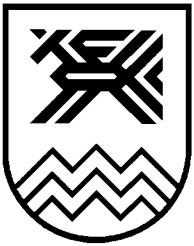
Грибные сообщества лесных экосистем



Russian Academy of Sciences
Research Council on Forest
Forest Phytopathology and Mycology Section
Forest Science Institute of RAS
Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS

FUNGAL COMMUNITIES IN FOREST ECOSYSTEMS

Materials of Coordination Investigations

Volume 2

Responsible editors
D. B. Sci. ***V. G. Storozhenko***
D. B. Sci. ***V. I. Krutov***

Moscow – Petrozavodsk
2004

Российская академия наук
Научный совет РАН по лесу
Секция лесной фитопатологии и микологии
Институт лесоведения РАН
Институт леса Карельского НЦ РАН

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Материалы координационных исследований

Том 2

Ответственные редакторы
Доктор биологических наук ***В. Г. Стороженко***
Доктор биологических наук ***В. И. Крутов***

Москва – Петрозаводск
2004

УДК 582. 28+630*443. 3+630*844. 2

Авторы:

М. А. Бондарцева, Т. Н. Барсукова, Л. В. Гарибова, М. И. Гирфанов, У. П. Зырянова, К. Корхонен, В. И. Крутов, А. В. Кураков, С. Н. Лекомцева, А. Н. Лихачев, В. А. Мухин, С. В. Пантелеев, О. О. Предтеченская, В. А. Соловьев, В. Г. Стороженко, Н. Н. Селочник, Н. В. Ушакова, Н. И. Федоров, М. Н. Чайка, Б. П. Чураков, Е. В. Шорохова, В. И. Шубин, В. А. Ярмолович.

Грибные сообщества лесных экосистем. Том 2 / Под редакцией В. Г. Стороженко, В. И. Крутова. Москва – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2004. – 311 с.

В монографии изложены теоретические и практические аспекты функционирования грибных сообществ лесных экосистем, эволюционные пути и эколого-биологические закономерности их формирования и строения. Рассмотрены общие и частные тенденции распространения отдельных видов и групп грибов биотрофных и ксилотрофных комплексов в связи с разнообразием условий среды и степенью антропогенных нагрузок. Обсуждаются проблемы формирования лесных биогеоценозов и участия в этих процессах грибов. Значительное внимание уделено вопросам датировок процессов разложения древесного отпада, определению массы продуктов ксилолиза.

Монография представляет интерес для фитопатологов, микологов, лесоводов, экологов и специалистов лесного дела.

Табл. 54. Ил. 32. Библ. 591 назв.

ISBN 5-9274-0154-6

© Институт лесоведения РАН, 2004
©Институт леса Карельского НЦ РАН, 2004

Введение

Грибные сообщества биоты Земли представляют собой одну из важнейших ее компонент, осуществляющих разложение биомассы, поддерживающих функционирование высших растений и представляющих немалую ценность для человека как пищевой и лекарственный ресурс. В то же время грибная биота, ее участие в функционировании биосферы, роль грибов в глобальных энергетических процессах при утилизации биомассы, значение грибов разных групп для развития лесных экосистем, структура и взаимоотношения видов и сообществ в микоценозах и с другими организмами, свойства грибов и их применение в жизни человека и многие другие аспекты изучены и оценены далеко не полно.

В лесной фитопатологии и микологии только начался период осознания роли грибов в процессах функционирования биоты, построения моделей эволюционного развития групп и видов, накопления информации о биоразнообразии и вариабельности свойств грибов, изучения влияния антропогенных и техногенных факторов на распространение и биологию грибов. В то же время значение их равноценно значению автотрофов, накапливающих биомассу, сведения об экологии и биологии которых более обширны. Ограниченность сведений о жизни грибов и их контактах с другими организмами во многом связана с недостаточными по объему исследованиями в области фитопатологии и микологии, в том числе и в лесобиологической науке, которые в свою очередь связаны с нехваткой научных центров и квалифицированных специалистов по этим направлениям. В этой связи крайне важны усилия, направленные на координацию научных разработок, взаимные контакты между учеными как в виде научных форумов, так и в печатных изданиях. Важным является также пропаганда научных разработок и популяризация их в широких кругах лесных специалистов и населения. Ведь не секрет, что в обыденном сознании человека грибы все еще остаются организмами во многом загадочными, при контактах с которыми можно и смертельно заболеть и чудесным образом излечиться.

Поэтому мы считаем весьма важным публикацию результатов наиболее заметных исследований ведущих фитопатологов и микологов России и некоторых стран ближнего и дальнего зарубежья, которые в определенной мере освещают уровень и пути развития

этих дисциплин. Большинство авторов этого издания принимают участие в координации научных исследований в рамках программ Научного совета РАН по лесу и Секции лесной фитопатологии и микологии этого совета.

Настоящая коллективная монография (том 2) выходит под тем же названием, что и предыдущее издание (Грибные сообщества..., 2000), и мы надеемся, что эта серия станет периодическим изданием, освещающим наиболее важные итоги научных исследований по лесной фитопатологии и микологии не только в России.

Авторский коллектив монографии представлен специалистами из наиболее крупных и авторитетных научно-исследовательских институтов и вузов, работающими в области лесной фитопатологии и микологии: д. б. н. проф. М. А. Бондарцева (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), д. б. н. проф. Л. В. Гарибова, д. б. н. проф. С. Н. Лекомцева, д. б. н. проф. А. Н. Лихачев, к. б. н. Т. Н. Барсукова, к. б. н. М. Н. Чайка и д. б. н. А. В. Кураков (Московский государственный университет), д. б. н. проф. К. Корхонен (Финский лесной исследовательский институт, Вантаа, Финляндия), д. б. н. В. И. Крутов, д. б. н. проф. В. И. Шубин и к. б. н. О. О. Предтеченская (Институт леса Карельского НЦ РАН, Петрозаводск), д. б. н. проф. В. А. Мухин и к. б. н. Н. В. Ушакова (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург), д. б. н. проф. В. А. Соловьев, к. б. н. Е. В. Шорохова и М. И. Гирфанов (Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия), д. б. н. В. Г. Стороженко и к. б. н. Н. Н. Селочник (Институт лесоведения РАН, Москва), д. б. н. проф. Н. И. Федоров и к. б. н. В. А. Ярмолович (Белорусский государственный технологический университет, Беларусь), д. б. н. проф. Б. П. Чураков, к. б. н. У. П. Зырянова и к. б. н. С. В. Пантелеев (Ульяновский государственный университет).

Мы приносим глубокую благодарность всем участникам этого издания и надеемся, что оно будет интересным для широкого круга специалистов, связанных с изучением лесных экосистем.

Руководитель Секции лесной фитопатологии и микологии Научного совета РАН по лесу, д. б. н. В. Г. Стороженко

Introduction

Fungal communities of the Earth biota represent one of its most important components, decomposing biomass, supporting the function of higher plants and serving as a valuable food and medicinal resource for people.

Yet, the fungal biota, its role in global energy flows related to biomass utilization, the role of different fungal groups in forest ecosystem development, the structure and relations of species and communities within fungal cenoses, as well as their relations with other organisms, fungi properties and their value for humans, and many other aspects have not been sufficiently studied and assessed.

Forest phytopathology and mycology have just entered the period of understanding the role of fungi in the function of the biota, modeling the evolution of groups and species, gathering information on the biodiversity and variability of fungal properties, studying the anthropogenic impact on the distribution and biology of fungi.

At the same time, fungi are as important as the ecologically and biologically much better studied autotrophs, which accumulate biomass.

The lack of data on the life of fungi and their contacts with other organisms is largely due to the insufficient amount of phytopathological and mycological research, as well as of forest biology studies, caused, in turn, by a shortage of scientific centers and qualified experts working in these fields. In this respect, efforts to coordinate research, contacts between scientists both at scientific forums and through publications are crucial. It is also highly important to use every opportunity to promote scientific developments and make them known to a wide range of forest experts and the general public. It is no secret indeed that people commonly think of fungi as rather mysterious organisms, contacts with which may result in either lethal diseases or miraculous recovery.

We therefore find it very important to publish the results of the most noticeable studies done by leading Russian and foreign phytopathologists and mycologists, which highlight the state-of-the-art and the development pathways of these disciplines. Most of the authors of the present publication have taken part in coordinating scientific studies implemented within programmes of the Russian Academy of Science Forest Research Board and its Forest Phytopathology and Mycology Section. The present collective monograph has the same title (volume 2) as the previous edition (Fungal communities..., 2000), and the authors hope that it will evolve into a series

of periodical publications relating the most significant outcomes of research into forest phytopathology and mycology both inside and outside Russia.

The monograph was written by a team of specialists representing the largest and most respectable research and academic institutions working in the fields of forest phytopathology and mycology: Prof. M. A. Bondartseva, DSc (Komarov Botanical Institute of RAS, St. Petersburg); Prof. L. V. Garibova, DSc, Prof. S. N. Lekomtseva, DSc, Prof. A. N. Likhachev, DSc, A. V. Kurakov, DSc, T. N. Barsukova, PhD, M. N. Chaika, PhD (Moscow State University); Prof. K. Korhonen, DSc (Finnish Forest Research Institute, Vantaa, Finland); Prof. V. I. Krutov, DSc, Prof. V. I. Shubin, DSc, O. O. Predtechenskaya, PhD (Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk); Prof. V. A. Mukhin, DSc, N. V. Ushakova, PhD (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of RAS, Ekaterinburg); Prof. V. A. Solov'ev, DSc, E. V. Shorokhova, PhD, M. I. Girfanov (St. Petersburg Forest Technology Academy); V. G. Storozhenko, DSc, N. N. Selochnik, PhD (Silvics Institute of RAS, Moscow); Prof. N. I. Fedorov, DSc, V. A. Jarmolovich, PhD (Belorussian State Technological University, Minsk); Prof. B. P. Churakov, DSc, U. P. Zyryanova, PhD, S. V. Panteleev, PhD (Ulyanovsk State University).

We are cordially grateful to all those who have contributed to the publication and hope it will be of interest to a wide range of experts studying forest ecosystems.

V. G. Storozhenko, DSc
Head of the Section of Forest Phytopathology and Mycology of the RAS Forest Research Board

I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Адаптация к субстрату как один их факторов эволюции афиллофороидных грибов

М. А. Бондарцева

Значение афиллофороидных грибов в жизни лесных экосистем трудно переоценить. Большая часть из них является ксилобионтами и присутствует на всех этапах ксилолиза древесины – от поражения живых деревьев до утилизации остатков на последних стадиях разложения. Довольно значительный набор видов развивается на лесной подстилке и почве (клавариоидные, гомфовые, банкеровые), часть представителей этой группы является микоризообразователями (большая часть *Thelephorales*), некоторые другие – слабо лихенизированы (*Multiclavula* Petersen, *Lentaria* Corner). Кроме того, некоторые роды клавариоидных грибов растут на живых и отмерших стеблях травянистых растений (*Typhula* Fr. emend. P. Karst.). Широкий морфологический спектр макроскопических плодовых тел и присутствие практически во всех лесных экологических нишах на разнообразных субстратах делают представителей этой группы объектом повышенного внимания как систематиков, так и экологов.

В систематике долгое время господствовала морфологическая концепция Фриза (Fries, 1821, 1828, 1874), согласно которой классификация осуществлялась на основе макроскопических признаков, главным образом по форме базидиом и гименофора. Н. Патуйяр (Patouillard, 1900) впервые указал, что морфологическая дивергенция необязательно является признаком принадлежности к различным родам, как и морфологическое сходство – не всегда признак близкого родства. Однако фризовская система сохраняла главенствующее положение до момента публикации сводки по гименомицетам Франции Бурдо и Гальзена (Bourdot, Galzin, 1928), которая резко увеличила число сторонников новой систематики. Несколько позднее М. Донк под влиянием взглядов Н. Патуйяра разработал свою систему семейства *Aphyllophoraceae* (Donk, 1933). Развитие микроскопной техники, использование ряда биологических методов позволили значительно расширить круг таксономических критериев. В послефризовских

системах ведущее значение приобрели микроскопические признаки (параметры спор, базидий и стерильных элементов гимения). С конца 50-х годов XX века важным родовым критерием стал считаться тип гифальной системы (Corner, 1932, 1950, et al.; Kotlaba, Pouzar, 1957 et al.). В последующих разработках афиллофороидные грибы стали рассматриваться в качестве порядка *Aphyllophorales* с несколькими семействами (Bondarzew, Singer, 1941; Бондарцев, 1953; Donk, 1964). При этом становилось очевидным, что не все афиллофороидные грибы по морфологическим признакам действительно родственны, поэтому границы порядка неоднократно подвергались пересмотру. Наиболее радикальный вариант ревизии таксономических взглядов предшественников был предложен Юлихом (Jülich, 1981). В опубликованной им системе базидиомицеты были распределены между 62 порядками и 261 семейством. В момент опубликования эта система произвела впечатление шока и была подвергнута резкой критике. Однако ассимиляция систематиками данных о строении грибов, полученных другими методами, заставила их пересмотреть свое отношение к многопорядковой концепции гименомицетов и, в частности, афиллофороидных грибов. Применение электронного микроскопа позволило выявить основные элементы тонкого строения, определяющие крупные группы. Ставшие популярными в последние годы методы молекулярной биологии, в частности секвенирования, порой подтверждают таксономические выводы морфологов, но иногда приходят с ними в противоречие, которое не всегда находит должное объяснение. В настоящее время осталось мало специалистов, рассматривающих большую часть афиллофороидных грибов как единое целое. Большинство исследователей придерживается какой-либо из недавно разработанных многопорядковых систем, включающих большее или меньшее число порядков и семейств, из числа предложенных Юлихом или описанных позднее другими авторами. Единственное, что осталось неизменным со времен Фриза до наших дней, – это классификация по плодовым телам грибов без учета параметров мицелия (сомы). Эта особенность отличает систематику грибов практически от всех других биологических дисциплин.

Если микология XIX – первой половины XX века состояла преимущественно из попыток разобраться в разнообразии грибов и систематизировать их в соответствии с философскими концепциями того времени, то в наши дни не менее актуальными стали вопросы экологической адаптации грибов к условиям среды. Массовое нарушение естественных лесных экосистем, антропологизация и прямое загрязнение среды приводят к значительному изменению спектра видов,

свойственных природным местообитаниям. Чувствительные к таким изменениям виды сокращают численность или элиминируют, а освобождающиеся ниши занимают рудеральные виды, характеризующиеся более низкой конкурентоспособностью в освоении субстрата, но адаптированные к более широкому спектру температур и увлажнения. Сложившаяся ситуация породила необходимость более тщательного изучения приуроченности грибов к условиям обитания, в том числе и субстрату. Наряду с этим выявляются роды и даже семейства, склонные к расселению в освобождающихся экологических нишах при изменении видового состава в антропологизированных местообитаниях.

Вегетативное тело гриба – мицелий – обычно скрыто в субстрате и мало доступен для наблюдения. Гифы базидиальных грибов могут быть тонко- или толстостенными, с пряжками или только с простыми септами, но набор морфологических модификаций ограничен. Однако мицелий выполняет алиментарные функции, имеющийся в мицелии набор ферментов определяет выбор субстрата, способность его освоения грибом в конкретных условиях, в конкурентной борьбе с другими организмами, в том числе и грибного происхождения. Процесс разложения древесины (ксилолиз) происходит поэтапно. По мере деструкции сложных биоорганических комплексов субстрат перестает соответствовать требованиям первой группы деструкторов. Происходит сукцессия видов-редуцентов в пользу более конкурентоспособных на следующем этапе ксилолиза. Ферментный набор мицелия является основой конкурентоспособности гриба в освоении субстрата. Состав целлюлолитических и лигнолитических ферментов вырабатывается в процессе эволюции. Иными словами, способность развиваться на субстрате определенного состава и состояния относится к числу важных дифференцирующих признаков таксономической группы.

Физиологические характеристики определяют приуроченность гриба к субстрату соответствующего состояния (живое дерево, слабо- или сильно разрушенная валежная древесина, почва и т. д.), тогда как морфологические структуры плодовых тел обеспечивают возможность функционирования генеративных органов – образования и распространения спор. Морфологический спектр доминирующих типов базидиом на субстратах различного состояния представлен в табл. 1.

Из таблицы явствует, что вертикальный субстрат (живое дерево, сухостой, пень) предполагает прежде всего развитие видов с сидячими базидиомами. Этот тип доминирует также и на слабо разрушенном крупномерном валеже, хотя во всех этих экологических нишах могут присутствовать виды с базидиомами другой морфологии. Сидячие

Таблица 1

Экологические характеристики доминантных видов афиллофороидных грибов на субстратах различных типов и состояния

Субстрат	Продолжительность существования базидиом	Форма базидиомы	Форма гименофора	Гифальная система	Примечание
Живое дерево	Однолетние, многолетние	Распростерто-отогнутые, сидячие	Трубчатый	Моно-, ди-, тримитическая	Базидиомы крупные, многолетние или однолетние, образующиеся ежегодно
Сухостой, свежий отпад	Однолетние, многолетние	Сидячие	Трубчатый	Моно-, ди-, тримитическая	Базидиомы крупные, средние
Крупный, частично разрушенный валеж	Однолетние, многолетние	Распростертые, сидячие	Трубчатый, гладкий	Димитическая, реже моно- и тримитическая	Базидиомы широко распростертые, сидячие, некрупные, тонкие
Разрушенный валеж	Однолетние	Распростертые, сидячие	Гладкий, трубчатый	Моно-, димитическая	Базидиомы распростертые, средние. Если сидячие, то мелкие
Сильно разрушенный валеж	Однолетние	Распростертые или с ножкой	Гладкий	Мономитическая	Тонкие кортициоидные виды, подстилочные сапротрофы
Пни	Многолетние, зимующие	Сидячие	Трубчатый, гладкий	Мономитическая с толстостенными гифами, ди-, тримитическая	Тонкие, реже толстые базидиомы
Почва, подстилка	Однолетние	С ножкой	Трубчатый, гладкий, шиповидный	Мономитическая	Со шляпкой, коралловидные, булавовидные

плодовые тела наиболее пластичны, причем характер этой пластичности определяется наследственными свойствами гриба. Отгиб верхнего края распростертой базидиомы на вертикальном субстрате можно рассматривать как первый шаг к образованию распростертоотогнутого типа. Положительная геотропичность гименофора достигается

здесь, как и у грибов с сидячими базидиомами, путем неравномерного роста гиф ткани шляпки. Базидиомы распростертоотогнутого типа встречаются в различных порядках афиллофороидных грибов: *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *Oxyporus populinus* (Schumach.: Fr.) Donk, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst., *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murrill, *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domański, *Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk и др. Другой эволюционный вариант сидячей базидиомы – образование боковой зачаточной ножки (*Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Polyporus pseudobetulinus* (Pilát) Thorn, Kotir. et Niemelä и др.). В этом случае неравномерный рост гиф, обеспечивающий положительную геотропичность гименофора, имеет место только в короткой или зачаточной ножке. Хорошо развитая ножка характерна для видов, обитающих на почве или подстилке, однако некоторое количество видов, имеющих дифференцированные на шляпку и ножку базидиомы, встречается и на древесине. Для этих видов (роды *Polyporus* Fr., *Clavicorona* Doty и др.) древесный субстрат, скорее всего, является вторичным, но при этом ножка также выполняет роль регулирующего положение гименофора органа. Распростертые базидиомы афиллофороидных грибов встречаются на всех типах субстрата, хотя, как видно из табл. 1, доминировать начинают только на относительно разрушенной древесине.

Плодовое тело, как условно генеративный орган, является носителем гимения. Хотя все афиллофороидные грибы размножаются баллистоспорами, «отстреливаются» они на столь незначительное расстояние, что ведущую роль в их рассеивании играют форма и положение гименофора. Распространение спор с поверхности гладкого или шиповатого гимения не обязательно связано со специальными условиями, тогда как освобождение спор из трубочек требует четкого положительного геотропизма. Если форма базидиом адаптирована прежде всего к положению субстрата и его состоянию, то форма гименофора определяет возможности гриба к споруляции. В разных группах афиллофороидных грибов имеется значительный спектр модификаций формы гименофора. Гладкий гименофор на вертикальном субстрате представляет собой неудачный вариант для распространения спор, так же как и трубчатый в распростертой базидиоме. Поэтому при развитии распростертых видов, например на пнях, получаются натеки, наплывы, имитирующие образование зачаточных шляпок. На валежных стволах распростертые базидиомы, особенно с трубочками, растут сбоку или с нижней стороны, чтобы

обеспечить положительный геотропизм гименофора. В этом случае при изменении положения субстрата начинается несимметричный рост подстилки, способствующий изменению положения гименофора в нужном направлении. Однолетние или зимующие базидиомы имеют однослойный гименофор. Гладкий гимений редко бывает многолетним, в этом случае образуются слои, как и у трубчатого гименофора. Шиповидный гименофор в отличие от трубчатого никогда не бывает слоистым. Исключение составляет род *Sclerodon,* у которого относительно длинные шипы покрываются новым тонким слоем стерильной ткани с шипиками. Этот тип гименофора можно рассматривать как условно однолетний. Такое бывает при нарастании новой базидиомы поверх старой.

Очевидно, многолетние плодовые тела развивают только виды, имеющие мощную ферментативную систему, способную разлагать сложные полисахаридные комплексы. Такие виды поселяются на живых деревьях, на свежем сухостое или свежем отпаде. Слоистый гименофор обеспечивает ежегодное воспроизведение спор с минимальными энергетическими затратами. Другой эволюционный сценарий – образование крупных однолетних плодовых тел с относительно мягкой консистенцией, мономитическим или поздно развивающимся амфимитическим типом гифальной системы. Такие базидиомы образуются обычно в одной и той же точке ствола, живут недолго и после окончания споруляции быстро уничтожаются насекомыми. При относительно коротком существовании крупные однолетние базидиомы, очевидно, обеспечивают наибольший выход спор. Развитие такого рода морфологически сложных, крупных плодовых тел, с трубчатым гименофром на сильно разрушенном субстрате невозможно. Основные виды, встречающиеся на субстратах различного состояния, представлены в табл. 2, из которой видно, что спектр видов на каждом типе субстрата достаточно разнообразен и представлен грибами, имеющими морфологические различия и относящимися к разным порядкам. Таким образом, форма базидиомы, продолжительность ее существования (однолетние, зимующие, многолетние базидиомы), а также форма гименофора связаны прежде всего с качеством субстрата (живое дерево, сухостой, крупный или мелкий, сильно или слабо разрушенный валеж и т. п.).

Микроморфологическое строение (тип гифальной системы, характер расположения гиф в базидиоме наряду с элементами строения генеративных органов) позволяет определить родственные группы у грибов, имеющих внешне сходные базидиомы.

Таблица 2

Приуроченность афиллофороидных грибов к субстратам различного состояния

Субстрат	Виды грибов
Живое дерево	*Aleurodiscus disciformis* (DC: Fr.) Pat., *Bondarzewia mesenterica* (Schaeff.) Kreisel, *Fistulina hepatica* (Schaeff.: Fr.) Fr., *Haploporus odorus* (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer, *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *Inonotus dryadeus* (Fr.) Murrill, *I. dryophylus* (Berk.) Murrill, *I. obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát и др., *Ischnoderma benzoinum* (Wahlenb.: Fr.) P. Karst., *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill, *Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn, *Oxyporus populinus* (Schumach.: Fr.) Donk, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Phellinus alni* (Bondartsev) Parmasto, *Ph. chrysoloma* (Fr.) Donk, *Ph. hartigii* (Allesch. et Schnabl) Bondartsev, *Ph. igniarius* (L.: Fr.) Quél., *Ph. pini* (Brot.: Fr.) A. Ames, *Ph populicola* Niemelä и др., *Phylloporia ampelina* (Bondartsev) Bondartseva, *Ph. ribis* (Schumach.: Fr.) Ryv., *Pyrofomes demidoffii* (Lév.) Kotl. et Pouzar, виды р. *Spongipellis* Pat., *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr. и др.
Сухостой и свежий отпад	*Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst., *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murrill, *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domanski, *Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres., *Hypochnicium bombycinum* (Sommerf.: Fr.) J. Erikss., *Irpex lacteus* (Fr.: Fr.) Fr., *Irpicodon pendulus* Pouzar, *Leptoporus mollis* (Pers.: Fr.) Pilat, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Polyporus pseudobetulinus* (Pilat) Thorn, Kotir. et Niemela, *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Gray, *S. rugosum* (Pers.: Fr.) Fr., *Trametes suaveolens* (Fr.) Fr.
Крупные слабо разрушенные валежные стволы	*Amylocystis lapponica* (Romell) Singer, *Amyloporia xantha* (Fr.: Fr.) Bondartsev et Singer, *Antrodia serialis* (Fr.) Donk, *A. sinuosa* (Fr.) P. Karst., виды р. *Antrodiella* Ryvarden et I. Johans., *Corticium polygonioides* P. Karst., *C. roseum* Pers., *Cystostereum murrayi* (Berk. et M. A. Curtis) Pouzar, *Daedalea quercina* (L.: Fr.) Pers., виды р. *Daedaleopsis* Schröt., виды р. *Dichomitus* D. A. Reid, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk., *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen: Fr.) P. Karst., виды р. *Junghuhnia* Corda, *Laurilia sulcata* (Burt) Pouzar, *Lenzites betulina* (L.: Fr.) Fr., виды р. *Oxyporus* (Bourdot et Galzin) Donk, *Pachykytospora tuberculosa* (DC: Fr.) Kotl. et Pouzar, *Peniophora incarnata* (Pers.: Fr.) P. Karst., *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *Phlebia livida* (Pers.: Fr.) Bres., *P. radiata* Fr., *P. rufa* (Pers.: Fr.) M. P. Christ., *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich, *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk, *Steccherinum ochraceum* (Fr.) Gray, *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr., виды рр. *Trichaptum* Murrill, *Tyromyces* P. Karst.
Крупные и среднего размера умеренно разрушенные стволы	Виды рр. *Antrodia* P. Karst., *Antrodiella* Ryvarden et I. Johans., *Athelia decipiens* (Höhn. et Litsch.) J. Erikss., *A. epiphylla* Pers., *Athelopsis glaucina* (Bourdot et Galzin) Parmasto, *Basidioradulum radula* (Fr.: Fr.) Nobles, *Ceraceomyces serpens* (Tode: Fr.) Ginns, виды р. *Ceriporia* Donk, *Cerrena unicolor*(Bull.: Fr.) Murrill, *Chaetoderma luna* (Romell ex D. P. Rogers et H. S. Jacks.) Parmasto, *Dacryobolus karstenii* (Bres.) Oberw. ex Parmasto, виды

