi // New Phytol., 2006. Vol. 172. P. 149—158.
15. *Cairney J.W.G., Meharg A.A.* Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities // Envir. Poll., 1999. Vol. 106. P. 169—182.
16. *Gebhardt S., Neubert K., Wollecke J., Munzenberger B., Huttl R.F.* Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany // Mycorrhiza, 2007. Vol. 17. P. 279—290.
17. *Grogan P., Baar J., Bruns T.D.* Below-ground ectomycorrhizal community structure in a recently burned bishop pine forest // J. Ecol., 2000. Vol. 88. P. 1051—1062.
18. *Hogberg M.N., Hogberg P.* Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // New Phytol., Vol. 154. P. 791—795.
19. *Jones M.D., Durall D.M., Cairney J.W.G.* Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging // New Phytol., 2003. Vol. 157. P. 399—422.
20. *Nara K.* Pioneer dwarf willow may facilitate tree succession by providing late colonizers with compatible ectomycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert // New Phytol., 2006. Vol. 171. P. 187—198.
21. *Perez-Moreno J., Read D.J.* Nutrient transfer from soil nematodes to plants: a direct pathway provided by the mycorrhizal mycelial network // Plant, Cell and Environment, 2001. Vol. 24. P. 1219—1226.
22. *Rillig M.C., Mummey D.L.* Mycorrhizas and soil structure // New Phytol., 2006. Vol. 171. P. 41—53.
23. *Tuininga A.R., Dighton J.* Changes in ectomycorrhizal communities and nutrient availability following prescribed burns in two upland pine-oak forests in the New Jersey pine barrens // Can. J. For. Res., 2004. Vol. 34. P. 1755—1765.
24. *Wallander H., Lindahl BD., Nilsson L.O.* Limited transfer of nitrogen between wood decomposing and ectomycorrhizal mycelia when studied in the field // Mycorrhiza, 2006. Vol. 16. P. 213—217.