Продолжение табл. 2

Субстрат	Виды грибов
	р. *Diplomitoporus* Domanski, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk., *Gloeocystidiellum porosum* (Berk. et M. A. Curtis) Donk, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen: Fr.) P. Karst., *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst., *Hyphoderma gutulıferum* (P. Karst.) Donk, *H. puberum* (Fr.) Wallr., *H. setigerum* (Fr.) Donk, *Hyphodontia alutacea* (Fr.) j. Erikss., *H. aspera* (Fr.) J. Erikss., *H. barba-jovis* (Fr.) J. Erikss., *H. breviseta* (P. Karst.) J. Erikss., *Hypochnicium bombycinum* (Sommerf.: Fr.) J. Erikss., *H. geogenium* (Bres.) J. Erikss., виды р. *Junghuhnia* Corda , *Laxitextum bicolor* (Pers.: Fr.) Lentz, *Leptoporus mollis* (Pers.: Fr.) Pilát, *Leucogyrophana mollusca* (Fr.) Pouzar, *Meruliopsis albostraminea* (Thorrend) Jülich et Stalpers, *Merulius tremellosus* Fr., виды рр. *Oligoporus* Bref., *Perenniporia* Murrill, *Parmastomyces transmutans* (Overh.) Ryvarden et Gilb., *Phanerochaete laevis* (Pers.: Fr.) J. Erikss. et Ryvarden, *Ph. sanguinea* (Fr.) Pouzar, *Ph. sordida* (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden, *Ph. velutina* (DC: Fr.) P. Karst., *Pseudomerulius aureus* (Fr.) Jülich, *Punctularia strigosozonata* (Schwein.) Talbot, виды р. *Rigidoporus* Murrill, *Steccherinum fimbriatum* (Pers.: Fr.) J. Erikss., *Stereum subtomentosum* Pouzar, виды рр. *Trametes* Fr., *Trichaptum* Murrill, *Tyromyces* P. Karst.
Сильно разрушенная валежная древесина	Виды рр. *Anomoporia* Pouzar, *Botryobasidium* Donk, *Botryohypochnus isabellinus* (Fr.: Fr.) J. Erikss., *Byssocorticium pulchrum* (S. Lundell) M. P. Christ., виды р. *Ceriporia, Fibricium lapponicum* J. Erikss., *Fibulopmyces mutabilis* (Bres.) Jülich, *F. septentrionalis* (J. Erikss.) Jülich, *Hyphoderma argillaceum* (Bres.) Donk., *H. capitatum* J. Erikss. et Å. Strid, *H. cremeoalbum* (Höhn. et Litsch.) Jülich, *Hyphodontia abieticola* (Bourdot et Galzin) J. Erikss., *H. arguta* (Fr.) J. Erikss., *H. floccosa* (Bourdot et Galzin) J. Erikss., *Leucogyrophana mollusca* (Fr.) Pouzar, *Lindtneria trachyspora* (Bourdot et Galzin) Pilát, *Mycoacia uda* (Fr.) Donk, виды р. *Oligoporus* Bref., *Phlebiella sulphurea* (Pers.: Fr.) Ginns et Lefebvre, *Piloderma byssinum* (P. Karst.) Jülich, *P. fallax* (Liberta) Stalpers, *Resinicium bicolor* (Alb. et Schwein.: Fr.) Parmasto, *R. furfuraceum* (Bres.) Parmasto, *Scytinostroma galactinum* (Fr.) Donk, *Sistotrema muscicola* (Pers.) S. Lundell, *Trechispora mollusca* (Pers.: Fr.) Liberta
Пни	*Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst., *Daedalea quercina* (L.: Fr.) Pers., виды р. *Daedaleopsis* Schröt., *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk., виды р. *Gloeophyllum* P. Karst., *Heterobasidion annosum* (Fr) Bref., *Hyphoderma setigerum* (Fr.) Donk, *Hypochnicium bombycinum* (Sommerf.: Fr.) J. Erikss., *Lenzites* Fr., *Merulius tremellosus* Fr., виды р. *Oligoporus* Bref., *Peniophora incarnata* (Pers.: Fr.) P. Karst., *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich, *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Polyporus varius* Fr., *Stereum rugosum* (Pers.: Fr.) Fr., *S. sanguinolentum* (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr., *S. subtomentosum* Pouzar, виды р. *Trametes* Fr., *Tubulicrinis gracillimus* (D. P. Rogers et H. S. Jacks.) G. Cunn.
Сухие неопавшие ветви	*Aleurodiscus amorphus* (Pers.: Fr.) J. Schröt., *A. lapponicus* Litsch, *Corticium polygonioides* P. Karst., *C. roseum* Pers., *Cytidia salicina* (Fr.) Burt, *Hyphoderma setigerum* (Fr.) Donk, *Hypochnicium bombycinum* (Sommerf.: Fr.) J. Erikss., виды р. *Peniophora* Cooke

Окончание табл. 2

Субстрат	Виды грибов
Валежные ветви	*Athelia bombacina* (Pers.) Jülich, *Conferticium karstenii* (Bourdot et Galzin) Hallenb., *Cylindrobasidium evolvens* (Fr.) Jülich, *Cytidia salicina* (Fr.) Burt, *Dacryobolus karstenii* (Bres.) Oberw. ex Parmasto, *Hyphodontia barba-jovis* (Fr.) J. Erikss., *H. breviseta* (P. Karst.) J. Erikss., *Hypochnicium lundellii* (Bourdot) J. Erikss., виды р. *Peniophora* Cooke, *Polyporus ciliatus* Fr., *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Gray, виды р. *Trametes* Fr.
Почва, подстилка	P. *Albatrellus* Gray, *Athelia bombacina* (Pers.) Jülich, *A. decipiens* (Höhn. Et Litsch) J. Erikss, *A. epiphylla* Pers., pp. *Bankera* Coker et Beers, *Boletopsis* Fayod, *Cantharellus* Adanson: Fr., *Craterellus* Pers., *Coltricia* Gray, *Clavaria* Fr. emend. Corner, *Clavariadelphus* Donk, *Clavulina* Schröt., *Clavulinopsis* Over., *Hydnellum* P. Karst., *Hydnum* L.: Fr., *Hypochnicium lundellii* (Bourdot) J. Erikss., *Phellodon* P. Karst., *Ramaria* Gray emend. Donk, *Sarcodon* P. Karst., *Stereopsis vitellina* (Plowr.) D. A. Reid и др.
Лишайники, мхи	*Athelia arachnoidea* (Berk.) Jülich, *A. epiphylla* Pers.

Учитывая, что один и тот же субстрат одновременно заселяется грибами разных эволюционных линий, можно предположить, что сходство ферментативной системы является не только показателем родства, но и может быть конвергентным. Однако, если идентичность алиментарных потребностей дополняется сходством микро- и макроморфологических характеристик, в том числе демонстрирующих сходный тип адаптации к среде обитания, это может служить показателем истинного родства. Приуроченность к субстрату определенного состояния может быть также косвенным доказательством филогенетического положения таксона. Например, в современных многопорядковых системах грибы с распростертыми базидиомами присутствуют почти во всех порядках (в системе, опубликованной в Nordic macromycetes, 1997), роды с распростертыми базидиомами отсутствуют только в порядках *Coriolales, Ganodermatales* и *Fistulinales*. Даже порядки, в основном включающие отрицательно геотропичные формы (*Cantharellales, Gomphales, Polyporales, Boletales*), растущие на почве или подстилке, в современных системах содержат хотя бы по одному роду с распростертыми базидиомами. Однако представители порядков и семейств, состоящих из видов с однолетними, распростертыми, мономитическими, с рыхлой структурой базидиомами, растут преимущественно на сильно разрушенной древесине, порой переходя на подстилку и образуя микоризу (*Botryobasidium* Donk, *Botryohypochnus isabellinus* (Fr.: Fr.) J. Erikss., *Phlebiella sulphurea* (Pers.: Fr.) Ginns et Lefebvre, *Piloderma byssinum* (P. Karst.) Jülich, *P. fallax* (Liberta) Stalpers, *Resinicium bicolor* (Alb. et Schwein.: Fr.) Parmasto, *R. furfuraceum* (Bres.)

Parmasto, *Scytinostroma galactinum* (Fr.) Donk, *Sistotrema muscicola* (Pers.) S. Lundell, *Trechispora mollusca* (Pers.: Fr.) Liberta и др.). В данном случае выбор субстрата увязывается с невысоким эволюционным уровнем развивающихся на нем грибов. Применительно к оценке морфологического разнообразия в рамках одной филогенетической линии нужно иметь в виду, что спектр морфологической изменчивости на базе определенной наследственности имеет ограничения: не все морфологические модификации могут образовываться в рамках одного таксона – рода и даже семейства.

Изучение анатомо-морфологических особенностей базидиом, адаптированных к одинаковым условиям среды, позволяет выявить реальное родство в случае сходства по всем параметрам либо только конвергенцию по ведущему признаку. Так, гименохетовые грибы, объединяемые по признакам бурой пигментации, лигнолитическому типу ксилолиза, отсутствию пряжек на гифах и присутствию щетинок в гимении у большинства видов, характеризуются наличием двух типов гифальных систем у представителей группы: мономитической с относительно толстостенными гифами и димитической со скелетными гифами. При этом плодовые тела демонстрируют полный спектр формообразования – от полностью распростертых (возможно, первично распростертых) форм у ряда видов рода *Hymenochaete* Lév. до дифференцированных на шляпку и ножку видов *Coltricia* S. F. Gray и *Onnia* P. Karst. При этом многие виды рода *Phellinus* Quél. являются многолетними и имеют слоистый гименофор. Эти виды приурочены к таежной зоне, в тропиках же они встречаются редко. Там преобладают виды с кожисто-деревянистыми базидиомами, способными сохранять жизнеспособность и спорулировать в течение нескольких лет, не образуя настоящего слоистого гименофора. Несмотря на многообразие и пластичность форм у гименохетовых грибов, они имеют сходный тип адаптации и много общих экологически инертных характеристик, которые позволяют рассматривать их как одну группу. В то же время включение в порядок *Hymenochaetales* семейства *Schizophyllaceae* в 9-м издании словаря «Ainsworth & Bisbi's» (2001) кажется неоправданным.

Распростертая форма базидиомы наиболее широко распространена в различных порядках. Кортициомицеты (Parmasto, 1995) представлены преимущественно первично распростертыми формами, как наиболее примитивными и естественными на горизонтальном субстрате. Их первичность подтверждается и недолговечностью субстрата, на котором они живут, и коротким сроком существования самих базидиом, и многими примитивными чертами их строения. Они

растут часто на сильно разрушенной древесине, плотно прирастают к субстрату или имеют приподнятый край, иногда образуют ризоморфы или мицелиальные шнуры, имеют гладкий гимений (небольшая складчатость и мелкие выросты в виде бородавочек или шипиков не изменяют сущности открытого гимения). У некоторых видов гимений не сплошной, а в виде катагимения, что свидетельствует о примитивности гриба. Эти базидиомы недолговечны, развиваются преимущественно в дождливую погоду и живут обычно не более двух недель. Существование на сильно разрушенной древесине свидетельствует об ограниченном наборе ферментов. Считать эти формы результатом регресса нет оснований, потому что трудно себе представить деградацию, где возврат к распростертой форме, обусловленный необходимостью экологической адаптации, сопровождался бы полным регрессом анатомического строения базидиомы и генеративного аппарата.

Однако в ряде случаев сидячие или даже имеющие шляпку и ножку базидиомы могут регрессировать до образования вторично распростертой формы (Kreisel, 1969). В этом случае анатомическое строение демонстрирует более совершенный тип: параллельное расположение толстостенных гиф, дифференциация гифальной системы, булавовидный 4-споровый тип базидии. Растут эти грибы, как правило, на таком же или сходном субстрате, что и морфологически более дифференцированные формы. Например, распростертые виды рода *Phellinus* s. lato, скорее всего, вторичного происхождения. Тем не менее не всегда можно представить близкое родство изначально распростертых форм, адаптированных к сильно разрушенной древесине, и напочвенных видов, «кантарелломицетов» по Э. Пармасто (Parmasto, 1995), имеющих совершенно другой тип развития базидиомы. Пластичность базидиом есть следствие дивергенции при освоении новых экологических ниш одной таксономической группой, но, как показывает практика, вариации в выборе субстрата также не безграничны.

Таким образом, при оценке положения грибов в системе с учетом основной функции мицелия – алиментарной, что находит практическое отражение в типе вызываемого грибом ксилолиза, развитии грибов на субстрате сходного типа и состояния, демонстрации сходных адаптивных характеристик в аналогичной ситуации, могут быть найдены дополнительные критерии в выявлении эволюционных линий и таксономического положения грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 02-04-49558.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л., 1953. 1106 с.

Ainsworth and Bisbi's. Dictionary of Fungi . 9-th ed. Kew. 2001. 655 p.

Bondarzew A. S., Singer R. Zur Systematic der Polyporaceen // Ann. Mycol. 1941. Vol. 39. N 1. P. 43–65.

Bourdot H., Galzin A. Hyménomycètes de France // Contr. a la flore mycol. de la France. 1. 1928. 761 p.

Corner E. J. H. The fruit-body of Polystictus xanthopus Fr. // Ann. Bot. 1932. 46. P. 71–101.

Corner E. J. H. A monograph of Clavaria and allied genera. London, 1950. 740 p. 16 pl.

Donk M. A. Revision der Niederlandischen Homobasidiomycetae Aphyllophoraceae, II // Med. Bot. Mus. univ. Utrecht. 1933. N 9. 278 p.

Donk M. A. A conspectus of the families of Aphyllophorales // Persoonia. 1964. Vol. 3, pt 2. P. 199–324.

Fries E. M. Systema mycologicum. 1821–1822. Vol. 1–2. Lund, 520 p.

Fries E. M. Elenchus fungorum, sistens commentarium in systema mycologicum. I. Gryphiswaldiae, 1828. 238 p.

Fries E. M. Hymenomycetes europaei sive epicriseos systematic mycologii. Upsala, 1874. 756 p.

Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes // Bibliotheca mycologica 85 // J. Cramer. Vaduz. 1981. 485 s.

Kotlaba F., Pouzar Z. Poznámky k trideni evropskych chorošu // Ceská mykol. 1957. R. II. C. 3. P. 152 – 170.

Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, 1969. 245 s.

Nordic macromycetes. Heterobasidioid, aphyllophoroid and gastromycetoid Basidiomycetes. Copenhagen, 1997. Vol. 3. 444 p.

Patouillard N. Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. Lons-le- Sanmier, 1900, 184 p.

Parmasto E. Corticioid fungi: a cladistic study of a paraphyletic group // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73. P. 843–852.

Влияние эколого-трофической ниши на представленность видов и форм рода *Botrytis* в экосистемах Московской области

А. Н. Лихачев

В отличие от биотрофных фитопатогенных видов некротрофные, в том числе и виды рода *Botrytis* Micheli, менее тесно коадаптированы с хозяином, а их отношения не всегда строятся по правилу Флора «ген на ген». Основные адаптации некротрофов к хозяевам связаны с нейтрализацией защитных свойств растений. Большое внимание исследователи уделяют фитопатогенным видам рода *Botrytis*, вызывающим при определенных условиях эпифитотийный характер развития болезни многих сельскохозяйственных, декоративных культур, а также в лесных биоценозах и питомниках. В лесных биоценозах *B. cinerea* является одним из постоянных видов в составе эпифитной микробиоты древесных пород при плесневении и гнили их семян и составляет до 10% численности основного ядра микромицетов (Щепотьев и др., 1978; Семенкова, Соколова, 1992). Большой ущерб *B. cinerea* может наносить молодым сеянцам хвойных и лиственных пород, особенно в питомниках, реже в более позднем возрасте. Заболевание носит очаговый характер (Драчков, Тырышкина, 1983; Ведерников, Федорова, 1991; Крутов и др., 1998; Кизикелашвили, 1990). Находясь в филлоплане осины, он не вызывает поражения листьев, но способен развиваться на мелких порубочных остатках этой породы (Степанова, 1973). В лесных ценозах *B. cinerea* поражает и плоды у ягодных кустарников (Жуков, 1982).

Целью работы являлось выявление влияния эколого-трофической ниши, растений-хозяев при симпатрическом существовании видов рода *Botrytis* на их представленность и онтогенез в разных экосистемах Московской области.

Ежегодные многолетние наблюдениия за динамикой развития серой гнили в естественных ценозах и агросистемах, включая разные экотопы Звенигородской биостанции, ботанический сад МГУ, дачные участки, тепличные хозяйства, оранжереи, в условиях Московской области показали, что частота встречаемости серой гнили определяется наличием восприимчивых к грибу растений-хозяев и экологическими условиями. В подавляющем большинстве гриб поражает травянистые растения и имеет в природе три пика развития – весенний (конец апреля – май),

летний (июль-август) и осенний (сентябрь-октябрь), – связанных с особенностями вегетации растений-хозяев. Из филлопланы и с цветков растений *B. cinerea* выделяется даже без признаков проявления заболевания, что указывает на репродукцию и распространение конидий даже в ранневесенний период. При доминировании *B. cinerea* в агросистемах, ботаническом саду, теплицах, оранжереях выявлены и специализированные виды *B. tulipae* (Lib.) Lind., *B. paeoniae* Oud, *B. allii* Munn., *B. fabae* Sard., *B. trifolii* v. Beyma., сапротрофный – *B. carnea* Schumacher: Fr. В лесных биоценозах идентифицировано и регулярно отмечено развитие специализированных видов: на ландыше майском – *B. convallaria* (Kleb.) Ondrej, на ирисе водяном и майнике двулистном – две формы *Botrytis sp*., отличные по культурально-морфологическим признакам от *B. cinerea*. В естественных биоценозах Московской области специализированные виды встречаются значительно реже по сравнению с *B. cinerea*. Наибольшее число поражаемых видов выявлено в сем. Розоцветных, Бобовых и Сложноцветных (*Rosaceae, Leguminosae, Compositae*). Установлена и периодичность поражения растений серой гнилью (ежегодно и в отдельные годы), степень развития болезни (%) и тип формирования морфологических структур гриба на растениях в виде конидиального спороношения или склероциев. На многих видах растений формирование склероциев не происходит. Установлена органотропность поражения растений, выражающаяся в преимущественном развитии *Botrytis* на цветках и плодах как травянистых растений, так и древесных пород и кустарников. При этом частота встречаемости и формирование морфологических структур у *B. cinerea* в зависимости от разных видов хозяев в экосистемах может варьировать. На пораженных органах растений в большинстве случаев гриб формирует только конидиальное спороношение (табл. 1).

В 30-х годах Хансен (Hansen, 1932, 1938) установил феномен двойственности (дуализм) у дейтеромицетов, выражающийся в расщеплении исходных культур. В наших опытах анализ изолятов, выделенных с каждого растения-хозяина, показал, что превалирование однотипных штаммов с доминированием развития в колонии определенной морфологической структуры (склероциев, конидиеносцев, мицелия) позволяет отнести их к тому или иному культурально-морфологическому типу (КМТ). Развиваются они только на определенных видах растений. В чистой культуре штаммы видов *Botrytis* формируют четыре культурально-морфологических типа колоний: мицелиальный, спорулирующий, склероциальный и промежуточный. С большинства видов выделяются изоляты *B. cinerea* (до 80%), относящиеся к промежуточному типу и сочетающие комплекс признаков разных групп.

Таблица 1

Растения, поражаемые серой гнилью в разных биоценозах и агросистемах Московской области

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Сем. COMELINACEAE					
Commelina communis L.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Сем. LILIACEAE					
Allium cepa L.	Луковица				
	Хранение	+	12–25	сп, ск*	*B. allii*
	Стрелка	–	3–15	сп	*B. cinerea*
	Соцветие	–		сп	
A. schoenoprasum L.	Соцветие	–	5–20	сп, ск	*Botrytis sp.*
	Стрелка	–		сп	*B. cinerea*
A. porrum L.	Соцветие	–	15–25	сп, ск	*B. cinerea*
	Листья	–		сп	
A. sativum L.	Соцветие	–	3–8	сп	*B. cinerea*
Chionodoxa sp.	Листья	–	2–4	сп	*B. cinerea*
Lilium dahuricum Gawl.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
L. Martagon L.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
L. tigrinum Gawl.	Цветки	–		сп	
	Листья	–	15–20	сп	*B. cinerea*
L. bulbiferum	Цветки	–		сп	
	Листья	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Tulipa hybr.	Луковица	+	5–30	сп, ск	*B. tulipae*
	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Листья	+	12–35	сп	*B. tulipae* *B. cinerea*
Colchicum automnale L.	Цветки	–	3–5	сп	*B. cinerea*
Asparagus officinalis L.	Плоды	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.	Цветки	–	3–5	сп	*B. cinerea*
Polygonatum multiflorum (L.) All.	Цветки	–			*B. cinerea*
	Листья	–			
	Плоды	–	2–10	сп	
Hyacinthus hybr.	Цветки	–	3–5	сп	*B. cinerea*
Maianthemum bifolium (L) Schmidt	Листья	+	25–50	сп	*Botrytis.* sp.
Convallaria majalis L.	Листья, ложный стебель	+	10–70	сп, ск	*B. convallaria*
Funkia lancifolia Spr.	Листья	–	1–4	сп	*B. cinerea*
Parius quadrifolia L.	Плоды	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Сем. AMARYLIDACEAE					
Narcissus hybr.	Цветки		5–10	сп	*B. cinerea*

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Сем. IRIDACEAE					
Iris hybrida	Цветки	–	2–7	сп	*B. cinerea*
I. pseudacorus L.	Цветки				
	Листья				
	Плоды	+	25–50	сп, ск	*Botrytis sp.*
Hemerocalis fulva L.	Цветки	–	5–7	сп	*B. cinerea*
Gladiolus hybrida	Цветки	+	15–30	сп	*B. cinerea*
	Луковицы	–	5–10	ск	*Botrytis sp.*
Crocus vernus L.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Сем. ORCHIDACEAE					
Cypripedium calceolus L.	Цветки	–	3–7	сп	*B. cinerea*
Platanthera bifolia (L)Rich.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Сем. BETULACEAE					
Corylus avellana L.	Плоды	–	3–7	сп	*B. cinerea*
Betula pendula Roth.	Листья				
	Опад	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Alnus glutinosa Gaertn.	Соцветия	–	1–2	сп	*B. cinerea*
Сем. ULMACEAE					
Ulmus laevis Pall.	Плоды	–	10–15	сп	*B. cinerea*
Сем. CANNABACEAE					
Humulus lupulus L.	Цветки	–	10–15	сп	*B. cinerea*
Cannabis sativa L.	Плоды, листья, стебель	–	25–30	сп	*B. cinerea*
Сем. ARISTOLOCHIACEA					
Asarum europeum L.	Листья с пустулами ржавчины	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. POLYGONACEAE					
Polygonum convolvulus L.	Цветки	–	1–15	сп	*B. cinerea*
	Плоды	–		сп	
Rheum officinalis Ball.	Листья	–	1–3	сп	*B. cinerea*
Fagopyrum esculentum Moench.	Листья	–		сп	*B. cinerea*
	Соцветия	–		сп	
	Плоды	+	15–40	сп	
Сем. CARYOPHYLLACEAE					
Stellaria nemorum L.	Цветки	–	2–7	сп	*B. cinerea*
Dianthus barbatus L.	Цветки	+	3–9	сп	*B. cinerea*
Saponaria officinalis L.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Сем. RANUNCULACEAE					
Anemone ranunculoides L.	Цветки	–	1–7	сп	*B. cinerea*

Продолжение табл. 1

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Aquilegia vulgaris L.	Цветки	–		сп	
	Листья	–	2–5	сп	
Aconitum lasiostomum Reicheb.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Hepatica nobilis Mill.	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Ficaria verna Hunds.	Цветки	–	5–10	сп	*B. cinerea*
Ranunculus acris L.	Плоды	–	1–5	сп	*Botrytis* sp.
Paeonia albiflora Pallas	Бутоны, цветки, листья	+	20–35	сп	*B. cinerea* *B. paeoniae*
Paeonia anomala L.	Бутоны, цветки, листья, стебли	+ + + +	15–30	сп сп сп ск	*B. cinerea* *B. paeoniae*
P. lutea Franch. Hybr.	Бутоны, цветки, листья	+	20–35	сп, ск	*B. cinerea* *B. paeoniae*
P. tenuifolia L.	Бутоны, цветки	+	10–20	сп	*B. cinerea*
Trollius curopalus L.	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. BERBERIDACEAE					
Berberis vulgaris L.	Плоды	–		сп	*B. cinerea*
	Листья	–	10–15	сп	
Сем. PAPAVERACEAE					
Chelidonium majus L.	Плоды	–	2–7	сп	*B. cinerea*
Dicentra spectailis Borkh.	Стебель	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Escholtzia californica	Плоды	–	15–20	сп	*B. cinerea*
Papaver orientale L.	Цветки		1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. FUMARIACEAE					
Corydalis solida (L.)Clairv.	Цветки	–	5–10	сп	*B. cinerea*
Сем. CRUCIFERAE					
Thlaspi arvense L.	Плоды	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Capsella bursa-pastoris Mnch.	Плоды	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Brassica oleracea var. botrytis	Цветки	–	10–15	сп	*B. cinerea*
B. oleracea L.	Хранение	+	35–40	сп, ск	*B. cinerea*
Matthiola tragrans Bung.	Цветки	–	3–7	сп	*B. cinerea*
Сем. CRASSULACEAE					
Ribes nigrum L.	Листья	–	1–5	сп	*B. cinerea*
	Цветки	+	15–25	сп	
	Плоды	+		сп	
	Побеги	–	Редко	сп	
R. rubrum L.	Листья	–	25–40	сп	*B. cinerea*
Grossularia hybrida	Листья	–		сп	*B. cinerea*
	Цветки	–		сп	
	Плоды	+	25–50	сп	

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Kalanchoe blossfeliana	Листья	–	2–3	сп	*B. cinerea*
	Цветки	–		сп	
Сем. EUPHORBIACEAE					
Euphorbia pulcherrima	Цветки	–	3–7	сп	*B. cinerea*
Сем. LINACEAE					
Linum usitatissimum L.	Стебель	–	25–30	сп, ск	*B. cinerea*
	Плоды	–			
L. grandiflorum Desf.	Плоды	–	12–20	сп	*B. cinerea*
Сем. ROSACEAE					
Prunus sp.	Плоды, хранение	–	7–10	сп	*B. cinerea*
P. tomentosa Lois.	Листья	–	10–20	сп	
Aronia melanocarpa (Michx) Elliot	Плоды	–	Единично	сп	
Cerasus vulgaris Mill.	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
	Плоды	–			
Pyrus sp.	Плоды, хранение	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Malus domestica Borkh.	Цветки	–	5–10	сп	*B. cinerea*
	Плоды	–			
Sorbus aucuparia L.	Плоды	–	2–7	сп	*B. cinerea*
Amelanchier spikata Medik.	Плоды	–	5–20	сп	*B. cinerea*
Rubus idaeus L.	Плоды	+	25–70	сп	*B. cinerea*
R. caesius L.	Плоды	+	20–40	сп	*B. cinerea*
R. saxatilis L.	Плоды	+	5–15	сп	*B. cinerea*
Fragaria vesca L.	Плоды	+	10–25	сп	*B. cinerea*
F. ananassa L.	Плоды	+	15–70	сп	*B. cinerea*
F. viridis Duch.	Плоды	–	2–7	сп	*B. cinerea*
Geum urbanum L.	Плоды	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Filipendula ulmaria (L.)Maxim.	Соцветия	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Rosa majalis Heem.	Цветки	+		сп	*B. cinerea*
	Плоды	+	15–35	сп	
R. canina L.	Цветки	+	5–20	сп	*B. cinerea*
R. hybrida	Цветки	+	5–25	сп	*B. cinerea*
Crataegus sanguinea Pall.	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Geum urbanum L.	Цветки	–	1–3	сп	*B. cinerea*
Padus avium Mill.	Плоды	–	2–7	сп	*B. cinerea*
Prunus domestica L.	Плоды	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. LEGUMINOSAE					
Phaseolus vulgaris L.	Цветки	+		сп	*B. cinerea*
	Листья	+		сп	
	Плоды	+	10–35	сп	

Продолжение табл. 1

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Lupinus hyrida	Цветки	–		сп	
	Листья	–	7–15	сп	*B. cinerea*
L. luteus L.	Цветки	–		сп	
	Листья	–		сп	
	Плоды	+	15–40	сп	*B. cinerea*
Medicago sativa L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Листья	–		сп	
	Плоды	+	20–45	сп	
Melilotus albus Medik.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
M officinalis (L.)Pall.	Цветки	–	2–6	сп	*B. cinerea*
Pisum sativum L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Листья	–	1–3	сп	
	Плоды	+	5–40	сп	
Trifolium sativum (Schreb.) Crome	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Lotus corniculatus L. s.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Плоды	–	15–30	сп	
Caragana arborescens Lam.	Плоды	–	30–50	сп	*B. cinerea*
Vicea sepium L.	Плоды	–	20–40	сп	*B. cinerea*
V. sativa L.	Цветки	–		сп	
	Стебель	–		сп	
	Плоды	–	20–50	сп	*B. cinerea*
V. cracca L.	Цветки	–	10–25	сп	*B. cinerea*
	Плоды	–			
Lathyrus sativus L.	Плоды	–	20–30	сп	*B. cinerea*
L. vernus (L.)Bernh.	Плоды	–	10–17	сп	*B. cinerea*
Pisum sativum L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Плоды	–		сп	
	Листья	+	10–35	сп	
V. faba L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Листья	+	5–20	сп	*B. fabae*
	Плоды	+	25–35	сп	*B. cinerea*
Сем. GERANIACEAE					
Geranium sylvaticum L.	Плоды	–	5–10	сп	*B. cinerea*
Erodium cicutarium L"Herit.	Плоды	–	5–10	сп	*B. cinerea*
Сем. MYRTACEA					
Myrtus communis	Листья	–	3–5	сп	*B. cinerea*
Сем. GESNERIACEAE					
Streptocarpus hybr.	Листья	–	3–5	сп	*B. cinerea*

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Сем. MARANTACEAE					
Maranta leuconeura	Листья	–	1–4	сп	*B. cinerea*
Сем. CELASTRACEAE					
Euonymus verrucosa Scop.	Плоды	–	2–7	сп	*B. cinerea*
Сем. ACERACEAE					
Acer platanoides L.	Плоды	–	20–40	сп	
Сем. ELAEAGNACEAE					
Hippophae rhamnoides L.	Плоды	–	Единично	сп	*B. cinerea*
Сем. VITACEAE					
Vitis amurensis Rupr.	Плоды	–	10–40	сп	*B. cinerea*
Сем. BALSAMINACEAE					
Impatiens noli-tangere L.	Листья	+	20–30	сп	*B. cinerea*
Сем. TILIACEAE					
Tilia cordata Mill.	Листья	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. MALVACEAE					
Malva sylvestris L.	Цветки	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Сем. HYPERICACEAE					
Hypericum perforatum L.	Цветки	–	10–20	сп	*B. cinerea*
Сем. VIOLACEAE					
Viola tricolor L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Плоды	–	10–20	сп	
Сем. ONAGRACEAE					
Chamaerion angustifolium (L.)Scop.	Плоды	–	1–7	сп	*B. cinerea*
Сем. UMBELLIFERAE					
Aegopodium podagraria L.	Стебель	–	1–5	ск	*B. cinerea*
Daucus sativus (Hoffm.) Roehl.	Корнеплод, хранение	+	3–15	сп,ск	*B. cinerea*
Сем. PYROLACEAE					
Pyrola media Sw.	Цветоносы	–	2–5	ск	*B. cinerea*
Сем. ERICACEAE					
Rhodendron sinsii	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Vaccinium myrtillus L.	Плоды	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Сем. PRIMULACEAE					
Primula veris Lehm	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	Цветки	–		сп	
	Стебель	+	20–50	сп	*B. cinerea*
Trientalis europea L.	Цветки	+	5–15	сп	*B. cinerea*

Продолжение табл. 1

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Сем. OLEACEAE					
Philadelphus coronarius	Цветки	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Syringa vulgaris L.	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. MENYANTHACEAE					
Menyanthes trifolia L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Плоды	–	1–10	сп	
Сем CONVOLVULACEAE					
Calystegia sepium (L.) R. Br.	Плоды	–	25–40	сп	*B. cinerea*
Ipomea purpurea L.	Плоды	–	15–30	сп ск	*B. cinerea*
	Стебель				
Сем. POLYMONIACEAE					
Phlox hybrida	Цветки	–	5–30	сп	*B. cinerea*
Сем. BORAGINACEA					
Pulmonaria obscura Dum.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Myosotis palustris L.	Цветки	–	2–10	сп	*B. cinerea*
Сем. LABIATAE					
Ajuga reptans L.	Цветки	–	1–3	сп	*B. cinerea*
Lamium album L.	Цветки	–	1–3	сп	*B. cinerea*
Mentha arvensis L.	Цветки	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Сем. SOLANACEAE					
Petunia hybrida	Листья	–	7–15	сп	*B. cinerea*
Solanum tuberosum L.	Цветки	–	10–15	сп	*B. cinerea*
	Листья с фитофторой	–	2–7	сп	
S. lycopersicum L.	Цветки	–	5–7	сп	*B. cinerea*
	Листья	–	2–5	сп	
	Стебель	–	1–2	сп	
	Плоды	–	15–40	сп	
S. melangena hybr.	Плоды, хранение	–	10–25	сп	
Physalis hybrida	Плоды	+	10–15	сп ск	*B. cinerea*
Capsicum annuum L. hybr	Цветки, плоды, теплица	– –	10–25	сп	*B. cinerea*
Сем. SCROPHULARIACEAE					
Verbascum thapsus L.	Цветки	–	10–20	сп	*B. cinerea*
Linaria vulgaris Mill.	Цветки	–	5–7	сп	*B. cinerea*
Digitalis purpurea L.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Сем. RUBIACEAE					
Gardenia jasminoides Ellis	Цветки	–	1– 3	сп	*B. cinerea*

Продолжение табл. 1

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Сем. DIPSACACEAE					
Scabiosa hybr.	Цветки	–	5–7	сп	*B. cinerea*
Knautia arvensis (L.) Coult.	Цветки	–	5–10	сп	*B. cinerea*
Сем. CAPRYOPHYLLACEAE					
Symphoricarpus racemosa Mchx.	Плоды	–	15–35	сп	*B. cinerea*
Sambuscus racemosa L.	Плоды	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Viburnum opulis L.	Плоды	–	1–5	сп	*B. cinerea*
Lonicera tatarica L.	Плоды	–	5–10	сп.	*B. cinerea*
Сем. CUCURBITACEAE					
Cucumis sativus L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Плоды	–	10–25	сп	
Cucurbita pepo L.	Цветки		3–7	сп	*B. cinerea*
	Плоды	–	5–10	сп	
Cucurbita pepo var. montina	Цветки, плоды	+	20–30	сп	*B. cinerea*
Cucurbita pepo var. patisson	Цветки, плоды	+	25–35	сп	*B. cinerea*
Сем. CAMPANULACEAE					
Campanula glomerata L.	Цветки	–	10–20	сп	*B. cinerea*
C. latifolia L.	Цветки	–	10–20	сп	*B. cinerea*
C. persicifolia L.	Цветки	–	15–25	сп	*B. cinerea*
Сем. COMPOSITAE					
Aster hybr.	Цветки	–	15–20	сп	*B. cinerea*
Bellis perennis L.	Цветки	–	10–20	сп	*B. cinerea*
Tussilago forfara L.	Цветки	–	2–10	сп	*B. cinerea*
Senecio vulgaris L.	Цветки	–	25–45	сп	*B. cinerea*
Solidago virga aurea L.	Плоды	+	20–35	сп	*B. cinerea*
Cirsium arvense (L.) Scop.	Цветки	+	20–40	сп	*B. cinerea*
Inula sp.	Цветки	–	3–10	сп	*B. cinerea*
Centaurea jacea L.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Ligularia sibirica (L.) Cass.	Цветки	–	2–5	сп	*B. cinerea*
Leontodon autumnalis L.	Цветки	–	1–3	сп	*B. cinerea*
Sonchus arvensis L.	Цветки	–	20–30	сп	*B. cinerea*
Lactuca sativa L.	Цветки	+	25–40	сп	*B. cinerea*
	Плоды	+	30–45	сп	
	Листья	+	15–20	сп	
Taraxacum officinale	Цветки	–	15–25	сп	*B. cinerea*
Galisoga parviflora Cav. Wigg.	Цветки	–	5–7	сп	*B. cinerea*
	Семена	–		сп	

Окончание табл. 1

Вид растения	Поражаемые органы растений	Ежегодно (+), частота встречаемости, (%)		Стадия развития гриба на хозяине	Вид возбудителя
Rudbeckia hybr.	Цветки	+	10–30	сп	*B. cinerea*
Helianthus annuus L.	Корзинки	+	7–20	сп	*B. cinerea*
Dahlia pinnata Cav.	Цветки	–	5–10	сп	*B. cinerea*
	Листья	–			
Callistephus chinensis (L.) Nees	Цветки	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Cichorium intybus L.	Цветки	–	5–15	сп	*B. cinerea*
Zinnia elegans Jacq.	Цветки	+	15–45	сп	*B. cinerea*
	Листья	+	5–20	сп	
Tagetes patula L.	Цветки	+	10–25	сп	*B. cinerea*
Telekia speciosa (Schreb.) Baumg.	Цветки	–	1–3	сп	*B. cinerea*
	Стебель	–			
Chrysanthemum hybrida	Цветки	–	15–35	сп	*B. cinerea*
Calendula officinalis L.	Цветки	–		сп	*B. cinerea*
	Плоды	–	10–20	сп	
Leontodon autumnalis L.	Цветки	–	3–5	сп	*B. cinerea*
Cosmos bipinnatus Cav.	Плоды	–	5–7	сп	*B. cinerea*
Coreopsis tinctora Nutt.	Плоды	–	3–10	сп	*B. cinerea*
Artemisia dracunculus L.	Стебель	–	Редко	сп	*B. cinerea*
Сем. TROPAEOLACEAE					
Tropaeolum hybrida	Цветки	+	10–20	сп	*B. cinerea*
	Плоды	+	5–10	сп	
	Стебли	–		сп	

Примечание. (+) – ежегодное проявление заболевания; (–)– заболевание проявляется лишь в благоприятные для развития патогена годы; сп – спороношение; ск – склероции.

В естественных условиях при формировании спороношения на субстратах выделенные изоляты с семян клена, пустул ржавчины на копытне представлены в чистой культуре склероциальными формами со слаборазвитым воздушным мицелием, а с томатов, огурцов, перца, цикламена, черенков роз, бегонии и т. д., растущих в теплицах или оранжереях, – обильно спорулирующими, с хорошо развитым воздушным мицелием и без склероциев. Аналогичное явление установлено у *B. cinerea* при поражении дикорастущей и культурной земляники, у которых зафиксированы различия между выборками штаммов с промышленной плантации, дачных участков и дикорастущего вида по комплексу признаков, в том числе и образованию

склероциев. Популяция с промышленной плантации оказывается наиболее однообразной по многим признакам и изолированной от других (Пантелеймонова, Дьяков, 1985).

У ряда штаммов уже при первом пассаже (а у других в последующих пересевах) могут выщепляться в колонии аспорогенные участки мицелия, сектора с обильным спороношением или склероциями. В данном случае проявляется секторальный или островной тип изменчивости по Гойману (1954). Отсев гриба из этих участков и последующие пассажи на среду показывают долговременное сохранение у них этих культуральных признаков. Однако при изменении условий культивирования, например, временного помещения в условия низких температур (5–15 °С), высокой влажности (90–95%), у этих клонов может происходить изменение интенсивности образования воздушного мицелия, склероциев и спороношения. В отличие от них *B. carnea* не образует склероциев как на средах, так и растительных остатках подсолнечника. Не образуя склероциев на средах, *B. allii* формирует их на луковицах хозяина. Для штаммов *B. tulipae, B. convallaria, Botrytis sp.* с майника двулистного характерно преобладание в чистой культуре склероциальных форм, практически лишенных воздушного мицелия, со скудным спороношением. На самих же растениях у данных патогенов доминирующей морфологической структурой является спороношение. Для *Botrytis sp.*, развивающегося на ирисе водяном, и *B. paeoniae* характерно наличие промежуточной культурально-морфологической группы штаммов и формирование на самом растении спороношения и склероциев.

Сопоставление частот появления указанных морфологических структур, наблюдаемых в природе на растениях и в чистых культурах, выделенных с соответствующих хозяев, показало, что характер образования их в природных условиях на растениях отличается от наблюдаемого при выращивании на питательной среде. Массовое образование склероциев в чистой культуре сопровождается снижением интенсивности развития воздушного мицелия и спороношения. Спорулирующие и промежуточные группы штаммов, выявленные как в чистой культуре, так и на формирующем эти морфологические структуры растении-хозяине, способны вызывать полициклический характер развития серой гнили и являются типичными r-стратегами. Соотношение вегетативных и покоящихся морфологических структур, формируемых разными специализированными видами *Botrytis* и клонами *B. cinerea,* отражает в известной мере разную направленность стратегии r- и K-отборов в их жизненных циклах, происходящую в естественных ценозах и агросистемах. В таких условиях в популяции

возможно наличие разных типов особей (Креславский, 1984). Одни отличаются высокой степенью адаптации, но подвержены риску вымирания при смене условий обитания, другие – низкой степенью приспособленности к определенным условиям, но могут сохранять жизнеспособность при изменении параметров эколого-трофической ниши. Вероятно, и у видов *Botrytis* вирулентные и агрессивные штаммы быстрее элиминируются, и в популяции накапливаются клоны с пониженной паразитической активностью, сохраняющие черты, присущие К-стратегам.

В регуляции образования морфологических структур и реализации возможностей генома, а также отборе отдельных форм гриба определенную роль, вероятно, играет биохимический состав растений и соотношение питательных веществ в субстрате. Это может указывать на различия в восприимчивости отдельных видов хозяев, условий вегетационных сезонов, а также микроклимата в каждом конкретном месте произрастания растения. Синтез и накопление биологических веществ в разных органах варьируют в зависимости от фаз развития растений и условий произрастания их популяций (Ваяндина, 1995; Храмова, 1997). Неодинаковый вклад генеративного и вегетативного размножения растений-хозяев влияет и на динамику генетического состава их популяций (Понерт, 1979). Разная степень устойчивости клонов хозяев в разных экотопах к возбудителям серой гнили выявлена нами у ландыша, майника и ряда других видов растений.

При искусственном заражении листьев земляники, пеларгонии зональной, лепестков яблони, плодов земляники, семян ясеня и клена темнопигментированными штаммами *B. cinerea* освоение ими этих субстратов идет медленнее, чем при заражении светлоокрашенными штаммами. На субстратах штаммы формируют мелкие (1–1,5 мм) склероции. На сусло-агаре их размеры достигают 5–7 мм. Реизоляция патогена из искусственно зараженных живых листьев растений показала, что из пораженной грибом растительной ткани выделяются изоляты с различными культуральными признаками. Из листьев, зараженных темнопигментированным слабо спороносящим штаммом, удавалось выделить как исходные формы, так и обильно спорулирующие изоляты. При заражении мертвых тканей (лепестков яблони) или находящихся в покое семян подобных эффектов не наблюдалось. Отсутствие возможности продуцировать метаболиты при ответных реакциях в этих случаях, вероятно, не приводит к резкой дифференциации клонов, находящихся в споровой суспензии. Однако фенольные вещества, а у семян высокое содержание абсцизовой кислоты и ряда других биологически активных веществ, как, например у клена

(Николаева, 1967), возможно, определяют отбор склероциальных (в чистой культуре) клонов *B. cinerea*. Помещение образцов пораженных растений во влажные камеры показало, что влажность в значительной мере влияет на развитие морфологических структур. На мумифицированных плодах в условиях относительно высокой влажности наряду с конидиальным спороношением наблюдалось образование воздушного мицелия и склероциев *B. cinerea*. Это свидетельствует о сохранении у грибов скрытой способности к формированию разных морфологических структур при изменении условий среды. Выделение и анализ изолятов с цветоносов и листьев у перезимовавшей земляники, из подстилки лиственных и хвойных пород показали, что подавляющее большинство их относится к пигментированной группе. Пониженное спорообразование на растении и в чистой культуре у них компенсируется резистентностью к фунгицидам, длительным сохранением склероциев в почве и растительных остатках (Чикин, Лихачев, 1998, 2002).

В условиях Московской области развитие видов *Botrytis* происходит только в анаморфной стадии. Телиоморфная стадия *Botrytis*, относимая к роду *Botryotinia*, в природе формируется редко. У *B. cinerea* ее развитие в основном отмечают на винограде, а у ряда видов она получена только экспериментальным путем (Hennebert, Groves, 1963; Кублицкая, Рябцева, 1968; Ванев, 1974; Faretra, Pollastro, 1991; Wu, Lu, 1991). Проведенные исследования в Московской области показали, что при поражении определенных хозяев у *B. cinerea* может происходить изменение цикла развития патогена. При этом наблюдается замена «покоящейся» стадии (настоящих склероциев) другой морфологической структурой – мицелием. В некротических пятнах листьев вечнозеленого зеленчука желтого *(Galeobdolon luteum* Huds.), на опавших листьях клена, мумифицированных плодах дикорастущих видов земляники, малины, черники, рябины патоген сохраняется в виде мицелия. Выпадение склероциев из цикла развития и резкое снижение функционирования микроконидий влекут за собой потерю возможности формирования половой стадии.

Исследование вариабельности культур путем использования моноспорового анализа соотношения КМТ (по 30 штаммов от каждого изолята) у специализированных видов *Botrytis* показало, что она составляет 2 –5%. Данный показатель у штаммов *B. cinerea* в зависимости от хозяина и региона варьирует от 8 до 32% . У *B. cinerea* в отличие от более стабильных специализированных видов отмечено разное соотношение КМТ моноспоровых штаммов, полученных от разных изолятов (табл. 2).

Таблица 2

Культуральный тип и вариабельность изолятов видов рода *Botrytis*, выделенных из разных субстратов

Вид гриба. Растение-хозяин	Регион	Субстрат	Исходный культуральный тип	Вариабельность (%)
B. cinerea *Asarum europeum L.*	Московская обл.	Пустулы ржавчины	ск	15
Calendula officinalis L.	–	Семена	мс	17
Caragana arborescens L.	–	Плоды	пр	15
Convallaria majalis L.	–	Листья	ск	3
Corylus avellana L.	–	Плоды	пр	10
Evonymus verrucosa L.	–	Семена	пр	10
Fragaria ananassa L.	–	Плоды	мс	18
Fragaria vesca L.	–	Плоды	пр	15
Geranium silvaticum L.	–	Семена	пр	12
Helianthus annuus L.	–	Корзинка	сп	19
Hemerocallus fulva L.	–	Цветы	мс	15
Humulus lupulus L.	–	Плоды	пр	19
Lupinus angustifolius L.	–	Плоды	пр	12
Padus racemosa L.	–	Плоды	пр	9
Petunia hybrida	–	Цветы	сп	9
Ranunculus arcis L.	–	Плоды	пр	10
Rosa hybrida	Теплица	Черенки	сп	18
R. hybrida	Крым	Цветы	сп	32
Rubus hybrida	Московская обл.	Плоды	пр	23
Rubus idaeus L.	–	Плоды	пр	19
Senecio vulgaris L.	–	Корзинка	мс	18
Seringa vulgaris L.	–	Цветы	пр	10
Solanum tuberosum L.	–	Цветы	мс	10
Sorbus aucuparia L.	–	Плоды	мс	18
Tagetes patula L.	–	Цветы	пр	17
Vicea faba L.	–	Плоды	мс	8
Vitis vinifera L.	Молдавия	Плоды	мс	12
B. tulipae *Tulipa hybr.*	Московская обл.	Листья	ск	2
B. paeoniae *Paeonia hybr.*	–	Листья	мс	5
Botrytis sp. *Majanthemium bofilium L.*	–	Листья	ск	2
B. covallariae *Convalliria majalis L.*	–	Листья	ск	2
B. allii *Allium cepa L.*	–	Луковица	сп	2

Примечание. мс – мицелиально-спорулирующий; ск –склероциальный; сп – спорулирующий; пр –промежуточный.

Это подтверждает положение о снижении полиморфности признаков у клонов грибов, существующих и развивающихся долгое время в условиях одной и той же эколого-трофической ниши. При этом выявленная гетерогенная несовместимость между изолятами и моноспоровыми штаммами *Botrytis* прекращает образование гетерокарионов у штаммов, адаптированных к определенным хозяевам, скорее всего, и генетически разных. На ежегодно поражаемых дикорастущих хозяевах (реципиентах) формируются субпопуляции видов и форм *Botrytis,* частично или полностью изолированные за счет вегетативной несовместимости (табл. 3). Возникающие временные группировки *B. cinerea* на других растениях в условиях симпатрического существования вида выполняют роль краевых популяций, осуществляющих экспансию и освоение новых трофических ниш.

Таблица 3

Проявление реакций вегетативной совместимости при сращивании культур видов рода *Botrytis*

Варианты сращивания	Число пар	Типы реакций (%)							
		Барраж (А)	Бордюр (Б)	Ограничение роста	Смешанный тип		Валик	Спороношение	Проникновение
					А	Б			
B. cinerea									
1	600	17,3	24,6	15,6	9,5	3,5	11,1	6,3	12,3
2	373	6,9	13,9	13,9	15,2	5,6	17,9	6,4	19,8
3	278	1,0	11,5	16,5	12,5	7,1	15,1	13,6	22,3
B. tulipae									
1	19	–	–	15,7	–	–	21,0	52,6	–
2	56	–	–	30,3	–	–	21,0	52,6	16,0
3	36	–	–	36,1	–	–	11,1	27,7	25,0
B. allii									
1	15	–	–	2,0	–	–	8,0	25,0	75,0
2	36	–	–	7,0	–	–	12,2	11,8	69,0
3	30	–	2,0	5,7	–	–	–	2,0	82,3
B. carnea									
1	27	–	–	11,1	–	–	7,4	–	81,4
2	39	–	7,6	15,3	5,1	2,5	66,6	–	20,5
3	49	–	2,0	12,2	8,1	4,0	26,5	–	24,4

Примечание. Варианты сращивания культур одного вида: 1 – изолят + изолят другого происхождения; 2 – изолят + моноспоровый штамм, полученный из изолята другого происхождения; 3 – моноспоровые штаммы от разных изолятов; смешанный тип – проявление вегетативной несовместимости типа А или Б с одновременным образованием анастомозов воздушным мицелием (валик).

При этом даже неполная изоляция снижает вероятность образования гетерокарионов с мигрантами и повышает адаптацию местных форм к определенному хозяину. Если возникают гетерокарионы между ними, то их специализация по отношению к разным видам хозяев снижается. Это положение подтверждается исследованием патогенности (вирулентности) выборки штаммов *B. cinerea*, выделенных с одного хозяина (культурной земляники), по отношению к ряду других растений. Она распадается на несколько групп по этому признаку (Лихачев и др., 2000). При искусственном заражении изолированных листьев ландыша майского, майника двулистного, пиона и тюльпана разными видами *Botrytis* выявленной минимальной концентрацией спор (50 конидий в 0,01мл) установлен более высокий уровень специализации к растению-хозяину у специализированного вида *B. convallariae* по сравнению с *B. cinerea*, паразитирующим на том же ландыше. В целом отмечена большая степень специализации видов *Botrytis* в отношении основного растения-хозяина по сравнению со штаммами *B. cinerea*, которые могут быть выделены из того же хозяина в природе. Адаптация специализированных видов к поражению своего основного хозяина проявляется и в изменении спектров фенолоксидазы, неспецифической эстеразы по сравнению с *B. cinerea* (Лихачев и др., 2001). Высокая активность глицериноксидазы свойственна только *B. tulipae* и *B. allii* (Куплетская, Лихачев, 1996). Это свидетельствует о расхождении фитопатогенных видов и форм *Botrytis* при симпатрическом их существовании в зависимости от эколого-трофической ниши двумя путями: возникновение у одной части более узкой специализации (кладогенез) по отношению к некоторым видам растений и у другой – сохранение общей паразитической активности (анагенез) к широкому кругу хозяев. Такому отбору у *Botrytis* в природе способствуют виды хозяев, которым в естественных ценозах свойственно вегетативное размножение, формирующих гомеостатические ценопопуляции с выровненным по устойчивости фоном для патогена, а в агросистемах – площади, занятые одним видом или сортом.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ.

ЛИТЕРАТУРА

Ванев С. Сумчатая стадия гриба *Botrytis cinerea* Pers. в Болгарии // Матер. 1 Междунар. симпоз. по борьбе с серой гнилью. Кишинев, 1974. С. 158–160.

Ваяндина И. В. Содержание биологически активных веществ у культивируемого зверобоя продырявленного: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 14 с.

Ведерников Н. М., Федорова Н. С. Защита сеянцев хвойных и лиственных пород в теплицах с полиэтиленовым покрытием // Всесоюз. науч.-практ. конф. «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов». 1991. Ч. 1. С. 180–181.

Гойман Э. Инфекционные болезни растений. М.; Л., 1954. 221 с.

Драчков В. Н., Тырышкина В. А. Серая плесень в питомниках и теплицах // Лесное хоз-во. 1983. № 3. С. 55–57.

Жуков А. М. Патогенные грибы Алтая и лесов южного Приобья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1982. 52 с.

Кизикелашвили О. Г. Корневые гнили сеянцев сосны пицундской и меры борьбы // Лесное хоз-во. 1990. № 1. С. 51.

Креславский А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости // Бюл. МОИП. 1984. Вып. 89. С. 50–63.

Крутов В. И., Минкевич И. И., Горбунова В. Н. Грибные болезни (микозы) деревьев и кустарников. Петрозаводск, 1998. 88 с.

Кублицкая М. А., Рябцева Н. А. Сумчатая стадия гриба *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr. на винограде // Микол. и фитопатол. 1968. Т. 2, вып. 1. С. 41.

Куплетская М. Б. Глицериноксидазная активность грибов рода *Botrytis* Micheli // Микол. и фитопатол. 1996. Т. 30, вып. 56. С. 55–57.

Лихачев А. Н., Инсарова И. И , Шарикадзе О. Г. Изозимы полифенолоксидазы и эстеразы *Botrytis convallariae* (Kleb.) Ondrej в сравнении с другими видами рода *Botrytis* Micheli // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2001. № 2. С. 49–53.

Лихачев А. Н, Шарикадзе О. Г., Чикин Ю. А., Лекомцева С. Н. Патогенность видов и штаммов грибов рода *Botrytis* Micheli (*Deuteromycota, Hyphomycetales*), выделенных с различных растений-хозяев // Микол. и фитопатол. 2000. Т. 34, вып. 5. С. 60–67.

Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. М., 1967.

Пантелеймонова Т. И., Дьяков Ю. Т. Сравнительное изучение серой гнили земляники *Botrytis cinerea* Pers. в Подмосковье // Бюл. МОИП. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 93–103.

Понерт Й. Механизмы микроэволюции покрытосеменных растений (*Magnoliophyta*), их экологические аспекты: Автореф. дис. .... д-ра биол. наук. М., 1979. 45 с.

Семенкова И. Г., Соколова Э. С. Лесная фитопатология. М., 1992.

Степанова О. А. Грибы на порубочных остатках в еловых лесах Ленингр. обл. // Микол. и фитопатол. 1973. Т. 7, вып. 5. С. 386–391. 352 с.

Храмова Е. П. Особенности накопления флавоноидов у *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz при интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1997. 15 с.

Чикин Ю. А., Лихачев А. Н. Стратегия выживания клонов *Botrytis cinerea* Pers.: Fr. в условиях агроценоза // Сб. трудов Междунар. конф., посвященной

80-летию каф. микологии и альгологии МГУ и 90-летию со дня рождения М. В. Горленко. Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. М., 1998. С. 93–94.

Чикин Ю. А., Лихачев А. Н. Адаптация грибов рода *Botrytis* к фунгицидам // Современная микология в России. М., 2002. С. 224–225.

Щепотьев Ф. Л., Рихтер А. А., Павленко Ф. А., Молотков П. И. и др. Орехоплодовые лесные культуры. М., 1978. 256 с.

Faretra F., Pollastro S. Genetic basis of resistance to benzimidazole and dicarboximide fungicides *Botryotinia Fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) // Mycological Research. 1991. Vol. 95. P. 943–951.

Hansen H. N., Smith R. E. The mechanism of variation in imperfect fungi: *Botrytis cinerea* // Phytopathology. 1932. Vol. 22. N 12. P. 953–964.

Hansen H. N., Smith R. E. The dual phenomenon in imperfekt fung Mycologia. 1938. Vol. 30. N 4. P. 442–455.

Hennebert G. L., Groves J. W. Three new species of *Botryotinia* on Ranunculacea // Can. J. Bot. 1963. N. 41. P. 341–370.

Wu T. - H, Lu J. -Y. A new species of *Botryotinia* – the teleomorph of *Botrytis fabae* Sardina // Acta Mycologica Sinoca. 1991. 10(1). P. 27–30.

Базовые таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов

В. А. Мухин, Н. В. Ушакова

В настоящее время нет необходимости доказывать, что ксилотрофные, или дереворазрушающие грибы, в особенности базидиомицетные, являются наряду с древесными растениями важнейшими компонентами лесных экосистем. Однако если изучению структуры древесного яруса посвящено огромное количество работ, то структуре сообществ ксилотрофных грибов – единичные работы. Микологические исследования ориентированы преимущественно на изучение биологического разнообразия грибов и закономерностей их пространственного распределения. Вместе с тем материалы этих работ позволяют выяснить и особенности систематической структуры грибных сообществ.

Таксономическая структура лесных микоценозов, состав надвидовых таксонов и распределение между ними видов представляют собой одну из важных и устойчивых характеристик грибных сообществ. По отношению к ксилотрофным базидиомицетам она определяется отбором видов на формационном, зонально-географическом, биотопическом или внутриландшафтном и ценотическом уровнях (Мухин, 1993). Поэтому таксономическая структура сообществ ксилотрофных базидиомицетов является, строго говоря, экологической характеристикой, отражающей ландшафтные, климатические условия, а в современный период и антропогенные нагрузки на лесные экосистемы. В силу этого изучение таксономической структуры следует рассматривать в качестве одного из приоритетных направлений микоэкологических и микогеографических работ. Однако прогресс в этой области сдерживается неразработанностью методов анализа таксономической структуры микоценозов. На наш взгляд, одним из решений в этой ситуации могла бы стать разработка базовых таксономических спектров и использование их в качестве микоэкологических и микогеографических эталонов.

Принципы и методы базовых таксономических спектров

Базовые таксономические спектры для их использования в качестве микологических эталонов должны разрабатываться по определенным принципам и методам. Поэтому необходимо рассмотреть

основные вопросы, связанные с созданием и анализом таксономических спектров, а также с интерпретацией полученных данных.

Одним из первых вопросов, возникающих при работе с таксономическими спектрами, является выбор базовой классификации грибов. В силу того, что единой и общепризнанной системы базидиальных грибов в настоящее время нет, ее выбор во многом является субъективным, однако она должна, как минимум, отражать современный уровень достижений в области микологической систематики. На наш взгляд, наиболее разработанной и удобной для названных целей является система грибов, принятая в Nordic Macromycetes (1992, 1997). Именно она и положена в основу базовых таксономических спектров, рассматриваемых в этой работе.

Таксономические спектры могут быть построены на основе систематических групп различного ранга, что определяется конкретными задачами исследований. В большинстве случаев, как мы считаем, необходимыми и достаточными являются таксономические спектры трех уровней: родовые, семейственные, порядковые, которые могут быть созданы как в целом для ксилотрофных базидиомицетов, так и для их отдельных групп, например трутовых, кортициоидных.

В идеале таксономические спектры должны представлять собой полный перечень надвидовых таксонов определенного ранга с распределением между ними видов. Однако в силу большого числа таксономических групп работать с такими длинными спектрами затруднительно. В качестве примера можно привести таксономические спектры (на уровне порядков и семейств) ксилотрофных базидиомицетов западносибирского южнотаежного климатипа (рис. 1).

Значительно проще работать только с головными участками спектров, причем отечественными флористами широко используется обычно десять наиболее крупных семейств (Толмачев, 1974; Шмидт, 1984). Систематические группы головных участков таксономических спектров включают большую часть видов исследуемой микобиоты и, по сути, являются репрезентативными группами (табл. 1).

Головные участки таксономических спектров ксилотрофных базидиомицетов по своим качественным и количественным характеристикам специфичны (рис. 2) и могут быть использованы для характеристики таксономической структуры микобиот.

Однако при всей кажущейся на первый взгляд простоте их выделения здесь также возникает ряд вопросов методического характера. Во-первых, качественный и количественный состав головных участков спектров сильно варьирует. Во-вторых, систематические группы часто затруднительно ранжировать из-за равного их объема,

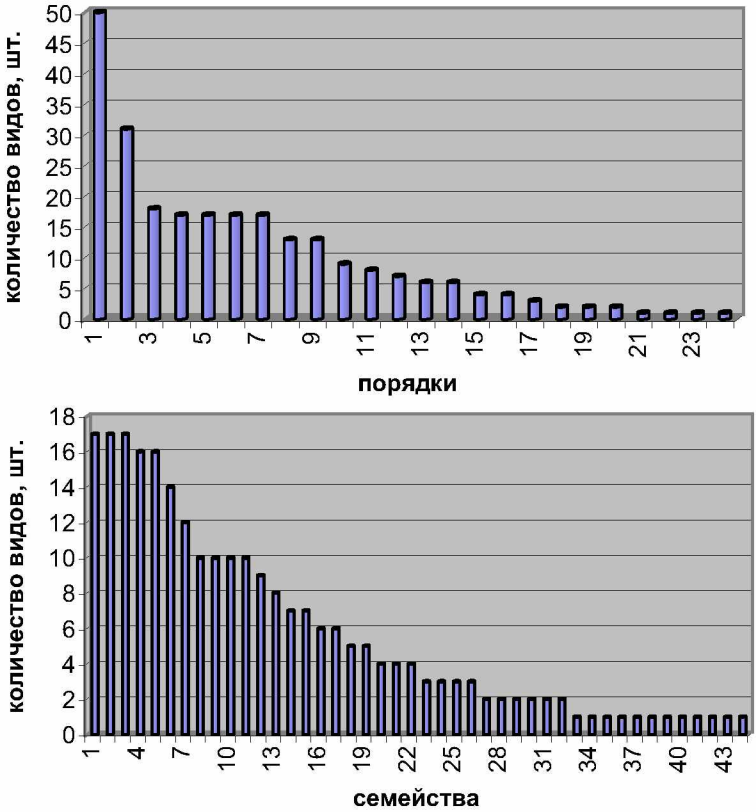


Рис. 1. **Таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов южнотаежных лесов Западной Сибири**

оцениваемого по числу видов в их составе. Решение этих вопросов возможно за счет определенной стандартизации методов выделения ведущих таксонов.

Прежде всего можно унифицировать перечень ведущих систематических групп, положив в его основу таковые головного участка таксономического спектра ксилотрофных базидиомицетов бореальной области. Как показывают материалы табл. 2, 3, качественный состав семейств и порядков головных участков спектров ксилотрофных базидиомицетов западносибирского сектора бореальной микобиоты и ее основных широтных климатипов в целом совпадают.

Таблица 1

Доля видов ведущих порядков и семейств в таксономических спектрах ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири, %

Климатип	Порядки	Семейства
Лесотундровый	82,5	72,5
Северотаежный	76,5	69,9
Среднетаежный	91,3	73,1
Южнотаежный	90,2	70,9
Подтаежный	72,3	75,9
Лесостепной	87,8	72,5
Западная Сибирь в целом	84,8	76,0

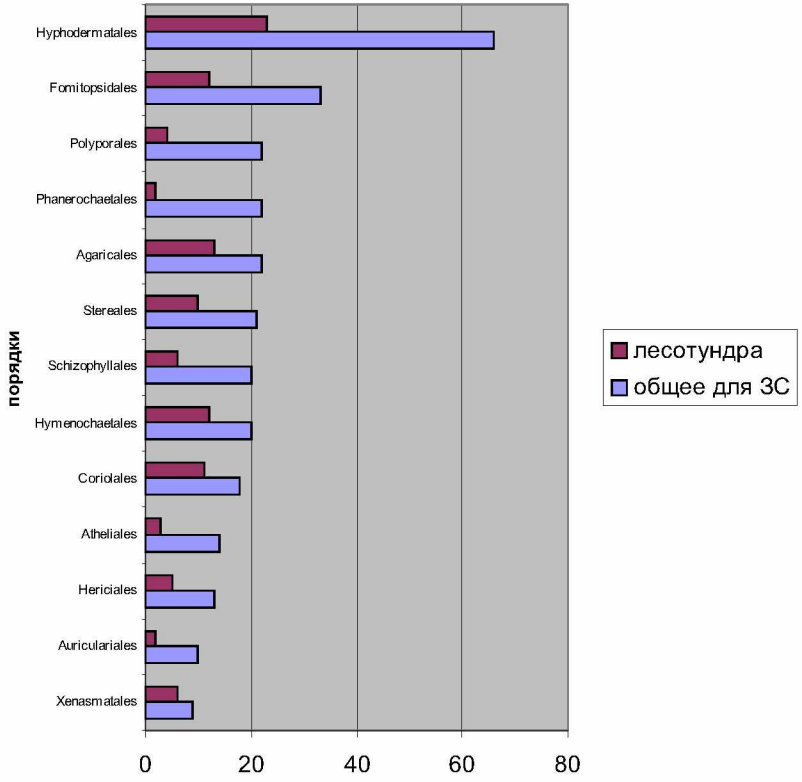


Рис. 2. **Головные участки таксономических спектров западносибирского сектора бореальной области микобиоты и лесотундрового климатипа**

Таблица 2

Семейства первых десяти рангов ксилотрофных базидиомицетов западносибирского сектора бореальной области и широтных климатипов

Семейства	Видов, шт.						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Chaetoporellaceae	22	7	11	11	16	15	5
Polyporaceae	22	4	8	14	17	14	12
Schizophyllaceae	20	6	8	11	17	11	8
Phaeolaceae	19	3	8	15	17	8	2
Peniophoraceae	18	8	13	12	10	5	10
Coriolaceae	17	10	14	16	16	10	10
Fomitopsidaceae	14	9	12	12	14	13	9
Hyphodermataceae	14	6	6	6	9	7	7
Steccherinaceae	14	5	6	7	12	10	7
Atheliaceae	13	3	4	5	6	4	3
Bjerkanderaceae	13	5	3	7	10	3	7
Phanerochaetaceae	13	2	6	8	10	7	6
Phellinaceae	12	8	9	10	10	9	5
Strophariaceae	11	4	4	5	5	3	5
Tricholomataceae	11	9	8	9	8	4	1
Exidiaceae	9	6	7	9	7	3	2
Gloeocystidiellaceae	9	3	2	6	5	5	3
Rigidoporaceae	9	–	1	5	7	3	1
Coniophoraceae	6	2	5	7	6	3	3

Примечание. I – западносибирский сектор; II – лесотундровый; III – северотаежный; IV – среднетаежный; V – южнотаежный; VI – подтаежный; VII – лесостепной. Жирным шрифтом выделены семейства, не входящие в число ведущих.

Единственное исключение составляют порядок *Boletales* и семейство *Coniophoraceae*, отсутствующие в головном участке таксономического спектра западносибирского сектора, но появляющиеся в составе ведущих систематических групп среднетаежного и южнотаежного климатипов. С учетом этого к ведущим для западносибирского сектора микобиоты и широтных климатипов относятся 19 семейств: *Chaetoporellaceae, Polyporaceae, Schizophyllaceae, Phaeolaceae, Peniophoraceae, Coriolaceae, Fomitopsidaceae, Hyphodermataceae, Steccherinaceae, Atheliaceae, Bjerkanderaceae, Phanerochaetaceae, Phellinaceae, Strophariaceae, Tricholomataceae, Exidiaceae, Gloeocystidiellaceae, Rigidoporaceae, Coniophoraceae.*

Аналогичную группу образуют и 14 порядков: *Hyphodermatales, Fomitopsidales, Agaricales, Phanerochaetales, Polyporales, Stereales, Hymenochaetales, Schizophyllales, Coriolales, Atheliales, Hericiales, Auriculariales, Xenasmatales, Boletales.*

Таблица 3

Порядки первых десяти рангов ксилотрофных базидиомицетов западносибирского сектора бореальной области и широтных климатипов

Порядки	Видов, шт.						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Hyphodermatales	66	23	26	33	50	36	27
Fomitopsidales	33	12	20	27	31	21	11
Agaricales	22	13	12	14	13	7	6
Phanerochaetales	22	2	7	13	17	10	7
Polyporales	22	4	8	14	17	14	12
Stereales	21	10	14	14	13	6	12
Hymenochaetales	20	12	16	16	18	14	7
Schizophyllales	20	6	8	11	17	11	8
Coriolales	18	11	15	17	17	11	11
Atheliales	14	3	4	5	6	5	3
Hericiales	13	5	4	10	9	6	5
Auriculariales	10	6	7	9	8	3	2
Xenasmatales	9	2	1	4	6	3	5
Boletales	8	2	5	8	7	3	3

Примечание. I – западносибирский сектор; II – лесотундровый; III – северотаежный; IV – среднетаежный; V – южнотаежный; VI – подтаежный; VII – лесостепной. Жирным шрифтом выделены порядки, не входящие в число ведущих.

Методы ранжирования ведущих систематических групп имеют несколько вариантов. На наш взгляд, лучшим из них является следующий. При равенстве таксонов по числу видов им присваивается одинаковый ранг: 1 – для самых крупных и 10 – для самых мелких систематических групп головных частей анализируемых спектров. Количество выделяемых таким образом ведущих таксонов будет далеко не всегда равняться десяти. Например, в таксономическом спектре западносибирского сектора к таксонам первых десяти рангов относятся 13 порядков и 18 семейств – полночленные спектры (табл. 2, 3). Кроме того, довольно обычна и ситуация, когда в головных частях таксономических спектров невозможно выделить систематические группы всех десяти рангов – неполночленные спектры, ситуация характерна при работе с систематическими группами высокого ранга (табл. 3).

При ранжировании головных частей таксономических спектров можно руководствоваться следующими правилами. Во-первых, к головным частям таксономических спектров относятся систематические группы первых десяти рангов, включающие не менее 70% видов анализируемых микобиот.

Во-вторых, к головным участкам спектров относятся систематические группы, в составе которых не менее 5 видов. В противном случае к числу ведущих систематических групп могут быть отнесены семейства и порядки, включающие 3–4 и даже 2 вида. Конечно, эти ограничения являются формальными, но благодаря им выделение ведущих систематических групп становится менее субъективной процедурой.

Ранжирование ведущих систематических групп позволяет уменьшить влияние систематических и случайных ошибок, допущенных во время сбора исходных материалов, и дает возможность использовать методы сравнительного анализа таксономических спектров, используемые флористами (Шмидт, 1984). Кроме того, ранжирование дает возможность работать с таксономическими спектрами даже в тех случаях, когда данные, положенные в их основу, не в полной степени отражают истинное биологическое разнообразие грибов исследуемой территории. Это связано с тем, что ранги являются не количественными, а качественными характеристиками относительной значимости таксонов, выраженными в форме условно количественных показателей. Конечно, это никоим образом не снижает требований к репрезентативности материалов, положенных в основу таксономических спектров.

Базовые таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири

На основе изложенных выше принципов и методов нами разработаны базовые таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов для 26 районов Западной Сибири, а также западносибирского сектора бореальной области в целом и 6 широтных климатипов. В табл. 4 и 5 приведены базовые спектры ксилотрофных базидиомицетов западносибирского сектора бореальной области и шести известных здесь широтных климатипов. Можно видеть, что таксономические спектры существенно различаются по количественному составу ведущих семейств и их относительной значимости (табл. 4). Так, в таксономическом спектре ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири самыми крупными группами ксилотрофных базидиомицетов являются семейства *Chaetoporellaceae* и *Polyporaceae*, а в лесотундровом – семейство *Coriolaceae*. Эти два варианта таксономических спектров можно обозначить как *Chaetoporellaceae – Polyporaceae* и *Coriolaceae* типы соответственно. Последний тип характерен и для северотаежного и среднетаежного климатипов ксилотрофных базидиомицетов. Таксономические спектры южной части западносибирской равнины

могут быть отнесены к следующим типам: *Polyporaceae* – *Schizophyllaceae* – *Phaeolaceae* (южнотаежный), *Chaetoporellaceae* (подтаежный) и *Polyporaceae* (лесостепной).

Таблица 4

Ведущие семейства ксилотрофных базидиомицетов западносибирского сектора бореальной области и его основных зональных вариантов

Семейства	I	II	III	IV	V	VI	VII
Chaetoporellaceae	1	4	4	5	2	1	7
Polyporaceae	1	–	6	3	1	2	1
Schizophyllaceae	2	5	6	5	1	4	4
Phaeolaceae	3	–	6	2	1	7	–
Peniophoraceae	4	3	2	4	5	9	2
Coriolaceae	5	1	1	1	2	5	2
Fomitopsidaceae	6	2	3	4	3	3	3
Hyphodermataceae	6	5	8	10	6	8	5
Steccherinaceae	6	6	8	9	4	5	5
Atheliaceae	7	–	–	–	–	–	–
Bjerkanderaceae	7	6	–	9	5	–	5
Phanerochaetaceae	7	–	8	8	5	8	6
Phellinaceae	8	3	5	6	5	6	7
Stropharіaceae	9	–	–	–	–	–	7
Tricholomataceae	9	2	6	7	7	–	–
Exidiaceae	10	5	7	7	8	–	–
Gloeocystidiellaceae	10	–	–	10	–	5	–
Rigidoporaceae	10	–	–	–	8	–	–
Coniophoraceae	–	–	–	9	–	–	–

Примечание. I – западносибирский сектор; II – лесотундровый; III – северотаежный; IV – среднетаежный; V – южнотаежный; VI – подтаежный; VII – лесостепной. Арабскими цифрами указан ранг таксонов.

Таксономические спектры на уровне порядков обнаруживают более слабые зональные вариации (табл. 5). Если их классифицировать по тому же принципу – по названию самой крупной группы, то все они относятся к одному типу – *Hyphodermatales*. Однако каждый из широтных спектров отличается неповторимым индивидуальным распределением систематических групп (табл. 5), что дает возможность выделить их в особые подтипы или зональные варианты. В качестве дифференциальных можно использовать таксоны второго и третьего рангов значимости: *Agaricales–Fomitopsidales+Hymenochaetales* (лесотундра), *Fomitopsidales* – *Hymenochaetales* (северная, южная тайга и подтайга), *Fomitopsidales* – *Coriolales* (средняя тайга), *Polyporales* + *Stereales* – *Fomitopsidales* + *Coriolales* (лесостепь).

Таблица 5

Ведущие порядки ксилотрофных базидиомицетов западносибирского сектора бореальной области и его основных зональных вариантов

Порядки	I	II	III	IV	V	VI	VII
Hyphodermatales	1	1	1	1	1	1	1
Fomitopsidales	2	3	2	2	2	2	3
Agaricales	3	2	6	5	5	6	6
Phanerochaetales	3	–	8	6	4	5	5
Polyporales	3	–	7	5	4	3	2
Stereales	4	5	5	5	5	7	2
Hymenochaetales	5	3	3	4	3	3	5
Schizophyllales	5	6	7	7	4	4	4
Coriolales	6	4	4	3	4	4	3
Atheliales	7	–	–	–	–	8	–
Hericiales	8	7	–	8	6	7	7
Auriculariales	9	6	8	9	7	–	–
Xenasmatales	10	–	–	–	–	–	7
Boletales	–	–	–	10	8	–	–

Примечание. I – западносибирский сектор; II – лесотундровый; III – северотаежный; IV – среднетаежный; V – южнотаежный; VI – подтаежный; VII – лесостепной. Арабскими цифрами указан ранг таксонов.

Таксономические спектры можно оценивать по трем важнейшим характеристикам: 1) качественному составу ведущих систематических групп; 2) равномерности распределения видов по ведущим систематическим группам – сложность таксономической структуры; 3) местоположению одноименных систематических групп в таксономических спектрах – структура спектров.

Для оценки сходства качественного состава ведущих систематических групп можно использовать известные коэффициенты сходства Жаккара, Чекановского-Сьеренсена и т. д. Например, с использованием коэффициента сходства Чекановского-Сьеренсена можно определить, что по качественному составу ведущих таксонов широтные климатипы ксилотрофных базидиомицетов и западносибирского сектора (табл. 4, 5) обнаруживают высокое сходство: 0,76 – 0,97 на уровне семейств и 0,82–1,0 на уровне порядков. Сходство таксономических спектров обнаруживает определенную зональную динамику (рис. 3).

Особенности распределения видов между ведущими систематическими группами характеризует известный индекс Шеннона, который отражает сложность систематической структуры: чем равномернее распределяются виды между ведущими систематическими группами,

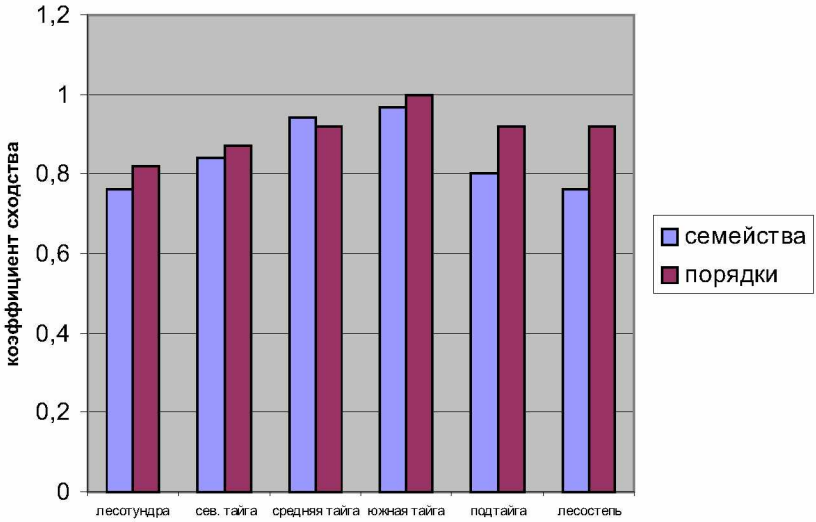


Рис. 3. **Состав ведущих систематических групп ксилотрофных базидиомицетов широтных климатипов и западносибирского сектора**

тем она сложнее и наоборот (Шмидт, 1984). На наш взгляд, для оценки сложности таксономической структуры ксилотрофных базидиомицетов можно использовать значительно более простой показатель – доля или процент видов систематических групп первых трех рангов от их общего числа в составе ведущих таксонов.

Результаты такой оценки, представленные в табл. 6, показывают, что ведущие систематические группы первых трех рангов включают от 41 до 66% видов на уровне порядков и от 28 до 56% на уровне семейств. Вполне ожидаемой выглядит и широтная динамика индекса сложности таксономической структуры – возрастает в пессимальных (лесотундра, лесостепь и подтаежная зона) и снижается

Таблица 6

Доля видов систематических групп первых трех рангов

(Первая строка – семейства, вторая – порядки)

I	II	III	IV	V	VI	VII
0,32	0,56	0,34	0,28	0,51	0,37	0,45
0,57	0,61	0,47	0,41	0,43	0,60	0,66

Примечание. I – западносибирский сектор; II – лесотундра; III – северная тайга; IV – средняя тайга; V – южная тайга; VI – подтайга; VII – лесостепь.

в благоприятных (средняя и южная тайга) условиях. Это показывает, что в благоприятных условиях таксономическая структура ксилотрофных базидиомицетов усложняется и упрощается при их ухудшении.

Сходство структуры таксономических спектров можно также определить, не прибегая к сложным расчетам. По крайней мере в первом приближении это можно сделать с помощью тех же коэффициентов сходства. В данном случае сходство будет оцениваться по совпадению местоположения (ранга) одноименных систематических групп в таксономических спектрах: подсчитывается количество систематических единиц совпадающих рангов и их удвоенное число делится на сумму ведущих групп в сравниваемых спектрах. В табл. 7 дана матрица сходства (коэффициент Чекановского-Сьеренсена) таксономических спектров ксилотрофных базидиомицетов, представленных в табл. 4 и 5. Можно видеть, что степень сходства таксономических спектров на уровне семейств не превышает 0,3, а на уровне порядков 0,48. Кроме того, таксономические спектры смежных природных зон, как правило, значительно более близки по своей структуре, чем зон, удаленных географически и экологически.

Таблица 7

Сходство структуры таксономических спектров ксилотрофных базидиомицетов
(верхняя часть таблицы – индекс сходства Чекановского-Сьеренсена структуры ведущих порядков, а нижняя – семейств; остальные условные обозначения см. в табл. 5)

	I	II	III	IV	V	VI	VII
I		0,09	0,09	0,16	0,16	0,25	0,17
II	0,07		0,42	0,19	0,38	0,40	0,20
III	0,0	0,17		0,36	0,45	0,48	0,20
IV	0,12	0,15	0,21		0,33	0,17	0,17
V	0,12	0,0	0,07	0,03		0,43	0,17
VI	0,13	0,0	0,24	0,14	0,0		0,45
VII	0,07	0,09	0,16	0,0	0,3	0,25	

Для оценки сходства структуры таксономических спектров ксилотрофных базидиомицетов можно использовать и более сложные методы ранговой корреляции Кендэла, Спирмена, Бравэ-Пирсона (Шмидт, 1984).

Заключение

Таксономическая структура ксилотрофных базидиомицетов экологически и исторически детерминирована, а ее основные особенности

репрезентативно характеризуют головные участки таксономических спектров, представляющие собой систематические группы первых десяти рангов. Качественный состав, сложность и структура ведущих систематических групп – высокоспецифичные характеристики и отражают как зональные, так и региональные особенности таксономической структуры ксилотрофных базидиомицетов.

По своей структуре таксономический спектр ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири может быть охарактеризован как полночленный, с доминированием таких систематических групп, как *Chaetoporellaceae*, *Polyporaceae*, представляющих порядок *Hyphodermatales*. Широтные климатипы ксилотрофных базидиомицетов отличаются по качественному составу, полночленности, сложности и структуре таксономических спектров.

Таксономические спектры являются хорошим инструментом для изучения особенностей таксономической структуры ксилотрофных базидиомицетов при различных природных условиях и антропогенных ситуациях. Им можно и необходимо придать статус микоэкологических и микогеографических эталонов и использовать в качестве таковых при проведении исследований по изучению географической дифференциации микобиоты и реакций грибных сообществ на природные и антропогенные факторы. Разработка и создание системы базовых таксономических спектров ксилотрофных базидиомицетов – несомненное условие успешного развития эколого-географических исследований этой экологически чрезвычайно важной группы грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 02-05-64577.

ЛИТЕРАТУРА

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базиодиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 231 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. Л., 1984. 288 с.

Nordic Macromycetes. Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales. Copenhagen, 1992. Vol. 2. 474 p.

Nordic Macromycetes. Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gasteromycetoid Basidiomycetes. Copenhagen, 1997. Vol. 3. 444 p.

Устойчивые лесные сообщества

В. Г. Стороженко

Общечеловеческой, планетарной парадигмой конца прошлого – начала текущего века и, вероятно, будущих времен можно признать стремление человечества привести в некий баланс его разнообразные потребности с ресурсными восстановительными возможностями окружающей среды и в целом биосферы Земли. Этот баланс ограничен прежде всего второй составляющей – восстановительной способностью биосферы и ее продуцирующей биомассу автотрофной компонентой.

В этой глобальной парадигме одно из ведущих положений занимает лес, лесные экосистемы как важнейший компонент, обеспечивающий газовый баланс атмосферы, водный и органический баланс огромных территорий суши, как источник промышленных и продовольственных ресурсов.

Лесная экосистема – одна из наименее защищенных структур биосферы, подвергающаяся разрушающим воздействиям как природных эндогенных и экзогенных, так и антропогенных, особенно техногенных, факторов. Но если природные абиотические и биотические воздействия в бесконечной эволюционной динамике заставили лесные сообщества выработать механизмы восстановления своих структур и функций в кратчайшие сроки с минимальными для них потерями, то антропогенные воздействия в корне изменяют природную среду, вызывая необратимые последствия в структурах лесных экосистем, нарушая балансовые отношения между их компонентами. Эти воздействия приобретают огромные масштабы и являются уже сейчас причиной многих изменений в функционировании биосферы Земли.

В этой связи перед учеными-лесоводами встает ряд проблем, важность которых трудно переоценить. К числу таких проблем можно отнести следующие.

1. Изучение структур и закономерностей функционирования незатронутых антропогенной деятельностью девственных лесов как эталонов эволюционно развивающихся устойчивых сообществ, находящихся на разных этапах сукцессионного развития.

2. Выработка концептуальных положений теории устойчивости лесных сообществ.

3. Определение параметров устойчивых лесных сообществ.

4. Разработка научно обоснованных рекомендаций по восстановлению нарушенных лесов и ведению лесного хозяйства, направленного на формирование устойчивых лесных сообществ долговременного функционирования и использования.

5. Разработка концепций и схем оптимальной структуры лесов по их лесоводственным характеристикам и целевым задачам использования в рамках границ лесохозяйственных предприятий и административных территорий.

Прежде всего следует отметить, что в биологии, и в частности в лесоведении, оживленные обсуждения на тему об устойчивости развернулись с середины 20-го столетия, когда биологические системы стали пытаться описывать языком кибернетики. По замечанию Ю. Одума (1986), «экосистема – это кибернетический организм, так как управляющие функции сосредоточены внутри ее и дифференцированы». Именно тогда возникла необходимость определиться с дефиницией этого понятия. В то же время значительно раньше, в 20-х годах XX века, работами Ф. У. Клементса (Clements, 1916, 1936 и др.) было положено начало теории климакса растительных сообществ, которая рассматривает понятие устойчивости и объясняет условия, определяющие это качество. Впоследствии учение о климаксе расширялось и детализировалось как самим Клементсом, так и другими авторами. Последующие наиболее авторитетные разработки в содержании этого понятия принадлежат В. Н. Сукачеву (1972), Р. Уиттекеру (Whittaker, 1975). Подробнее с историей развития учения о климаксе можно ознакомиться в работах В. Д. Александровой (1964), Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга (1986) и др. В толковании понятия устойчивости существует множество трактовок, и это с очевидностью показывает незавершенность теоретических исследований в этом направлении.

Можно предположить, что понятие устойчивости как характеристики лесного сообщества стало востребовано со второй половины XIX века. Причиной этому явились значительные по площади развалы массивов еловых искусственных лесов в Южной Баварии, посаженных в конце XVIII – начале XIX века. Именно тогда обозначилась проблема устойчивости лесов и необходимость определения характеристик древостоев, обладающих этим качеством. Неоспоримой заслугой германских лесоводов, в частности К. Гайера, явилось целевое формирование именно этого качества у искусственных, неустойчивых, простых по лесоводственным характеристикам лесов путем изменения их структур на более сложные разновозрастные группово-выборочные рубки. С этим понятием связаны работы А. Рудзкого в 70–80-х годах XIX века, который, сравнивая преимущества сплошных и выборочных

рубок, говорил: «действие крайних явлений в разновозрастном лесу умеряется и получаются отношения более сложные и потому более способные выдержать разрушительный напор одного какого-то явления» (1881).

Позднее Г. Ф. Морозов (1970), характеризуя одновозрастные и разновозрастные леса, замечал, что «тем сообщество лесное будет совершеннее, чем оно в большей степени использует всю географическую обстановку..., чем больше точек соприкосновения между членами одного сообщества, чем многообразнее их взаимные отношения, тем устойчивее такое сообщество в биологическом отношении, тем более обеспечено возобновление такого леса и тем легче он залечивает раны, причиняемые человеком или разными стихийными бедствиями, как, например, пожарами или нападением насекомых..., чем больше биосоциальных кругов входит в состав сообщества, взаимно влияя друг на друга, тем лесное сообщество будет более устойчиво».

Основные качества устойчивого леса по Г. Ф. Морозову: соответствие фитоценоза условиям его произрастания, сложное строение леса, включающее все многообразие присущих экотопу растений, непременное присутствие достаточного естественного возобновления, наличие всех ценотических структур, составляющих лесное сообщество, в том числе и полночленных грибных сообществ.

Как видим, на заре российского лесоводства вообще не давали определения понятию устойчивости, а характеризовали само лесное сообщество, обладающее этим качеством.

Позднее, с развитием лесоводства, понятие устойчивости все больше формализовывалось и из «качества» трансформировалось в «способность», что все больше обособляло это понятие от его материнского корня, то есть от самого лесного сообщества. Уже некоторое время спустя В. Н. Сукачев давал определение не устойчивому сообществу, а устойчивости как способности растительного сообщества «сохранять свой состав и строй в течение продолжительного времени. Эта устойчивость обусловлена способностью сообщества к самовозобновлению».

Вместе с тем, рассматривая понятие климакса и климаксовых растительных сообществ, В. Н. Сукачев приводит 12 позиций, присущих, по его мнению, «выработанным» климаксовым сообществам. Уже к этому времени в какой-то мере можно говорить об обособлении этих двух понятий.

Очевидно, что понятие климакса в экологии, и в лесоведении в частности, окончательно сформировалось, утвердилось и было интернационализировано, а понятие устойчивости осталось предметом об-

суждений и споров исследователей самых различных направлений и дисциплин – лесоводов, экологов, биологов других направлений, кибернетиков, математиков, физиков и т. д.

Все большее расхождение в смысловом содержании этих терминов поддерживалось как раз этими, формализующими понятия, исследованиями кибернетического направления.

Осознавая невозможность, по крайней мере на современном этапе развития кибернетики, описать математическим языком все многообразие связей в лесных, даже самых простых по структуре сообществах, исследователи этого направления пытались (и пытаются) описать понятие устойчивости, используя отдельные свойства или характеристики сообщества, формализуя тем самым все понятие.

Можно привести многочисленные примеры такого фрагментарного подхода к понятию устойчивости, сопровождающиеся сложнейшими математическими описаниями, которые, однако, кончаются пока выводами, приведенными А. Н. Горбань и В. А. Охониным (1986): «переход от качественного биологического языка к понятиям точных определений неоднозначен и часто труден. Смысл биологического термина дробится, возникает набор альтернативных определений, поэтому выбор адекватного математического аналога понятию «устойчивость» ... до сих пор не принят окончательно». С этим трудно не согласиться. Этот аналог не принят и до сих пор.

Вслед за исследователями этого направления многие лесоводы и специалисты лесного хозяйства также, не вдаваясь глубоко в сущность понятия, определяют его как «способность биогеоценозов выдерживать изменения, вызванные извне, или восстанавливаться после них» (Рожков, Козак, 1989). Более математики, чем биологи, А. Н. Горбань и В. А. Охонин (1986) различают «внутреннюю устойчивость» как способность системы к малым изменениям численности разновидностей, слагающих биогеоценоз, и «внешнюю устойчивость» как способность сохранять состав при малом количестве внедряющихся в биогеоценоз особей.

Устойчивость по Ляпунову – это способность системы сохранять число видов.

Устойчивость по Холлингу – это сохранение взаимосвязей при возмущении состояния.

Устойчивость по Лагранжу – это сохранение всех видов при отсутствии равновесного состояния.

Устойчивость по Флейшману – это сохранение структуры и функционирования с помощью активного подавления вредных факторов.

Устойчивость по Ю. М. Свирежеву и Д. О. Логофету (1978) – это неизменяемость во времени, сохранение числа видов, постоянство численности популяций, составляющих сообщество.

А. Д. Арманд (1989) «устойчивой считает систему, которая любым способом сохраняет инвариант в течение времени, значительного относительно времени смены инвариантов». При этом «инвариантом может быть состояние системы или структура, или способ функционирования, или траектория саморазвития».

Ю. Одум (1986) различал «резистентную» и «упругую» устойчивость.

Более полную и приближенную к описанию самого объекта трактовку понятия устойчивости (стабильности, гомеостазиса) приводит В. А. Быков (1983): «особенность, заключающаяся в хорошо развитой сложной структуре (большое количество биогоризонтов), значительной интегрированности ценопопуляций в консорции, высокой степени замкнутости системы, выровненном отношении вводимой и теряемой энергии, константном отношении биомассы к мортмассе, большой информативности».

Ю. П. Демаков (2000), подробно обсуждая проблему устойчивости, приводит дефиницию этого понятия: «это свойство высокоорганизованных систем поддержания в определенных рамках значений основных параметров своего состояния в неустойчивой среде, достигаемое путем эффективного гашения внешнего возмущающего воздействия во внутренних цепях за счет различных адаптаций и наличия обратных связей между всеми элементами, выработанное в процессе длительной эволюции живой материи и направленное на успешное ее продолжение». И здесь же добавляет, что это понятие «практически тождественно понятию их жизнеспособности».

М. Г. Романовский (2002) также предлагает «судить об устойчивости по реакции экосистемы на определенное однотипное воздействие. Критериями устойчивости могут служить: время, необходимое для восстановления систем (подсистем) определенного ранга, скорость наблюдаемых изменений, вероятность разрушения систем, время их существования (долговечность)».

Как видим, даже довольно близкие к настоящему времени исследования расссматривают понятие как «способность», или «свойство». Далее автор приводит 14 позиций, характеризующих необходимые для сохранения устойчивости лесных сообществ свойства. Однако и в этих описаниях фигурируют понятия «меры», «способность», «условие» и т. д., но не приводятся характеристики собственно устойчивого лесного сообщества. Правильным и ценным в числе этих позиций следует считать отнесение автором к антропоцентричному

понятие «болезнь» в естественном, девственном лесу. Это положение подробно рассматривалось нами ранее (Стороженко и др., 1992) и обсуждается в настоящей монографии.

Таким образом, оценивая описанные выше и другие характеристики устойчивости, приведенные различными авторами, можно выделить несколько позиций, объединяющих эти описания: *способность системы возвращаться в исходное состояние после возмущающих воздействий, сохранение числа видов, сохранение взаимосвязей, сохранение структуры и функционирования, неизменяемость во времени...*

На наш взгляд, любая из приведенных позиций может оцениваться критически.

Способностью возвращаться в исходное состояние после возмущающих воздействий обладает практически любое лесное сообщество при условии сохранения коренного экотопа, геоценоза (условий влагообеспеченности, климатических условий, структуры подстилающих и покровных пород). Проходя через ряд сукцессионных преобразований, сообщество через определенный исторический период вернется в исходное состояние, если это фаза климакса, или минует его в другом качестве на пути к этой фазе.

Сохранение числа видов при любых возмущающих воздействиях невозможно. Возвращение к тому же (или близкому к исходному) числу видов после воздействий, по сути своей, тот же путь сукцессионных смен на пути к наиболее сбалансированному состоянию лесной системы, то есть к климаксу. При этом, как правило, не рассматривается, от какого состояния или сукцессионного этапа идет отсчет числа видов.

Сохранение взаимосвязей в лесном сообществе невозможно при возмущающих воздействиях. Возвращение к тем же (или близким к исходным) связям, как и в предыдущем случае, – путь сукцессионных смен даже от нулевого состояния (например, после сплошной вырубки) до фазы климакса, опять же при сохранении основных характеристик геоценоза.

Сохранение структуры и функционирования – весьма неопределенная формулировка, если не учитывать временной фактор и начальное состояние сообщества. Напрашивается та же схема вопросов, что и выше: после воздействий и структура, и функционирование не остаются в сохранности, а возвращение нарушенных структуры и функционирования к тому же состоянию в биологических системах очень проблематично. Скорее всего, и в этом, и в предыдущих случаях полного возвращения не произойдет никогда. Вероятнее всего, это будет приближенное к исходному состояние (но необязательно в худшем качестве) опять же как один из этапов сукцессионного развития.

Неизменяемость во времени и в структурном, и в функциональном плане несостоятельна. Любое лесное сообщество может меняться в сукцессионном процессе в значительных пределах, при этом может меняться и структура, и связи. Важно определиться с масштабами этих колебаний и соизмерить их с понятием устойчивости.

Оценивая приведенные трактовки, можно отметить, что все они (и сохранение числа видов, и способность возвращаться в исходное состояние, и сохранение взаимосвязей, и сохранение структур и функционирования, и неизменяемость во времени) предполагают отсчет от какого-то исходного, начального состояния сообщества, которое, однако, не описывается. Но при этом очевидно, что это состояние климакса.

В этом контексте можно привести более полную интерпретацию понятия устойчивости Лагранжа, которую принимают некоторые исследователи за наиболее правильную: «динамическая система стремится не к абсолютной стабилизации своего состояния, а к удержанию его в определенных пределах при непрерывном колебательном изменении параметров вокруг определенных точек равновесия, то есть траектории изменения параметров ее состояния ограничены в фазовом пространстве как сверху, так и снизу» (Демаков, 2000).

На первый взгляд все логично, и такая трактовка может устроить многих. Мы тоже удовлетворились бы этой формулировкой, если бы она объясняла, какой должна быть динамическая система в фазе «верха» и «низа».

Внимательно рассматривая все эти теоретические рассуждения, невольно приходишь к мнению, что их авторы говорят об одном и том же, тщательно избегая конкретного определения устойчивого лесного сообщества, обособляя и формализуя это понятие.

Важно отметить в этой связи следующее: понятие устойчивости относится к категории качества, а качество – это свойство, в данном случае лесного сообщества, определяемое особенностями организма, формирующими это качество. По отношению к лесным экосистемам это, безусловно, их структурная и функциональная организация.

В более ранних работах мы рассматривали наиболее важные, на наш взгляд, структурные и функциональные характеристики устойчивого лесного сообщества и приводили его дефиницию (Стороженко и др., 1992). Тем не менее мы считаем необходимым вкратце привести эти положения в настоящей статье.

Устойчивое лесное сообщество – это сообщество растений, животных, микроорганизмов (в том числе грибов), по числу видов, их разнообразию и полноте трофических связей, сложности структурного строения оптимально соответствующее климатическим, геоморфоло-

гическим и почвенным условиям экотопа, сохраняющее флуктуирующее постоянство состава организмов, энергетического баланса и сукцессионного движения, в том числе постоянство восстановительных и деструктивных процессов в течение, как минимум, нескольких поколений автотрофов или как угодно долго.

Наиболее важными характеристиками устойчивого лесного сообщества можно определить, таким образом, следующие: 1) динамическое равновесие между климатом, геоморфологией, почвой и растительностью (Braun-Blandnet, 1964); 2) неизменность в определенных пределах состава эдификаторов и сопутствующих им видов; 3) сложность структурного строения сообщества, в том числе возрастных, горизонтальных, возобновительных, грибных и других ценотических структур сообщества; 4) постоянство восстановительного процесса фитоценоза и в целом биогеоценоза; 5) постоянство деструктивного процесса; 6) флуктуирующее постоянство состава микоценоза и зооценоза; 7) постоянство сукцессионных процессов.

Такие характеристики присущи только «выработанным» (Сукачев, 1972) сообществам, находящимся в фазе климакса или близких к климаксу фазах. И именно такие сообщества объединяют в себе все трактовки, определяющие устойчивость как качество.

Перечисленные качества определяют и другие многочисленные свойства устойчивого сообщества более низких уровней. Определенно можно рассматривать и градации устойчивых лесных сообществ, так как во многих случаях отсутствие или неполное присутствие каких-либо характеристик не изменяет коренных свойств сообщества, и его можно относить к определенной сукцессионной фазе устойчивого сообщества. Эти моменты будут рассмотрены в других публикациях.

Определившись с концептуальной стороной теории устойчивого лесного сообщества, необходимо описать примеры устойчивых лесов по тем параметрам, которые приведены выше.

Если мы пришли к выводу, что наиболее сбалансированным, устойчивым сообществом является климаксовое сообщество, то, основываясь на этом, на наш взгляд, безусловном утверждении, в качестве эталонов изучения устойчивых лесов должны быть приняты коренные разновозрастные леса различных формаций, слагающие основу флористических комплексов различных зон растительности: лиственные с различным участием дуба, липы, клена, ясеня; смешанные с различным участием хвойных; еловые и сосновые южной, средней и северной тайги. В настоящей статье ввиду ограниченности ее объема мы не можем это сделать и отсылаем читателя к авторам, описавшим структуры таких лесов. При этом следует отметить, что лесоводственных

описаний разновозрастных коренных девственных лесов довольно много, а описаний их фитопатологического состояния очень мало.

Подводя итог представленным выше рассуждениям, следует отметить, что дискуссии по поводу определений термина «устойчивость» могут продолжаться как угодно долго и не станут конструктивными до тех пор, пока, во-первых, не будет признан эталон устойчивого лесного сообщества (а в широком понимании – биологической системы), во-вторых, не будут определены параметры лесного сообщества, с потерей которых оно теряет это качество.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 03-04-48363.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Изучение смены растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300–451.

Арманд А. Д. Исследование основных механизмов устойчивости и изменчивости геосистем // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М., 1989. С. 81–93.

Быков В. А. Экологический словарь. Алма-Ата, 1983. 247 с.

Горбань А. Н., Охонин В. А. Устойчивая реализуемость биогеценозов в ходе сукцессий // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. М., 1986. Т. 9. С. 214–226.

Демаков Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем. Йошкар-Ола, 2000. 414 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология: принципы и методы. М., 1978. 211 с.

Морозов Г. Ф. Избр. труды. М., 1970. Т. 1. 559 с.

Одум Ю. Р. Экология. М., 1986. Т. 1. 325 с.

Рожков А. А., Козак В. Т. Устойчивость лесов. М., 1989. 238 с.

Романовский М. Г. Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов Европейской России. М., 2002. 91 с.

Рудзский А. Лесные беседы: для русских лесовладельцев и лесничих. СПб., 1881. 207 с.

Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М., 1978. 352 с.

Сукачев В. Н. Избр. труды. Л., 1972. Т. 3. 543 с.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М., 1992. 220 с.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3. Wien – New York., 1964. 865 p.

Clements F. E. Plant succession. An analysis of the development of vegetation // Wash. (D. C.): Carnegie Inst. 1916. 242 p.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. Vol. 21. N. 1. P. 462.

Whittaker R. H. Communities and ecosystems. New York, 1975. 531 p.

II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Виды рода вешенка *Pleurotus* (Jacg.: Fr.) Kumm. средней полосы России

Л. В. Гарибова, Т. Н. Барсукова, М. Н. Чайка, С. Н. Лекомцева

Виды рода *Pleurotus* (*Basidiomycota*, *Basidiomycetes*, *Agaricales* s. l.) – агарикоидные ксилотрофные базидиомицеты – являются активными деструкторами древесины. Они вызывают белую гниль, обладая способностью разлагать лигнин с помощью окислительных ферментов группы полифенолоксидаз. Род включает около 30 видов, подавляющее число которых ксилосапротрофы, что определяет их роль в биоценозах. Изучение видов рода *Pleurotus* (вешенка) имеет кроме теоретического и прикладное значение, так как по крайней мере шесть из них выращивают в искусственных условиях для пищевых целей.

Выявление наиболее таксономически значимых на уровне вида морфологических признаков представителей рода *Pleurotus* (Jacg.: Fr.) Kumm. (при культивировании и в природе) представляется крайне важным с теоретических и практических позиций.

В настоящей статье приведен материал о видах этого рода, полученный в результате многолетних стационарных наблюдений в различных районах России, и некоторые результаты исследований разных видов в лабораторных условиях. Поскольку описания видов *Pleurotus* разбросаны в различных изданиях, что затрудняет достаточно быструю идентификацию, мы считаем полезным привести их в данной статье, дополнив описания сведениями об экологии видов, полученными в результате многолетних наблюдений в природе.

***Pleurotus ostreatus* (Jacg.: Fr.) Kumm. – вешенка обыкновенная, или устричная,** относится к группе ксилотрофов, вызывающих белую гниль древесины лиственных пород (Singer, 1943; Гарибова и др., 1989). В природных условиях ее развитие начинается обычно на ослабленных усыхающих деревьях, зараженных осенним опенком и трутовыми грибами. Мицелий *P. ostreatus* проникает только в мертвые ткани, и поэтому он не представляет опасности как фитопатогенный гриб (Saitou, Nei, 1987). Согласно нашим наблюдениям в средней полосе России *P. ostreatus* растет преимущественно на древесине ивы, тополя, вяза.

На древесине липы, клена, дуба и березы он встречается очень редко. В Средней Европе и на Кавказе (Hilber, 1982) *P. ostreatus* развивается также на каштане и буке. Из кустарников он обычен на бузине.

P. ostreatus –полиморфный вид, морфологические признаки которого сильно варьируют под влиянием факторов внешней среды и в силу неоднородности вида (Singer, 1975; Efron, Gong, 1983; Studier, Keppler, 1988; Гарибова и др., 1992). Это нередко ведет к ошибкам при определении вида. В связи с этим считаем необходимым привести его подробное описание.

Размеры плодовых тел *P. ostreatus* зависят от размера субстрата, на котором они растут. Наиболее крупные плодовые тела (диаметр шляпки до 20–22 см) развиваются в основании пней, диаметр которых не менее 30 см. На пнях меньших размеров диаметр шляпки гриба редко превышает 15 см, а в среднем составляет 10–12 см. Истинную окраску шляпки *P. ostreatus* можно определить лишь у молодых плодовых тел до начала спороношения. В Пензенской области выявлены три цветовые вариации гриба: темно-серая со слабым фиолетовым оттенком (отмечена на тополе черном, осине, бузине красной, иве ломкой), коричнево-черная (вяз, тополь черный), голубовато-серая (тополь).

Другим признаком, наблюдаемым только на ранних стадиях онтогенеза плодовых тел, является наличие на шляпке опушения из собранных в пучки гиф толщиной 5–6 мкм, длиной 50–100 мкм. У большинства просмотренных нами образцов опушение имелось только по краю шляпки, однако у некоторых оно отмечено и по всей поверхности. По мере роста плодовых тел (обычно на 4–5-й день) опушение полностью исчезает, а цветовые различия сглаживаются. Во влажную погоду плодовые тела, содержащие зрелые споры, имеют темно-серую окраску. В сухую погоду кутикула шляпки становится шелковисто-блестящей и приобретает охристый оттенок.

Пластинки довольно редкие, толстые, на ножке местами анастомозирующие, сероватые, реже кремовые. Ножка длиной 1–2 см всегда хорошо выражена, она отсутствует лишь у плодовых тел, выросших на стволах сухостойных деревьев на высоте 100—200 см, а также на торцах пней. Наибольшую длину (6–7 см) ножка имеет у плодовых тел, растущих в основании пней, на корнях. Диаметр ножки в среднем составляет 1,5 см, однако у крупных плодовых тел, размеры шляпок которых превышают 20 см, он может достигать 4 см. Окраска ножки от серовато-белой до светло-серой. В нижней части она опушена гифами воздушного мицелия, количество и длина которых увеличиваются по мере развития плодовых тел.

Плодовые тела *P. ostreatus* развиваются в виде сростков, в которых насчитывается от 4–7 до 10–15 плодовых тел. Изредка отмечаются единичные плодовые тела.

Споровый порошок белый с серовато-фиолетовым оттенком, интенсивность которого у разных образцов сильно варьирует. При длительном хранении в гербарии споровый порошок выцветает до чисто белого, иногда приобретает желтоватый оттенок.

Наряду с типовой разновидностью *P. ostreatus* var. *ostreatus* существует разновидность *P. ostreatus* var. *columbinus* (Singer, 1975), отличающаяся от типовой зеленовато-голубоватой окраской шляпки и белым споровым порошком. Отмечена в Пензенской области.

P. ostreatus – широко распространенный вид. На Севере России он заходит в таежную зону, хотя севернее линии Петрозаводск – Пермь этот вид пока не отмечен (Михайловский, 1974; Шубин, Крутов, 1979). На юге лесной зоны и лесостепи *P. ostreatus* является обычным видом. Он обитает в лесах с участием осины, ивы, вяза. В зоны степей, полупустынь и пустынь *P. ostreatus* заходит преимущественно по поймам рек.

Наиболее детально закономерности расселения *P. ostreatus* в различных биоценозах изучены нами в зоне смешанных лесов (Московская обл.) и лесостепи (Пензенская обл.). В условиях водоразделов гриб встречается в лесах с участием осины. *P. ostreatus* относится к числу распространенных, но не доминирующих видов, играющих определенную роль в разложении осинового отпада. Например, в условиях Московской области на площади 715,4 га обнаружено 32 местонахождения этого вида. В дубравах и широколиственно-сосновых лесах вешенка устричная встречается крайне редко. На живых деревьях и отпаде клена платановидного, березы повислой, липы сердцевидной, дуба обыкновенного гриб отмечен в единичных случаях. В пойменных лесах с участием вяза шершавого *P. ostreatus* встречается значительно чаще. На вырубках он заражает от 4 до 8% вязовых пней. Очень характерен *P. ostreatus* для искусственных лесонасаждений. Особенно массово развивается в тополевых посадках. В старых насаждениях, где диаметр пней превышает 35–40 см, гриб заражает до 25% субстрата, в более молодых, где диаметр пней составляет 15–20 см, – до 10%. Встречается *P. ostreatus* и в полезащитных полосах из вяза мелколистного, где поражает до 4% отпада. Очень обычен *P. ostreatus* в городах на пнях и стволах старых деревьев тополя. Гриб мало чувствителен к загрязнению воздуха и массово развивается близ напряженных автострад и крупных промышленных предприятий.

Сроки и продолжительность плодоношения *P. ostreatus* в разных природно-климатических зонах страны существенно отличаются друг от друга. Так, в условиях Пензенской области *P. ostreatus* является типичным осенним грибом. Начало плодоношения обычно совпадает с понижением среднесуточных температур до 15°С. Такая температура устанавливается в первых числах сентября, а в отдельные годы и в конце августа.

Другой фактор, стимулирующий плодоношение, – наличие атмосферных осадков и повышение влажности воздуха. Если ход погоды в августе и сентябре определяется циклонами, первые плодовые тела *P. ostreatus* появляются уже в третьей декаде августа. Если в августе – начале сентября устанавливается засуха, а температура воздуха днем повышается до 20—25 °С, плодоношение вешенки задерживается даже до последней декады сентября. Таким образом, продолжительность периода плодоношения *P. ostreatus* в разные годы неодинакова. Например, в 1984 г. она составила 70 дней, а в 1985 и 1986 г. – 42 дня. Наиболее обильно *P. ostreatus* развивается в конце сентября – начале октября. Далее интенсивность плодоношения резко снижается.

В условиях Московской, а также Калининградской и Псковской областей с более прохладным и влажным климатом *P. ostreatus* нельзя считать исключительно осенним грибом. Появление плодовых тел возможно при понижении температур в весеннее и летнее время (например, первые плодовые тела *P. ostreatus* отмечены нами в Московской области в 1987 г. уже 8 мая, в Псковской области в 1986 г. – с первой по третью декаду мая). Продолжительность плодоношения вешенки устричной в северо-западных районах России составляет примерно 70 дней, а в районах с более теплым климатом сроки ее плодоношения удлиняются.

Появление плодовых тел *P. ostreatus* на плантациях Северного Кавказа, где вешенка выращивается экстенсивным способом (искусственное заражение древесных субстратов), отмечается до первой декады декабря, начиная с марта-апреля. Период плодоношения *P. ostreatus* на плантациях Пензенской области значительно короче (с первой декады сентября по третью декаду октября).

Кроме того, характер плодоношения *P. ostreatus* в естественных условиях отличается от такового на плантациях, поскольку на древесине различных пород плодовые тела появляются не одновременно, период плодоношения вида в целом сильно растягивается во времени. Так, в Пензенской области в естественных условиях плодовые тела гриба развиваются на тополе черном со второй декады сентября по вторую декаду октября, на осине – с первой декады октября по

первую декаду ноября, на вязе – со второй декады сентября по третью декаду октября, на бузине красной – с первой декады октября по вторую декаду ноября. Количество волн плодоношения также неодинаково и варьирует от 3–4 (Псковская обл.) до 2–3 (Пензенская обл.).

Следовательно, с усилением континентальности климата происходит сокращение продолжительности периода плодоношения вешенки и уменьшается количество волн плодоношения.

***Pleurotus cornucopiae* (Paulet) Rolland – вешенка рожковидная** в отличие от других видов рода *Pleurotus* является типичным летним грибом. Этот вид широко распространен в пойменных лесах европейской части России, на Кавказе, а также отмечен в Закавказье, Прибалтике, Приморском крае, Западной Европе, Северной Африке, Северной Америке и Азии (Япония и Китай) (Michael et al., 1977; Мелик-Хачатрян, 1980; Самгина, 1981; Лозовой, 1984; Сержанина, 1984).

P. cornucopiae представляет собой вид, по морфологическим признакам и экологическим особенностям хорошо отличающийся от других видов рода *Pleurotus.* Наиболее близок он к *P. citrinopileatus* Sing., известному на Дальнем Востоке (Васильева, 1973; Дуплищев, 1985). В связи с краткостью диагнозов *P. cornucopiae,* имеющихся в литературе (Васильков, 1948; Михайловский, 1974; Мелик-Хачатрян, 1980; Самгина, 1981; Сержанина, 1984), считаем целесообразным дать подробное описание плодовых тел рассматриваемого вида, составленное на основе изучения большого количества свежих образцов. Характеристика окраски дана по А. С. Бондарцеву (1953).

Плодовые тела развиваются в виде сростков, имеющих довольно массивное общее основание. К моменту созревания спор в плодовых телах на него приходится до 30% веса сростка. Количество плодовых тел в сростке составляет в среднем 20 экземпляров. Как правило, все они развиваются и дают споры, однако 4–5 плодовых тел, расположенных в верхней части сростка, обычно несколько больше остальных. Во время похолоданий, а также в конце лета, когда плодоношение идет на спад, среднее количество плодовых тел в сростке уменьшается до 8–10, а сами плодовые тела становятся мельче. Шляпка воронковидная, от 7 до 20 см в диаметре, негигрофанная, кремовая или бежевая, иногда почти белая.

Пластинки белые с кремоватым оттенком, далеко низбегающие по ножке, сильно анастомозирующие; образуют на ножке широкоячеистую сетку. Ножка всегда хорошо выражена, центральная или эксцентрическая, 30–40 см длины и 7–10 см толщины, грязно-белая, в основании опушенная. Мякоть плотная, белая, со своеобразным запахом, сочетающим в себе компонент свежей муки и семян аниса. Споровый

порошок белый с розовато-фиолетовым оттенком. Статистическая обработка показала, что размеры спор не отличаются от известных, приведенных в литературе данных, и составляют 8–9(10) × 3,5–4 мкм.

Наряду с типичной светлоокрашенной формой *P. cornucopiae* встречается другая форма, для которой характерна черновато-коричневая шляпка и ножка с серовато-фиолетовым оттенком. Обычно грибы с такой окраской встречаются на вырубках, в условиях хорошего освещения. То же самое наблюдали в Западной Европе (Michael et al., 1977) и на Черноморском побережье Кавказа (Лозовой, 1984).

Как показал эксперимент, проведенный нами, темно-окрашенная форма не является проявлением модификационной изменчивости, связанной с усилением пигментации под воздействием солнечного света. При переносе вязового субстрата, зараженного мицелием светлоокрашенной формы *P. cornucopiae,* из леса в условия лучшего освещения окраска развивающихся плодовых тел не изменилась. Более того, под воздействием прямых солнечных лучей она выгорела и стала почти белой.

Светло- и темноокрашенные формы *P. cornucopiae* несколько отличаются по морфолого-культуральным свойствам и по своей биологии. Приведенные данные дают основание считать, что *P. cornucopiae* свойствен некоторый видовой полиморфизм.

В районе исследований *P. cornucopiae* развивался только на древесине вязов. Однако в литературе имеются указания на его нахождение на дубе, буке, иве, клене и разных видах ильмовых (Zadrazil, 1974; Лозовой, 1977, 1984; Зерова и др., 1979; Самгина, 1981; Сержанина, 1984).

P. cornucopiae вызывает активную белую гниль отмершей древесины (Бисько и др., 1983). На живых деревьях указанных пород его плодовые тела не отмечали. Как показали рекогносцировочные исследования, в ходе которых было осмотрено около 200 единиц субстрата, плодовые тела вешенки рожковидной обнаружены на большинстве из них. Отсутствовали они только на свежих пнях живых деревьев, спиленных 1–2 года назад. Появляются плодовые тела *P. cornucopiae* в основании стволов деревьев, засохших 3–4 года назад. На старом сухостое их можно обнаружить уже на высоте 6–7 м, что указывает на активное распространение мицелия в верхнюю часть дерева. В результате интенсивной деструкции древесина становится хрупкой, и сухостойные деревья легко ломаются от ветра. При падении на землю стволы раскалываются, а из торцов появляются плодовые тела грибов.

По фенологическим наблюдениям, появление первых плодовых тел *P. cornucopiae* в условиях Пензенской области приходится в большинстве случаев на начало третьей декады мая. Период их развития в разные годы неодинаков. В 1984 г. он составил 90 суток, в 1985 г. – около 140.

По времени появления плодовых тел *P. cornucopiae* является типичным раннелетним грибом. В Пензенской области из 25 обследованных единиц субстрата, содержащих мицелий вешенки рожковидной, у 20 максимум развития плодовых тел приходится на первую половину лета и лишь у 5 – на вторую. В Белоруссии и на Украине плодоношение гриба приходится на июль–сентябрь (Зерова и др., 1979; Сержанина, 1984), а на Черноморском побережье Кавказа – на май – август с максимумом в июне (Лозовой, 1984). Обычно массовое плодоношение у *P. cornucopiae* заканчивается в Пензенской области во второй-третьей декаде августа. В 1985 г. в связи с очень теплой погодой оно затянулось до середины сентября, а последние плодовые тела собраны 10 октября.

Ритм плодоношения у разных штаммов может значительно варьировать. Так, на 13 единицах субстрата плодовые тела появлялись в течение сезона 6–9 раз, на 6 – 3–5, на 5 – 1–2, на 2 – 10–11. Интервал между отдельными периодами появления плодовых тел составлял в среднем 10–14 суток. Таким образом, у большей части штаммов плодообразование имеет довольно ровный волнообразный характер, у других оно происходит скачкообразно, то есть четко выражены один-два периода обильного выхода плодовых тел, после которых наблюдаются единичные сростки.

Исследования этих особенностей у различных штаммов очень существенны при селекции продуктивных штаммов гриба, так как для разных условий выращивания отбор штаммов ведется именно по характеру плодоношения. В некоторых случаях необходимо или волновое в течение длительного периода (средняя полоса России) плодоношение, или получение значительного урожая в короткий период (для северных областей европейской части России). *P. cornucopiae* является термофильным видом. Оптимальная температура для развития плодовых тел в природных условиях + 20–25 °С. Понижение среднесуточной температуры ниже 15°, как правило, приостанавливает развитие плодовых тел. Атмосферные осадки не оказывают существенного влияния на образование плодовых тел, лишь очень сильная засуха может ингибировать их рост.

Заражая вязовую древесину, мицелий *P. cornucopiae* не встречает конкуренции со стороны других видов. Обычные на засыхающих деревьях и свежем сухостое вязов *Spongipellis spumeus* (Sow.: Fr.) Pat.

и *Pholliota destruens* (Brond.) Gill. при заселении субстрата *P. cornucopiae* исчезают. Остальные виды ксилотрофов, встречающиеся вместе с вешенкой (*Armillariella mellea* (Vahl : Fr.) Karst., *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Karst., *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Ganoderma applanatum* (Pers.: Wallr.) Pat., *Volvariella bombycina* (Schaeff.: Fr.) Sing.), не вытесняются вешенкой, но и не препятствуют проникновению ее мицелия в занятый ими субстрат. Они исчезают под воздействием *P. cornucopiae* постепенно, по мере разложения древесины.

В природных условиях *P. cornucopiae* обладает очень высокой урожайностью. С одного пня диаметром 50–70 см за лето можно собрать 1,5–2 кг плодовых тел. На старых сухостойных деревьях того же диаметра урожайность этого гриба достигает 10–11 кг за сезон.

Высокая урожайность, нетребовательность к атмосферным осадкам и термофильность делают *P. cornucopiae* перспективным видом для выращивания в открытом грунте в условиях юго-востока европейской части России, где в поймах рек сосредоточено большое количество низкосортной древесины ильмовых.

***Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quel. – вешенка легочная.** В условиях Русской равнины гриб плодоносит с первой половины лета до середины сентября. Это эвритрофный вид, обитающий на древесине большинства лиственных пород. На территории России он распространен от Заполярья (Михайловский, 1974) до горных лесов Кавказа (Мелик-Хачатрян и др., 1985).

P. pulmonarius относится к числу ультраполиморфных видов с широкой экологической амплитудой. Некоторые морфологические признаки этого вида в зависимости от местообитания подвержены варьированию, которое, как правило, не укладывается в диагнозы, приводимые в региональных сводках (Hilber, 1982; Сержанина, 1984; Мелик-Хачатрян и др., 1985; Бисько, Дудка, 1987). Именно поэтому необходимо подробное изучение этого вида в природе и культуре.

Плодовые тела *P. pulmonarius* располагаются на субстрате черепицеобразными группами, состоящими из одиночных базидиом или небольших сростков по 3–5 штук. В зависимости от размера субстрата они сильно варьируют по размеру. На пнях и сухостойных деревьях плодовые тела достигают 15–17см, на веточном отпаде не превышают 2–3 см в диаметре.

Окраска кутикулы шляпки изменяется от кофейной до серовато-белой, реже желтовато-белой. Форма шляпки – от уховидной, вогнутой с глубокой выемкой в месте прикрепления ножки, до воронковидной (у плодовых тел, развивающихся на торцах пней). Край шляпки волнистый, у старых плодовых тел загибающийся вверх.

Пластинки чисто белые, при высыхании желтеющие, низбегающие на ножку, анастомозирующие. Ножка эксцентрическая, белая, опушенная, 1–3(6) × 0,5–1,5 см. Мякоть тонкая, обычно не превышающая по толщине ширину пластинок, белая водянистая, в шляпке ломкая, в ножке очень плотная, почти кожистая, у молодых – со слабым грибным запахом, включающим едва уловимый редечный компонент. У старых плодовых тел запах сильный, неприятный.

Споровый порошок голубовато-белый, окрашенный менее интенсивно, чем у P. *ostreatus,* иногда почти белый. При длительном хранении в гербарии выцветает до мелового или слегка желтоватого.

У *P. pulmonarius,* как и у P. *cornucopiae* (Барсукова, Иванов, 1987), наблюдаются две морфологические формы, отличающиеся друг от друга окраской шляпки и некоторыми экологическими признаками. Типовая форма с желтовато-белой пигментацией кутикулы обитает преимущественно в средней полосе европейской части России на древесине осины и плодоносит только летом. Формы, имеющие серовато-коричневую, кофейную или серовато-белую пигментацию, используют в качестве питающего субстрата отпад липы, реже встречаются на осине и березе. Плодовые тела обеих форм развиваются с июня до середины сентября, иногда одновременно с *P. ostreatus,* что нередко ведет к ошибкам при идентификации этих видов.

Наличие существования описанных форм в Средней Европе и Скандинавии отмечает Гильбер (Hilber, 1982). Судя по описанию, приводимому В. Д. Лозовым (1984), выявленные им весенняя и летняя разновидности *P. ostreatus* на буке соответствуют приведенным выше формам *P. pulmonarius.* По морфологическим признакам P. *pulmonarius* ближе всего к *P. ostreatus.* Нередко темноокрашенные плодовые тела *P. pulmonarius,* выросшие осенью, трудно отличить от *P. ostreatus.*

В ходе изучения качественных реакций на виды рода *Pleurotus* нами установлено, что мякоть их плодовых тел с фенолом дает красную окраску. У *P. pulmonarius,* имеющего более тонкую кутикулу шляпки (40—50 мкм), фенол проникает в мякоть через 5–10 мин., и в месте контакта с реактивом образуется ярко-красное пятно. У *P. ostreatus* с более толстой кутикулой (90—120 мкм) появление розовой окраски наступает через несколько часов.

В условиях Русской равнины и на Кавказе *P. pulmonarius* развивается на 11 лиственных породах: буке, филодендроне, березе, осине, ольхе, липе, иве, кленах платановидном и татарском, рябине, черемухе (Михайловский, 1974; Hilber, 1982; Лозовой, 1984 и др.). Из хвойных пород *P. pulmonarius* отмечен на древесине ели и пихты

(Михайловский, 1974; Hilber, 1982; Барсукова, 1986). Несмотря на широкую трофическую специализацию у *P. pulmonarius* имеются излюбленные субстраты. Так, в условиях лесотундры и тайги он развивается главным образом на древесине березы, в зоне смешанных лесов (Московская обл.) предпочитает древесину березы и осины (Барсукова, 1986). В лесостепной зоне (Пензенская обл.) излюбленным субстратом *P. pulmonarius* является отпад липы, на древесине березы и осины этот гриб встречается значительно реже. На Кавказе (Лозовой, 1984; Мелик-Хачатрян и др., 1985) и в Средней Европе (Hilber, 1982) *P. pulmonarius* обычен на буке.

P. pulmonarius в отличие от *P. ostreatus* развивается исключительно на отмершей древесине, находящейся на различных стадиях разложения. Как показали наши опыты с инокуляцией осиновой древесины мицелием *P. pulmonarius* грунтовым методом, разработанным В. И. Фоминой (Способ выращивания...), плодовые тела на второй год появляются преимущественно на фаутной древесине, причем их развитие происходит на границе гнили и здоровой ткани. На большинстве отрезков здоровой древесины плодоношение отсутствовало, хотя они хорошо обрастали мицелием. Вероятно, для активного плодообразования *P. pulmonarius* нуждается в более глубоком разложении субстрата.

Наряду с видовой принадлежностью и степенью разложения субстрата для большинства дереворазрушающих грибов имеет значение его объем. *P. pulmonarius* в отличие от других видов рода *Pleurotus* предпочитает веточный отпад и валеж, не превышающий 10–15 см в диаметре. На пнях и сухостойных деревьях диаметром более 30 см рассматриваемый вид встречается редко.

P. pulmonarius нередко обитает на одном субстрате совместно с другими видами грибов. На отпаде липы он чаще всего соседствует с *Kuehneromyces mutabilis* (Fr.) Sing. et Smith. По нашим наблюдениям, эти виды являются конкурентами, так как плодовые тела каждого из них в пределах одной единицы отпада всегда занимают четко определенную зону. Кроме того, *P. pulmonarius* отмечался нами на одном субстрате с *Polyporus floccipes* Rostk., *Pholiota curuipes* (Fr.) Quel, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quel, *Crepidotus mollis* (Schaeff.: Fr.) Kumm.

В отличие от других видов рода *Pleurotus* для *P. pulmonarius* характерны более тонкие плодовые тела и эфемерный характер роста. Для увлажнения тонкомерного субстрата, на котором он развивается, бывает достаточно одного небольшого дождя. Плодоношение начинается уже через 30–40 часов после его выпадения. Обычно после засухи *P. pulmonarius* появляется самым первым, опережая даже подстилочные

сапротрофы. Плодовые тела растут быстро. За 3–4 суток они заканчивают свое развитие и усыхают. Основным источником увлажнения, стимулирующим плодообразование *P. pulmonarius,* являются атмосферные осадки. Контакт отпада с грунтовыми водами и водоемами оказывает отрицательное влияние, поэтому *P. pulmonarius* в отличие от *P. ostreatus* и *P. cornucopiae* не встречается в пойменных и западинных лесах. Этим определяется характер его расселения.

Оптимальные условия для своего развития в условиях Приволжской возвышенности *P. pulmonarius* находит на плакорах в липово-дубовых лесах и сосняках липовых, в которых он является одним из основных деструкторов липовой древесины и где его обилие определяется количеством отпада. В подзоне смешанных лесов (Московская обл.) *P. pulmonarius* довольно часто встречается в березовых и осиновых лесах, однако существенной роли в разложении этих пород не играет.

Сроки плодоношения *P. pulmonarius* зависят от атмосферных осадков. В Пензенской области в годы с дождливым летом первые плодовые тела появляются обычно в третьей декаде июня. В середине июля плодоношение достигает максимума, далее начинается постепенный спад и к середине сентября образование плодовых тел прекращается. В годы с засушливым летом и теплой осенью характер плодоношения *P. pulmonarius* может быть иным. В условиях Московской области первые плодовые тела *P. pulmonarius* появляются во второй декаде июля, и плодоношение заканчивается во второй-третьей декаде августа (при сохранении суточных температур не ниже 18–20 °С (Барсукова, 1986).

По своим биологическим свойствам *P. pulmonarius* подходит для круглогодичного культивирования в теплицах. Однако для этой цели необходим отбор в природе и селекция крупноплодных штаммов. *P. pulmonarius* можно выращивать и экстенсивным способом на плантациях в теплое время года, используя низкосортную древесину осины.

***Pleurotus citrinopileatus* Sing. – вешенка лимонношляпковая,** съедобный гриб, широко известный жителям Дальнего Востока под названием ильмака. Он был описан Р. А. Зингером (Singer, 1943) по материалам с Дальнего Востока. В европейской части России и в Западной Европе этот вид не встречается, чем объясняется его слабая изученность по сравнению со среднеевропейскими видами рода *Pleurotus*. Данные о *P. citrinopileatus* ограничены диагнозами в работах Л. Н. Васильевой (1950, 1973, 1978), Л. В. Михайловского (1975) и Гильбера (Hilber, 1982), а также краткими сведениями об экологии, ресурсах и культивировании (Дуплищев, Сивашев, 1982; Дуплищев, 1985).

В данной работе приведены результаты изучения особенностей морфологии, экологии и биологии этого гриба. Материалом послужили полевые наблюдения в окрестностях Владивостока и экспериментальные исследования, проводившиеся на кафедре микологии и альгологии МГУ и кафедре ботаники Пензенского сельскохозяйственного института. В работе использовали два штамма – из Приморского края (103774, получен из сектора микологии бывшего Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР) и 34-ДВ (Дальний Восток), выделенные с вязов.

На основе изучения морфологии и анатомии базидиом, собранных в природе и выращенных в культуре, составлен подробный диагноз рассматриваемого вида.

Базидиомы развиваются на толстом клубневидном основании пучками, насчитывающими от 10 до 80 шляпок, из которых 3–4 верхние крупнее остальных. Развитие сростков базидиом начинается с появления из-под коры или щелей на поверхности пней белых клубневидных примордиев, у которых на свету начинает образовываться желтый пигмент и дифференцируются шляпки. Они плотно прижаты друг к другу и одеты сплошным паутинистым покровом.

Диаметр зрелой шляпки от 3–10 до 25 см, форма неправильная, воронковидная, реже плоская в виде щитка. Край вначале подвернутый, потом распрямляющийся, у старых базидиом волнистый вследствие активного латерального роста. Поверхность шляпки сухая, негигрофанная. Дифференциация пилеипеллиса начинается на 2-е сутки после появления примордиев одновременно с дифференцировкой шляпки. В этот период он имеет светлую, беловато-желтую окраску. На 3-и сутки пигментация резко усиливается, а на 4-е окраска становится ярко-лимонной, по краю шляпки бывает заметен черноватый оттенок. На 5-е сутки интенсивность окраски слабеет, так как шляпка начинает покрываться воздушным мицелием, появление которого совпадает с началом активного спороношения. На 6–7-е сутки пилеипеллис полностью теряет лимонный оттенок и становится рыжевато-желтым. У высохших базидиом он имеет охристую окраску.

Пластинки шириной 3–4 мм со многими пластиночками, в шляпке не анастомозирующие, а на ножке образующие сетку, как у *P. cornucopiae,* белые или желтоватые.

Ножки белые или желтоватые у старых базидиом покрываются воздушным мицелием, который обрастает кусочки коры, частицы почвы и т. п. Мякоть вначале нежная, затем сильно грубеющая, белая, на вкус пресная, с сильным запахом муки. Споровый порошок светлый, почти белый, с розовато-фиолетовым оттенком. Споры – 8,5 × 3–3,5 мкм, базидии 26–28 – 4,8–5,3 мкм.

Гифальная система у изученных образцов димитическая. Гильбер (Hilber, 1982) указывает для проанализированных им образцов монимитическую систему. Вероятно, у *P. cirtinopileatus,* как и у близкого к нему вида *P. cornucopiae,* встречается трама и того и другого типа. Пилеипеллис состоит из толстостенных (стенки толщиной до 3 мкм) извилистых узловатых скелетных гиф шириной 3–8 мкм и тонкостенных прямых гиф шириной 6–18 мкм. В траме шляпки и ножки имеются узловатые извилистые толстостенные гифы 4–6 мкм шириной и ампуловидные гифы – 8–15 мкм, а также прямые тонкостенные гифы. У молодых базидиом в пилеипеллисе и траме преобладают тонкостенные гифы, у старых – все гифы становятся толстостенными, происходит огрубение мякоти, и, как следствие, старые шляпки становятся гибкими и жесткими. Они легко разрываются по радиусу и с трудом – поперек.

P. citrinopileatus – условный восточно-азиатский эндем. В этом регионе он занимает те же экологические ниши, что *P. cornucopiae* в европейской части России. *P. citrinopileatus* обитает в широколиственных лесах, являясь основным деструктором отпада ильмовых, особенно ильма долинного. Значительно реже он поселяется на липе, березе, тополе и рябине. Базидиомы развиваются только на мертвой древесине. Гриб вызывает активно распространяющуюся белую гниль. Выход первых базидиом наблюдается в конце мая, что совпадает обычно с появлением листьев на деревьях, и заканчивается в конце октября. Пики плодоношения совпадают с периодами дождей.

Оптимальная температура для развития базидиом в природных условиях + 18 °С. *P. citrinopileatus* относится к числу распространенных и массовых видов. По данным И. Т. Дуплищева (1985), средняя урожайность плодовых тел этого вида составляет 500–600 кг/га.

***Pleurotus calyptratus* (Fr.) Sacc. – вешенка колпачковая.** Среди видов рода *Pleurotus P. calyptratus (Fr.) Sacc.* наименее исследован. Он не перспективен для культивирования, так как его плодовые тела не обладают высокими вкусовыми качествами. Однако этот гриб представляет большой интерес с точки зрения познания филогении и особенностей биологии рода *Pleurotus* в целом.

Приводятся результаты полевых исследований, проводившихся в лесах Пензенской и Курганской областей, а также результаты работ с чистыми культурами, проводимых на кафедре микологии и альгологии МГУ.

Шляпки 3–8 × 2–6 см, полукруглые, почковидные, серовато-коричневые, гигрофанные, очень сходные внешне с таковыми *P. pulmonarius.* Покрывало кремовато-белое, цвета слоновой кости, быстро

разрывающееся и исчезающее. Пластинки со множеством пластиночек, не анастомозирующие, кремовые, при высыхании сильно желтеющие. Мякоть белая, плотная, с непостоянным запахом – от мучного до фруктового, напоминающего запах абрикосов. Ножка не выражена. Плодовые тела образуют сростки от 4–5 до 20 шт. и более. Цвет спорового порошка беловато-кремовый, при высыхании и длительном хранении – светло-охристый. Споры 8–13 × 5,5 мкм.

P. calyptratus – ксилотроф, развивающийся исключительно на древесных породах рода *Populus* L., предпочитает осину (*P. tremula* L.). На других видах – тополе черном (*P. nigra* L.) и тополе белом (*P. alba* L.) – он поселяется крайне редко. В отличие от ранее описанных видов (*P. ostreatus*, *P. pulmonarius*, *P. cornucopiae* (Бисько, Дудка, 1987; Барсукова и др., 1991; Гарибова и др., 1992) *P. calyptratus* первоначально поселяется на живых деревьях, являясь, по-видимому, раневым паразитом. Такая возможность представляется грибу при обламывании или спиливании сучьев, повреждении корового слоя и т. д., поскольку ниже, чем на высоте 1 м, плодовые тела *P. calyptratus* встречались крайне редко. Особенность рассматриваемого вида – появление его плодовых тел на большой высоте (15–20 м), нередко в самой кроне дерева. Это отмечено как на живых, так и на сухостойных деревьях.

Способность мицелия *P. calyptratus* к активному росту и плодоношению в верхней части ствола, то есть в условиях минимального увлажнения древесины за счет абиогенных источников, дает основание предполагать, что *P. calyptratus* относится к числу видов, способных самоувлажнять разрушаемую древесину (Efron, Gong, 1983). *P. calyptratus* является первым звеном в длинной цепи микогенного разложения древесины, поэтому редко встречается совместно с другими видами ксилотрофных грибов. Он отмечен с *Phellinus tremula* (Pers.) Bond. et Boriss., *Lentinus cyathiformis* (Fr.) Bres., *Inonotus rheades* Bond. et Sing., *Punctularia strigoso-zonata* (Schw.) Talbot., то есть с видами, как и он, нуждающимися в свежей, не затронутой другими видами грибов древесине. Вероятно, взаимоотношения между этими грибами имеют характер конкуренции. Способность *P. calyptratus* удерживать за собой первенство тесно связана со степенью увлажнения субстрата. Являясь ксеротолерантным грибом, способным в благоприятных условиях плодоносить 4–5 лет на одной единице субстрата, при повышении влажности он становится неконкурентоспособным и легко вытесняется другими ксилотрофами. Поэтому на валеже (при наличии контакта с почвой) он встречается значительно реже, а плодовые тела мелкие и не образуют больших сростков, что указывает на ослабление и истощение мицелия.

P. calyptratus проявляет определенную разборчивость в отношении субстрата: оптимальными для его развития оказываются стволы диаметром 25–35 см. На тонкомерном сухостое (5–10 см) он встречается значительно реже. *P. calyptratus* способен образовывать своеобразные очаги заражения, насчитывающие 2–4, реже 10–12 расположенных рядом единиц субстрата.

В условиях Русской равнины и Западной Сибири *P. calyptratus* является самым раннеплодоносящим из дереворазрушающих макромицетов. Его плодовые тела появляются обычно в последних числах апреля – начале мая, одновременно с распусканием листьев осины. Плодоношение продолжается до середины июня (Пензенская обл.) или до второй декады июля (Западная Сибирь). В более поздние сроки плодовые тела *P. calyptratus* не обнаружены.

P. calyptratus имеет обширный ареал, в пределах которого частота встречаемости гриба сильно варьирует. По данным Гильбера (Hilber, 1982), в Средней Европе этот гриб очень редок. К редким он относится и в западных районах бывшего СССР – от Русской равнины до Прибалтики и в Украине (Fesenstein, 1985; Гарибова и др., 1989). В условиях Приволжской лесостепи *P. calyptratus* переходит в число распространенных видов, что, скорее всего, является результатом благоприятного для него усиления континентальности климата. Частота его встречаемости составляет обычно 5–7 экз. на 1 га осинового леса. В осиновых колках Западной Сибири *P. calyptratus* становится одним из массовых видов. Интересно отметить, что как в Поволжье, так и в Западной Сибири зона экологического оптимума гриба ограничивается лесостепью. К северу, в лесной зоне, *P. calyptratus* становится редким и вскоре вообще исчезает. Очевидно, это является следствием повышения содержания воды в субстрате, обусловленного увеличением количества осадков и снижением испаряемости в направлении с юга на север. Однако продвижение этого вида на восток не ограничивается лесостепной зоной. Резко континентальный климат тайги Прибайкалья оказывается приемлемым для развития *P. calyptratus*, на нахождение которого в данном регионе указывает А. Н. Петров (1984).

Полученные данные позволяют сделать вывод, что *P. calyptratus* среди видов рода *Pleurotus* наименее требователен к влажности субстрата; развитие *P. calyptratus* на живых деревьях указывает на его повышенную фитопатогенную активность; наиболее благоприятный экологический оптимум для *P. calyptratus* – осиновые леса лесостепной зоны. Относительная приуроченность к субстратам различных видов *Pleurotus* приведена на рис. 1.

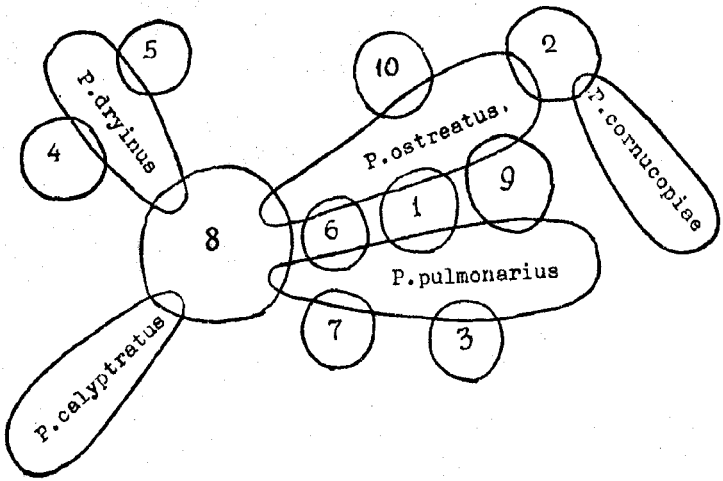


Рис. 1. **Заселение естественных субстратов грибами рода *Pleurotus***

1– береза поникшая – *Betula pendula* Roth.; 2 – вяз – *Ulmus* L.; 3 – ель обыкновенная – *Picea abies* (L.) Karst. ; 4 – ива – *Salix* L. ; 5. – клен ясенелистный – *Acer negundo* L.; 6 – липа сердцелистная – *Tilia cordata* Mill.; 7 – ольха – *Alnus* Mill.; 8 – осина – *Populus tremula* L.; 9 – рябина обыкновенная – *Sorbus aucuparia* L.; 10 – тополь – *Populus* L.

Описанные виды вешенок существенно отличаются друг от друга по вкусовым качествам и органолептическим свойствам плодовых тел. Хорошими вкусовыми качествами обладают *P. citrinopileatus*, *P. cornucopiae*, *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*. Остальные виды не представляют интереса с точки зрения культивирования.

После рассмотрения признаков базидиом широко распространенных в лесах России видов рода *Pleurotus* полезно представить ключ для определения видов этого рода по морфологическим признакам плодовых тел (табл. 1).

Современная систематика агарикоидных базидиомицетов основана на морфологии базидиом. Однако в условиях искусственного получения плодовых тел оценка морфологических признаков на всех стадиях онтогенеза, начиная от базидиоспор, мицелия и колоний на питательной среде до особенностей базидиом, имеет существенное значение для своевременного контроля морфологических признаков штаммов в период культивирования. При уточнении таксономических критериев высших базидиомицетов, в том числе культивируемых видов, существует пробел между результатами исследований морфологии базидиом

Таблица 1

Ключ для определения видов рода *Pleurotus* по морфологическим признакам плодовых тел

1	Пластинки молодых базидиом прикрыты велумом	2
–	Велум отсутствует	5
2	Кутикула шляпки негигрофанная, серовато-белая, кремовая, желтовато-белая, у молодых войлочная, затем грубеющая, разрывающаяся на чешуйки, в сухую погоду неареолирующая	3
–	Кутикула шляпки гигрофанная, иной окраски, неареолирующая	4
3	Базидиомы чаще одиночные, шляпка 5–12 см диаметром, полукруглая, выпуклая или плоская, эксцентрическая или концентрическая. Покрывало волокнистое, быстро разрывающееся, остающееся на ножке в виде белого воротничковидного пушистого кольца. Пластинки белые, кремовые, при подсыхании желтеющие, низбегающие на ножку. Ножка 6–10 × 1–2,5 см, белая, опушенная мицелием. Мякоть белая, плотная со слабым грибным запахом, иногда имеющим редечный компонент, безвкусная. Споровый порошок белый, при длительном хранении буреющий. Споры 9–13 × 3–4 мкм. Плодоносит с середины августа до конца октября. На живых и сухостойных деревьях дуба, липы, березы, осины, ольхи, древовидных ив, ильмовых пород, грецкого ореха. Вешенка лесная – *P. dryinus* (Pers.: Fr.) Kumm.	
4	Базидиомы на субстрате располагаются черепицеобразно по 10–25 шт., реже одиночно. Шляпка 3–8 см диаметром. Округлая, раковиновидная. Кутикула коричневато-серая, гигрофанная, при высыхании блестящая. Покрывало быстро разрывающееся, кожистое. Пластинки кремовые, потом розовато-кремовые, при высыхании желтеющие. Ножка отсутствует или выражена очень слабо. Мякоть белая, у молодых мягкая, у старых сильно грубеющая до кожистой. Запах от слабо грибного до сильно фруктового. Споровый порошок белый. Споры 12–15 × 4–5 мкм. Плодоносит в апреле-мае. На живых, реже сухостойных деревьях осины и других видов тополей. Вешенка колпачковая – *P. calyptratus* (Fr.) Sacc.	
5	Развиваются на травянистых растениях	7
–	Развиваются на древесных растениях	14
6	Развиваются на видах семейства зонтичных	8
–	Развиваются на видах семейства губоцветных (род *Eremostachys*)	13
7	Плодовые тела в сростках по 3–5 шт.	9
8	В основании стеблей *Eryngium*	10
–	В основании стеблей *Ferula*	11
9	Шляпка 3–5(10) см в диаметре, тарелковидная, плоская, иногда языковидная, телесная, светло-охристая до цвета ореховой скорлупы. Пластинки белые, низбегающие на ножку. Ножка цилиндрическая, иногда веретеновидная. Мякоть белая с приятным грибным запахом и вкусом. Цвет спорового порошка от белого до кремового. Споры 9,1–10,5 × 4,8—5 мкм. Плодоносит в мае и сентябре. Вешенка степная *P. eryngii* (DC.:Fr.) Quél. var. *eryngii* Quél.	

Продолжение табл. 1

10	От типовой формы отличается более крупными размерами и светлой, почти белой, иногда коричневатой или сероватой шляпкой. Споры (8,5)9–10 × 4,7—5 мкм *P. eryngii* (DC.:Fr.) Quel. var. *ferulae* Lanzi	
11	От типовой формы отличается одиночным расположением базидиом и светлой, обычно белой окраской шляпки. Споры 10–11(11,5) x 5,1–5,3 мкм *P. eryngii* (DC.:Fr.) var. *nebrodensis* (Juzega) Sacc.	
12	Базидиомы единичные или в небольших сростках. Шляпка 1–1,5 см в диаметре, от плоской до воронковидной, от грязно-белой до серо-коричневой. Пластинки одноцветные, со шляпкой, низбегающие на ножку. Ножка 0,9–1,2 × 0,3 см с узловато-расширенным (до 0,9 см) основанием, эксцентрическая, серовато-коричневатая. Мякоть беловатая. Споры 6,4–7,4(9,5) × 3,2–4,2 мкм Вешенка Комарницкого *P. komarnitzkyi* Vasilkov	
13	Мякоть с сильным запахом муки	15
–	Мякоть с иным запахом	18
14	Кутикула от кремовато-белой до серо-коричневой	16
–	Кутикула лимонно-желтая	17
15	Базидиомы образуют сростки по 5–20 шт. с массивным общим основанием. Шляпка 7–20 см диаметром, воронковидная, эксцентрическая или концентрическая. Пластинки белые с кремовым оттенком, далеко низбегающие на ножку, анастомозирующие, образующие на ножке широко-ячеистую сетку. Ножка 3–4 × 0,7–10 см, грязно-белая, в основании опушенная. Мякоть белая с сильным запахом муки. Споровый порошок белый с розовато-фиолетовым оттенком. Споры 8–9 (10) × 3,5–4 мкм. Плодоносит с мая по октябрь. На отпаде ильмовых, реже других лиственных пород. Вешенка рожковидная *P. cornucopiae* (Paulet) Rolland	
16	Базидиомы образуют сростки по 10–40 шт. с массивным общим основанием. Шляпка 7–20 см в диаметре, эксцентрическая, реже концентрическая, воронковидная или плоская. Пластинки белые или желтоватые, низбегающие, образующие на ножке широкую сетку. Ножка 3–4 × 0,7–10 см, белая или желтоватая, в нижней части опушенная. Мякоть белая, вначале нежная, потом сильно грубеющая. Споровый порошок белый с розовато-фиолетовым оттенком. Споры 7–8,5 × 3–3,5 мкм. Плодоносит с мая по октябрь. На древесине ильмовых пород, реже березы и рябины. Вешенка лимонношляпковая *P. citrinopileatus* Sing.	
17	Шляпка тонкая, мясистая, толщина мякоти не превышает ширины пластинок	19
–	Шляпка толстая, мясистая, толщина мякоти в шляпке равна ширине пластинок или превышает ее	20
18	Базидиомы располагаются на субстрате черепицеобразными группами, состоящими из одиночных плодовых тел или небольших сростков по 3–5 шт. Шляпка от 2–5 до 15–17 см диаметром, от уховидной, вогнутой, с глубокой выемкой в месте прикрепления ножки до воронковидной, край волнистый, у старых базидиом загибающийся вверх. Кутикула от	

Окончание табл. 1

	желтовато-белой или серовато-белой до кофейной. Пластинки белые, низбегающие на ножку, анастомозирующие, с возрастом, особенно при подсыхании, желтеющие. Ножка 1–3(6) × 0,5—1 см, эксцентрическая, белая, сильно опушенная. Мякоть белая, водянистая, в шляпке хрупкая, в ножке плотная, до кожистой, со слабым грибным запахом, включающим едва уловимый редечный компонент. Споровый порошок белый с голубоватым или серовато-розоватым оттенком. Споры 7,5–11 × 3,2–4 мкм. Плодоносит с конца мая до середины октября. На опаде липы, осины, клена, березы, бука, рябины, черемухи. Вешенка легочная *P. pulmonarius* (Fr.) Quél.	
19	Шляпка черно-коричневая или темно-серая, иногда с фиолетовым оттенком	20
–	Шляпка от зеленовато-серой до голубой	21
20	Базидиомы образуют сростки по 4–7, реже более штук. Шляпка 10–12(20) см диаметром, эксцентрическая, реже концентрическая, округлая, раковиновидная, плоская, реже воронковидная. Пластинки серовато-белые, реже кремовые, низбегающие на ножку. Ножка 3–6 × 1,1–2 см, серовато-белая или светло-серая, в нижней части сильно опушенная. Мякоть серовато-белая, плотная, с приятным грибным запахом и вкусом. Споровый порошок лилово-серый. Споры 7,5–11 × 3–4 мкм. Плодоносит в сентябре-октябре. В южных районах – в декабре и марте. На сухостойных, реже живых деревьях осины, тополя, клена, ильма, древовидной ивы. Вешенка обыкновенная, или устричная *P. ostreatus* (Jacq.:Fr.) Kumm. var. *ostreatus* Kumm.	
21	От типовой формы отличается окраской кутикулы и светло-кремовыми без серого оттенка пластинками. Вешенка обыкновенная, или устричная *P. ostreatus* (Jacq.:Fr,) Kumm. var. *columbinus* Quél.	

в природе (in vivo) и морфологии плодовых тел, полученных в культуре (in vitro). Кроме того, недостаточно данных о параметрах мицелиальных структур разных видов *Pleurotus*. В связи с этим комплексное изучение морфологических признаков всех стадий онтогенеза культивируемых высших базидиомицетов представляет интерес как для теоретических построений эволюционного плана, так и для практического применения этих данных в селекции и технологии выращивания высших грибов.

Целью этого этапа работы было изучение систематики, экологии и биологических особенностей видов рода *Pleurotus* с использованием разных методов исследования. Для реализации этой цели были поставлены следующие задачи.

1. Изучение морфолого-культуральных признаков видов и штаммов *Pleurotus* и оценка их значимости для видовых и штаммовых (сортовых) характеристик коллекции видов и штаммов рода *Pleurotus* кафедры микологии и альгологии МГУ, созданной в течение многих лет.

2. Изучение морфологии базидиом, полученных в условиях искусственного культивирования, и оценка стабильности морфологических признаков базидиом в культуре в сравнении с результатами наблюдений этих же параметров в природных условиях.

Материал для исследований взят из коллекции высших базидиомицетов кафедры микологии и альгологии, включающей, кроме дикорастущих видов *Pleurotus*, штаммы и сорта часто неизвестного происхождения, находящиеся в производстве у российских грибоводов.

К настоящему времени коллекция включает 9 видов, 4 разновидности и 32 штамма *Pleurotus*. Были изучены следующие виды и разновидности рода *Pleurotus* (Fr.) Kumm.: *P. calyptratus* (Fr.) Sacc.; *P. citrinopileatus* Sing.; *P. cornucopiae* (Paulet) Rolland; *P. cornucopiae* (Paulet) Rolland *var. citrinopileatus* Peterson; *P. dryinus* (Pers.: Fr.) Kumm.; *P. eryngii* (DC.: Fr.) Quél. *var. eryngii* Quél.; *P. eryngii* (DC.: Fr.) Quél. *var. ferulae* Lanzi; *P. florida* Fovose; *P. ostreatus* (Jacg.: Fr.) Kumm. *var. ostreatus* Kumm. *; P. ostreatus* (Jacg.: Fr.) Kumm. *var. columbinus* Quél.; *P. ostreatus* (Jacg.: Fr.) Kumm. *var. florida* Fovose; *P. pulmonarius* (Fr.) Quél.; *P. salignus* (Pers.: Fr.) Kumm.

В экспериментах виды и штаммы *Pleurotus* были проведены in vitro через полный цикл развития – от споры до споры. Базидиомы in vitro получали стандартными методами на базе АО «Заречье» (Бисько, Дудка, 1987). Повторность всех экспериментов пятикратная.

Морфолого-культуральные признаки изучены у 6 видов и 20 штаммов *Pleurotus* различного происхождения на 7-е сутки выращивания на агаризованном сусле при температуре 24 °С. Учитывались следующие параметры культур: характер воздушного и субстратного мицелиев, наличие тяжей в колониях, зональность роста мицелия, окраска субстратного мицелия и общей поверхности колоний, скорость роста мицелия за определенный период, образование примордиев. Результаты показали, что исследуемые виды и штаммы различаются по 4 параметрам: структуре воздушного мицелия, зональности, цвету и диаметру колоний. Эти параметры были закодированы как альтернативные признаки и обработаны с помощью пакета программ. Для построения кластеров использовали NJ-метод (Swofford, Olsen, 1990), для анализа достоверности топологии (деревьев) применяли bootstrap-анализ (Felsenstein, 1985).

По результатам кластерного анализа достаточно четко выявляются группировки видов и штаммов вешенок (рис. 2). Большинство изученных штаммов *P. ostreatus* образовали группу с высокой степенью сходства (bootstrap – 45%), включающую как известные среди производителей отечественные и зарубежные сорта вешенки (Дон 103, Дон

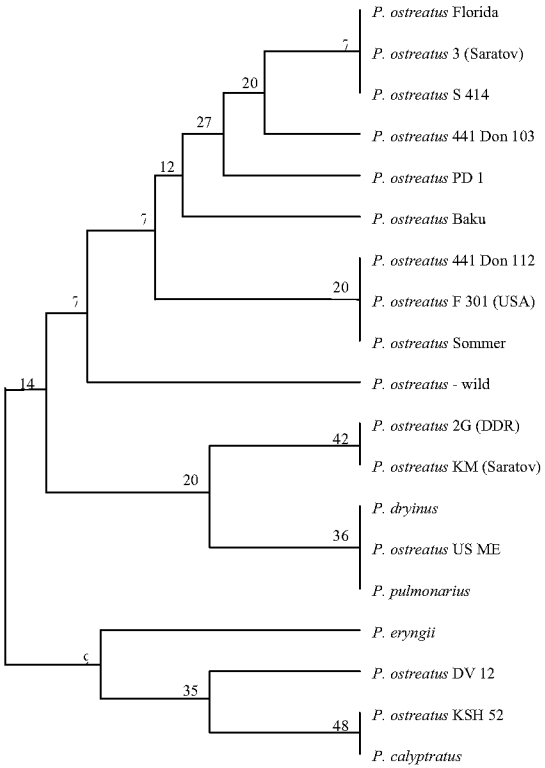


Рис. 2. **Группировка штаммов грибов рода *Pleurotus* по морфологическим признакам мицелия в чистой культуре**

112, Зоммер и Флорида), так и штаммы неизвестного происхождения. В то же время два штамма *P. ostreatus* (из ГДР и Саратова) образовали отдельную группу (42%). Штамм американского происхождения US ME оказался достаточно близким по морфологии с *P. pulmonarius* и *P. dryinus* (39%). Дальневосточный штамм DV 12 и штамм неизвестного происхождения KSH 52 оказались близкими по изученным признакам с *P. calyptratus.* В то же время выявлены отдельные, не связанные между собой штаммы и виды вешенок. Это штамм из Баку, дикий изолят *P. ostreatus* и вид *P. eryngii.* В целом изучение морфолого-культуральных признаков штаммов и видов *Pleurotus* показало наличие определенных параметров, по которым возможна идентификация культур

на стадии анаморф – мицелия. Хотя эти параметры явно недостаточны для разграничения видов, они могут дать первичное представление о характере развития мицелия в культуре и указать на первичные различия культивируемых штаммов вешенки в производстве.

Кроме того, по-видимому, по указанным признакам возможно определить вероятное сходство культивируемых штаммов с отдельными дикими видами *Pleurotus*. Так, выделяется своеобразный по биологии вид *P. eryngii*, обитающий на корнях и стеблях зонтичных.

Во второй серии экспериментов изучались морфологические особенности и условия образования базидиом, полученных in vitro.

В результате установлены основные параметры (температура, влажность, pH), играющие существенную роль в плодообразовании ксилотрофных базидиомицетов.

Установлено, что *P. pulmonarus* и *P. citrinopileatus* образуют базидиомы в более широком по сравнению с *P. ostreatus* и другими видами диапазоне температур – от 14 до 25 °С. *P. cornucopiae* может рассматриваться как термофильный вид. Оптимальным для плодоношения указанного вида является интервал температур от 18 до 25 °С. При этом в природных условиях гриб плодоносит и при более высоких температурах –27–30 °С.

В серии экспериментов изучались морфологические особенности базидиом, полученных in vitro, у шести видов и двух разновидностей рода *Pleurotus* по 11 морфологическим таксономически значимым признакам, используемым при определении видов этой группы (табл. 2).

Для выявления внутривидовой изменчивости морфологических признаков базидиом у вида *P. ostreatus* было исследовано по тем же признакам восемь штаммов, включая как дикорастущие, так и культивируемые в производстве, поскольку в настоящее время влиянию субстрата и условий роста на морфологию базидиом придается особое значение при идентификации видов (Stamets, 1993; Zervakis, Balis, 1996).

Полученные результаты сопоставлялись с описанием дикорастущих базидиом соответствующих видов, собранных в разных регионах России и изученных ранее по приведенным в табл. 2 признакам (Гарибова и др., 1992). Для анализа также использовался материал монографии Гильбера (Hilber, 1982). Поскольку перечисленные признаки носят в основном качественный характер, было проведено сопоставление признаков базидиом разных видов и штаммов.

Особенности морфологии базидиом изученных штаммов *P. dryinus, P. ostreatus* и *P. salignus* укладываются в диапазон их естественной изменчивости. Исключение составили штаммы *P. ostreatus*: 3-ч и штамм «Баку». По морфологическим признакам базидиом – окраске, форме,

Таблица 2

Признаки базидиом, изученные в экспериментах

Признак	Диапазон
1. Характер роста	Сростки, единичные плодовые тела
2. Цвет кутикулы	Кремовый, серый, буро-коричневый, серо-коричневый, лимонно-желтый
3. Форма шляпки	Уховидная, воронковидная, округлая
4. Края шляпки	Гладкий, волнистый, ровный, подогнутый
5. Опушение шляпки	Есть, нет (поверхность шелковистая), опушение по краю
6. Цвет трамы шляпки	Белый
7. Запах	Грибной, мучной
8. Цвет спорового порошка	Белый, серый, серо-розовый, розовый, корочневатый
9. Размер спор	От 7,0×3,3 до 10,5×4,2
10. Гигрофанность	Есть, нет, есть по краю
11. Пластинки	Цвет: белые, серые, розовые; расположение: спускаются на ножку до конца, на 1/3; сетка на ножке из анастомозирующих пластинок – есть, нет

цвету спорового порошка – они отнесены к виду *P. cornucopiae*. Морфологические особенности базидиом *P. pulmonarius* и *P. citrinopileatus*, полученные in vitro, укладываются в диапазон дикорастущих базидиом. У *P. cornucopiae* на базидиомах, выращенных in vitro, выявлены некоторые отличия от дикорастущих плодовых тел. На таких базидиомах отмечено слабое опушение шляпки, не отмеченное у дикорастущих образцов, на ножке отсутствует сетка из анастомозирующих пластинок, характерная для дикорастущих экземпляров.

Особое внимание было уделено анализу признаков базидиом дискуссионных видов *P. florida* и *P. citrinopileatus*, которые рядом авторов рассматриваются как разновидности: первый как разновидность *P. ostreatus*, второй – *P. cornucopiae* (Eger et al., 1979; Zervakis, Balis, 1996). Штаммы *P. ostreatus* var. *florida* и *P. florida* можно рассматривать как представляющие самостоятельный вид *P. florida*. Его отличия не укладываются в диапазон изменчивости базидиом *P. ostreatus* как в естественных условиях (Гарибова и др., 1989), так и полученных in vitro. Штамм *P. cornucopiae* var. *citrinopileatus* по морфологическим признакам базидиом близок к *P. citrinopileatus*, отличаясь от него неподогнутым краем шляпки, не мучным, а грибным запахом, большей интенсивностью розовой окраски спорового порошка, несколько меньшими размерами спор и отсутствием сетки из анастомозирующих пластинок на

ножке. В целом эти отличия незначительны и не затрагивают основные таксономически важные признаки, такие как общий габитус базидиом и окраска кутикулы.

От *P. cornucopiae* этот штамм значительно отличается стабильными признаками: формой шляпки (воронковидная), цветом ее кутикулы (лимонно-желтая), меньшими размерами спор. По основным морфологическим признакам, особенно по постоянной лимонно-желтой окраске, сохраняющейся на всем протяжении развития плодового тела, этот штамм на данном этапе исследования может быть достоверно отнесен к виду *P. citrinopileatus* (табл. 3).

Таблица 3

Отличительные признаки *P. citrinopileatus* и *P. cornucopiae* (Барсукова и др., 1991)

Признаки	*P. citrinopileatus*	*P. cornucopiae*
Окраска шляпки	Лимонно-желтая	Кремовая, охристая, кофейная
Воздушный мицелий на поверхности шляпок старых базидиом	Обильный	Редкий, локализованный только в центре
Край шляпок старых базидиом	Волнистый	Ровный
Количество базидиом в сростке	10–80	7 – 20
Огрубение мякоти у старых базидиом	Сильное	Слабое
Запах мякоти	Мучной	Мучной с анисовым компонентом
Ширина спор	3 – 3,5 мкм	3,5 – 3,7 – 4 мкм
Оптимальная температура для роста мицелия	24 – 28 °С	20 – 28 °С
Линейная скорость роста мицелия на чашках Петри	1,16 – 1,37 см/сут	1,23 – 1,57 см/сут
Появление примордиев	Через 30 сут	Через 22 сут
Оптимальная температура для плодоношения	18 – 20 °С	20 – 25 °С

Виды *P. citrinopileatus* и *P. cornucopiae* различаются по типу гифальных систем базидиом – мономитической у первого и димитической у второго вида.

Имеются данные о половой совместимости *P. citrinopileatus* из Китая с европейскими штаммами *P. cornucopiae* (Stamets, 1993; Zervakis, Balis, 1996). В экспериментах этих авторов совместимость гомокариотических изолятов указанных видов составляла 81–100%. Зервакис и Балиш получили базидиомы *P. cornucopiae* in vitro, характеризующиеся лимонно-желтой окраской, как у *P. citrinopileatus*, и димитической гифальной системой для обоих видов. На основании этих данных

авторы предлагают рассматривать *P. citrinopileatus* как морфологическую разновидность *P. cornucopiae*, считая, однако, что этот вопрос остается дискуссионным.

Данные по морфологии базидиом штаммов *P. cornucopiae* и *P. citrinopileatus*, полученные нами in vitro, значительно отличаются от морфологических параметров, предлагаемых Зервакисом и Балишем (Zervakis, Balis, 1996), и позволяют, по нашему мнению, на данном этапе исследований рассматривать их как самостоятельные виды. Таксономический статус *P. citrinopileatus*, таким образом, требует дополнительных исследований значительного числа изолятов из Восточной Азии.

Обсуждая этот вопрос, следует заметить, что несовместимость гомокариотических изолятов не может быть использована как единственный критерий принадлежности штаммов к разным видам и наоборот (Hilber, 1982; Бисько, Дудка, 1987). Так, по материалам исследований Гильбера большинство штаммов *P. florida* оказалось совместимыми с *P. pulmonarius*, а меньшее число – с *P. ostreatus*. Противоречивые сходные материалы мы имеем и в случае с *P. citrinopileatus*. Гильбер высказал в отношении *P. florida* предположение, что мы имеем дело с этапом видообразования. Это можно распространить и на случай с *P. citrinopileatus* и *P. cornucopiae*. Возможно, что последний вид состоит из двух разновидностей, изолированных друг от друга географически, имеющих свои экологические ниши и отличающихся хемотаксономически и морфологически. Этот этап видообразования приводит к фенотипическим изменениям, но еще не затрагивает геном. Аналогичную картину представляет *P. ostreatus var. columbinus*. На основе этих материалов можно предположить, что род *Pleurotus* находится в процессе эволюции и большие виды, такие как *P. ostreatus* и *P. cornucopiae*, делятся (дробятся) на малые виды, занимая изолированные экологические ниши.

Виды *Pleurotus* незначительно различались по величине базидиоспор. Наибольшей вариабельностью отличался показатель длины спор по сравнению с шириной. Наиболее крупные споры характерны для дикого штамма *P. ostreatus* из Германии – $10{,}53 \pm 0{,}24 \times 4{,}28 \pm 0{,}01$ мкм, наиболее мелкие у *P. citrinopileatus* – $6{,}53 \pm 0{,}15 \times 3{,}7 \pm 0{,}01$ мкм. Различия между штаммами *P. ostreatus* и другими видами *Pleurotus* по величине базидиоспор статистически недостоверны.

Анализ экспериментального материала и сопоставление его с результатами наблюдений в природе за дикорастущими базидиомами рода *Pleurotus* показывает, что наиболее стабильными морфологиче-

скими признаками для изученных видов этого рода можно считать форму шляпки, цвет ее кутикулы, цвет спорового порошка. При оценке морфологических параметров базидиом этим признакам нужно придавать наибольшую таксономическую значимость. Материал проведенного исследования свидетельствует о возможности сохранения в чистой культуре видового разнообразия некоторых ксилотрофных базидиомицетов (макромицетов) с последущим воспроизведением базидиом, сохраняющих при этом основные морфологические признаки вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ.

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова Т. Н. Распространение и биология вешенок (р. *Pleurotus* (Fr.) Kumm.) на территории ЗБС МГУ (Моск. обл.) // Пробл. соврем. биол. М., 1986. Ч. 1. С. 71— 75. Деп. в ВИНИТИ 12. 09. 86. № 6642-В.

Барсукова Т. Н., Иванов А. И. Pleurotus cornucopiae (Paulet) Rolland— новый вид для искусственного культивирования // Микол. и фитопатол. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 113—117.

Барсукова Т. Н., Булах Е. М., Иванов А. И., Урунчиков Ю. А. Pleurotus citrinopileatus Sing. – вид, перспективный для искусственного выращивания // Микол. и фитопатол. 1991. Т. 25, вып. 1. С. 22–26.

Бисько Н. А., Дудка И. А. Биология и культивирование съедобных грибов рода вешенка. Киев, 1987. 146 с.

Бисько Н. А., Фомина В. И , Билай В. Т. Разрушение древесины грибом *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. // Микол. и фитопатол. 1983. Т 17, вып. 3. С. 199–202.

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л., 1953. 1106 с.

Васильева Л. Н. Новые виды грибов // Ботанические материалы отдела споровых растений. М.; Л., 1950. Т. 6, вып. 7–12. С. 188–200.

Васильева Л. Н. Агариковые шляпочные грибы Приморского края. Л., 1973. 330 с.

Васильева Л. Н. Съедобные грибы Дальнего Востока. Владивосток, 1978. 240 с.

Васильков Б. П. Съедобные и ядовитые грибы европейской части СССР. М.; Л., 1948. 134 с.

Гарибова Л. В., Барсукова Т. Н., Иванов А. И. Эколого-биологические характеристики Pleurotus ostreatus (Fr.) Kumm. // Биол. науки. 1989. № 7. С. 73–77.

Гарибова Л. В., Барсукова Т. Н., Иванов А. Н., Иманкулов М. О. Виды вешенок, перспективные для промышленного культивирования // Биол. науки. 1992. № 3. С. 109–115.

Дуплищев И. Т. Возможности выращивания грибов-ильмаков на древесном неликвиде // Производство высших съедобных грибов в СССР. Киев, 1985. С. 97–99.

Дуплищев И. Т., Сивашев В. П. Использование древесного неликвида для выращивания съедобных грибов-ильмаков в условиях юга Приморья // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. Уссурийск, 1982. С. 54–70.

Зерова М. Я., Сосін П. С., Роженко Г. Л. Визначник грибів України. Київ, 1979. Т. 5, кн. 2. 565 с.

Лозовой В. Д. Вешенка на Черноморском побережье Кавказа // Микол. и фитопатол. 1977. Т. 11, вып. 5. С. 382–385.

Лозовой В. Д. Особенности биологии грибов рода *Pleurotus* (Fr.) Kumm. в связи с их культивированием: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1984. 22 с.

Мелик-Хачатрян Д. Г. Микофлора Армянской ССР. Ереван, 1980. 542 с.

Мелик-Хачатрян Д. Г., Нахуцришвили И. Г., Садыхов А. С. Определитель агарикальных грибов Закавказья. Тбилиси, 1985. 263 с.

Михайловский Л. В. Виды вешенок из родства *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. в СССР // Новости систематики низших растений. Л., 1974. Т. 11. С. 211–219.

Петров А. Н. К флоре агариковых грибов юго-западного побережья озера Байкал // Новости систематики низших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 108–116.

Самгина Д. И. Флора споровых растений Казахстана. Алма-Ата, 1981. Т. 13, кн. 1. 268 с.

Сержанина Г. И. Шляпочные грибы Белоруссии. Минск, 1984. 407 с.

Способ выращивания съедобных грибов вешенки обыкновенной (*Pleurotus ostreatus* Fr.): А. с. 1007604 СССР.

Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области (Эколого-систематический список). Л., 1979. 107 с.

Efron B., Gong G. A leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross-validation // Am. Stat. 1983. Vol. 37. P. 36–48.

Eger G., Li S. F., Leal-Lara H. Contribution to the discussion on the species in the *Pleurotus ostreatus* complex // Mycologia. 1979. Vol. 71. N 3. P. 577–588.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783–791.

Hilber O. Die Gattung *Pleurotus* (Fr.) Kummer // Munchen. Vaduz, 1982. 488 s.

King G., Nienhuis J., Hussey C. Genetic similarity among ecotypes of Arabidopsis thaliana estimated by analysis of restriction fragment length polymorphism's // Theor. Appl. Genet. 1993. Vol. 86. P. 1028–1032.

Michael E., Hennig B., Kreisel H. Handbuch fur Pilzfreunde. Jena, 1977. Bd 3. 464 s.

Saitou N., Nei M. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406–425.

Singer R. Das system der Agaricales // Ann. Mycol. 1943. Vol. 41. P. 1–181.

Singer R. The *Agaricales* in Modern Taxonomy // Vaduz. Cramer. 1975. 912 p.

Stamets P. Growing gourment and medicinal mushrooms. Hong Kong, 1993. 552 p.

Studier J. A., Keppler K. J. A note on the neighbour-joining algorithm of Saitou and Nei // Mol. Biol. Evol. 1988. Vol. 5. P. 729–731.

Swofford D. L., Olsen G. J. Phylogeny reconstruction // Molecular Systematic. Sinauer Associates. Sunderland, 1990. P. 411–501.

Zadrazi1 F. The ecology and industrial production of *Pleurotus ostreatus, Pleurotus florida, Pleurotus cornucopiae* and *Pleurotus eryngii* // Mushroom Sci. 1974. Vol. 9. P. 621–652.

Zervakis G., Balis C. A pluralistic approach in the study of *Pleurotus* species with emphasis on compatibility and physiology of the European morphotaxa // Mycol. Rev. 1996. Vol. 100. N 6. P. 717–731.

Fungi belonginc to the Genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in EURASIA

Kari Korhonen

Abstract

During the last 25 years the forest pathogens '*Heterobasidion annosum*' and '*Armillaria mellea*' (*sensu lato*) have been split into several species. The main characteristics of the biological species belonging to the genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in Eurasia are reviewed: morphology, life cycle, relatedness, distribution, ecology, and importance as forest pathogens. Some aspects of their evolution, as well as practical applications with respect to our knowledge of the species, are shortly discussed.

Additional key words. *Heterobasidon annosum s. str., H. parviporum, H. abietinum, H. insulare, Armillaria mellea s. str., A. ostoyae, A. borealis, A. gallica, A. cepistipes, A. tabescens, A. ectypa, A. jezoensis, A. nabsnona, A. sinapina, A. singula,* intersterility group.

1. Introduction

During the last 25 years our picture of the root-rot fungus *Heterobasidion annosum* and the honey fungus *Armillaria mellea* has changed considerably because both of these fungi have been split into several species. This has opened up new aspects on the life of these fungi, on their functioning in forest ecosystems, as well as on their control in managed forests. In this review my aim is to give an overall picture of what is currently known about the fungi belonging to the genera of *Heterobasidion* and *Armillaria* in Eurasia.

The members of these genera are wood decay fungi that are widely distributed in the forests of the Northern Hemisphere (Fig. 1 and 2). *Armillaria* also has a wide distribution in the tropics and in the Southern Hemisphere. Its host spectrum includes a large number of coniferous and deciduous trees, other woody and non-woody plants, and it even forms symbiotic associations with some higher plants (Sokolov 1964; Kile et al., 1991; Termorshuizen, 2000). The genus *Heterobasidion* is restricted to coniferous forests; it inhabits regions with a temperate or at the most a subtropical climate, and in the Southern Hemisphere it is represented

Fig. 1. **The distribution of *Heterobasidion annosum s. lat.* (dark shading), *H. araucariae* (light shading) and *H. insulare* (line). Data mostly from C. M. I. Distribution Maps of Plant Diseases, Map No. 271. Ed. 3 (1980)**

Fig. 2. **The distribution of the genus *Armillaria*. Data mostly from C. M. I. Distribution Maps of Plant Diseases, Map No. 143. Ed. 4 (1980)**

only in Australia and adjacent areas (Korhonen and Stenlid, 1998). Both genera are absent in the northernmost forests growing in permafrost areas.

The diseases of trees caused by *Heterobasidion* and *Armillaria*, the former as 'annosus root rot', 'Fomes root rot' or 'Heterobasidion root rot' and the latter as 'Armillaria root rot', are known to foresters as a consequence of the

damage they cause in managed forests. The economical importance of these diseases can be seen in the high number of publications dealing with *Heterobasidion* and *Armillaria* ever since the days of Robert Hartig, and especially since the Second World War. People in many parts of the world also know *Armillaria* well as an edible mushroom, and not without importance is its use as a source of medicines in eastern Asia.

Twenty-five years ago the taxonomic picture of these fungi was simple. In forest pathology, the genus *Heterobasidion* was represented only by *H. annosum* (Fr.) Bref. Two species of *Armillaria* were commonly recognized: the annulate *A. mellea* and the exannulate *A. tabescens*. Consequently, species identification was easy for a forest pathologist. But the behaviour of these fungi was not always so easy to understand. Their wide distribution in the world, large number of host species and variable host preference in different regions puzzled many of the researchers who were working with *H. annosum* or *A. mellea*, «Champignon Caméléon», as the French forest pathologist Bernard Boullard called the latter fungus.

Until 1980, some 30 *Armillaria* species had been described by taxonomists in different parts of the world (reviewed by Watling et al., 1991 and Pegler, 2000) but, with a few exceptions, only '*A. mellea*' was blamed for the damage caused by Armillaria root rot in the forest. One reason for this was that fruit bodies were necessary for more exact species identification, and they were available only occasionally. In addition to *H. annosum,* a distinct species within the genus *Heterobasidion* was *H. insulare* (Murr.) Ryv., a locally common saprotrophic wood-decay fungus in eastern Asia. However, as a non-pathogenic species it received little attention. A few other species of *Heterobasidion,* all of them rare, had been described from southern Asia and Central America (rev. by Niemelä and Korhonen 1998).

For a forest pathologist, the taxonomic situation became more complicated, but the behaviour of the fungi easier to understand, when the sexual mechanisms of *Armillaria* and *Heterobasidion* were solved and mating tests (interfertility tests) were applied to these fungal genera (Hintikka, 1973; Korhonen 1978a, b; Anderson and Ullrich 1979). They made it possible to identify true biological species from pure culture isolates. Since then, the mating tests have been a valuable tool in the research of *Heterobasidion* and *Armillaria*. Molecular genetics methods have further aided in solving the puzzle associated with these genera.

Because the results obtained with interfertility tests do not always coincide with the species concepts based on morphological characteristics alone, the following review deals only with those species that have been shown to be true biological species.

2. The genus *Heterobasidion*

The mating tests carried out in Europe and North America revealed five intersterility groups within *H. annosum*: the European P (pine), S (spruce) and F (fir) groups, and the North American P and S groups (Korhonen 1978b, Chase and Ullrich 1988). The Australian *H. annosum* proved to be different from the Northern Hemisphere groups, and was described as a new species, *H. araucariae* Buchanan (Buchanan 1988).

In laboratory tests all the European and North American groups show varying degrees of sexual compatibility with each other and, on the basis of this, the groups can be divided into two clusters. One cluster consists of the European P and the North American P group. The other cluster includes the European S, the North American S and the European F group. Sexual compatibility within each cluster is high, but between them it is low.

In Europe, the S group and the F group are very close relatives. The S group has a northern distribution and its host tree is Norway spruce (*Picea abies*), while the F group has a southern distribution and its main host is silver fir (*Abies alba*). The distribution areas overlap in central Europe. In tests carried out in the laboratory, the S strains originating from central Europe show a low compatibility with the F strains, whereas the S strains from northern and eastern Europe are more frequently compatible with the geographically distant F strains (Korhonen et al., 1997). It is noteworthy, however, that although the S and F isolates readily mate with each other in the laboratory, no hybrids have been found in nature, suggesting that they are not competitive in the forest (Garbelotto et al., 1998; Johannesson and Stenlid, 2001). Hence it seems that the S group and F group in Europe represent two genetically isolated species.

Because morphological differences were also observed in the fruit bodies, Niemelä and Korhonen (1998) raised the three European intersterility groups of *H. annosum sensu lato* to the species level. The P group was considered to represent the original *Polyporus annosus* described by E. M. Fries in 1821 (later O. Brefeld in 1888 gave the unfortunate generic name *Heterobasidion* to this homobasidiomycete). The European S group was named as *H. parviporum* and the F group as *H. abietinum*. The taxonomic rank of the North American P group and S group has not been determined so far. They may be regarded as subspecies of *H. annosum s. str.* and of *H. parviporum*.

Although *H. parviporum* and *H. abietinum* in Europe are separate species, the situation in the whole of Eurasia is more complicated because *Heterobasidion* isolates from eastern Asia show a very high sexual compatibility with both these European taxa. On the basis of mating experiments

alone it is difficult to conclude into which species the eastern Asian strains belong. The DNA investigations carried out so far, however, indicate that the eastern Asian strains are more closely related to *H. parviporum* than to *H. abietinum* (Johannesson and Stenlid, 2001; Dai et al., 2003). Some differentiation has developed also between the geographically distant European *H. parviporum* and the Eastern Asian population, but it seems reasonable to include these two populations in the same species.

2.1. Species of *Heterobasidion* in Eurasia

H. annosum (Fr.) Bref. *s. str.* The relatively large pores and the hard upper surface near the outer margin of the fruit body are the most prominent specific characteristics of the fruit bodies of *H. annosum s. str.* (Mugnai and Capretti, 1989, Niemelä and Korhonen, 1998). This fungus has a wide host spectrum. Species of pine are the main hosts, and *H. annosum s. str.* is evidently the fungus that causes the Heterobasidion root rot of pine stands everywhere in Europe. Its distribution follows roughly the distribution area of pines, covering most parts of Europe and probably a part of northern Africa (Fig. 3). However, the northern limit of the distribution in the Nordic

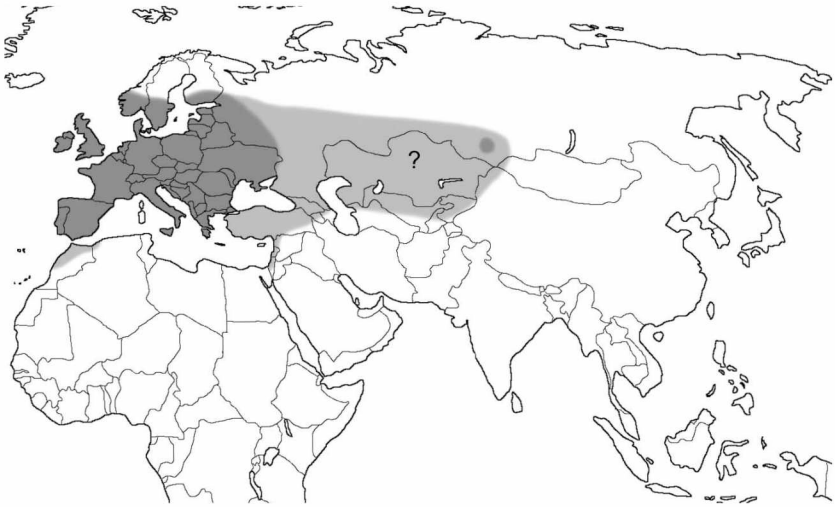


Fig. 3. **Approximate distribution of *Heterobasidion annosum s. str.* Dark shading indicates regions where the fungus has been identified (not necessarily in each country shaded), and light shading shows regions where the occurrence of the fungus is likely**

Countries is approximately 63 °N, far from the northern limit of Scots pine (*Pinus sylvestris*) at ca. 70 °N. Outside Europe, *H. annosum s. str.* has so far been found only in the Altai region, Southern Siberia, where it causes considerable damage in Scots pine plantations (Korhonen and Malenko 2002). This fungus seems to be rare or absent in eastern Asia. We have identified 14 isolates of *Heterobasidion* from pine stumps in north-eastern and south-western China and Taiwan. This material did not include *H. annosum s. str.*; thirteen isolates belonged to *H. insulare* and one to *H. parviporum* (Dai et al., 2002). A point worth mentioning in this connection is that two important tree species in Siberia, *Larix sibirica* and *Pinus sibirica*, are attacked by Heterobasidion root rot, but so far it is not known which species causes this damage.

H. annosum s. str. has been identified from ca. 50 species of trees belonging to the native coniferous genera *Pinus, Abies, Larix*, *Picea*, *Juniperus*, and to several introduced coniferous genera. It causes economically important root rot on Scots pine and Norway spruce, and considerable harm to *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *P. pinea*, *Larix* spp., *Picea sitchensis* and *Pseudotsuga menziesii* (Korhonen, et al., 1998 a, b). It has been most damaging in pine plantations on former agricultural soil. As a result of the bad experiences with pure pine cultures on such sites, it is recommended to cultivate resistant tree species only, or to use a mixture of pine and deciduous trees and to delay the first thinning as long as possible (Ankudinov, 1950; Wagenknecht, 1992, Bernadzki 1997; Lygis et al., 2001). The damage caused by the fungus on pine growing on old forest sites is smaller, but locally it can be significant, e. g. in south-eastern Finland and England (Gibbs et al., 2002).

Norway spruce is susceptible to *H. annosum s. str.*, but the incidence of this fungus on Norway spruce is generally low in the natural distribution area of spruce. In southern Finland, for instance, the mean proportion of *H. parviporum* and *H. annosum s. str.* in the butt rot of spruce is approximately 9:1. However, outside the natural distribution area of Norway spruce, in areas with a history of pine, *H. annosum s. str.* is usually the dominating species of *Heterobasidion* also on spruce (Korhonen et al., 1998a). It causes similar butt rot as *H. parviporum* on spruce, but the mean extension of decay in the stem tends to be smaller (Vasiliauskas and Stenlid, 1998).

One particular characteristic of *H. annosum s. str.* is that it readily attacks many deciduous trees when they grow as a mixture with a susceptible conifer, especially with pine. Recently *H. annosum s. str.* was reported to attack pure young stands of *Betula pendula* planted on sites where the fungus had destroyed a pine plantation on former agricultural soil in Lithuania (Lygis et al., 2002). Attacks of a pure deciduous tree stands by *Heterobasidion* are very exceptional (Bullen and Wood, 1979).

H. parviporum Niemelä & Korhonen. The fruit bodies of *H. parviporum* can usually be distinguished relatively easily from *H. annosum s. str.* on the basis of their small pores and the velvety appearance of the upper surface near the outer margin, as seen under low magnification (Mugnai and Capretti, 1989; Niemelä and Korhonen, 1998).

In Europe this fungus attacks almost solely Norway spruce, but in the north-eastern part of European Russia and in Siberia *Abies sibirica* is also commonly attacked. The main distribution of *H. parviporum* in Europe is restricted to the area of natural distribution of Norway spruce (Fig. 4). Consequently, the fungus is rare or absent in the westernmost and southernmost parts of Europe. In the north of Scandinavia, the distribution extends close to the northern limit of spruce, to ca. 68 °N; here the fungus has been found only on the most fertile sites, and on such sites it is not rare (T. Niemelä, personal comm.). However, it has almost no economical importance in the north; significant damage is restricted to the regions south of 64 °N.

H. parviporum has obviously a wide distribution in central and eastern Eurasia, extending through central Asia and southern Siberia to northern China, Japan and the eastern Himalayas. As stated above, the European population shows some differentiation from the easternmost populations. Several species of *Picea* and *Abies* belong to the host species of *H. parviporum*

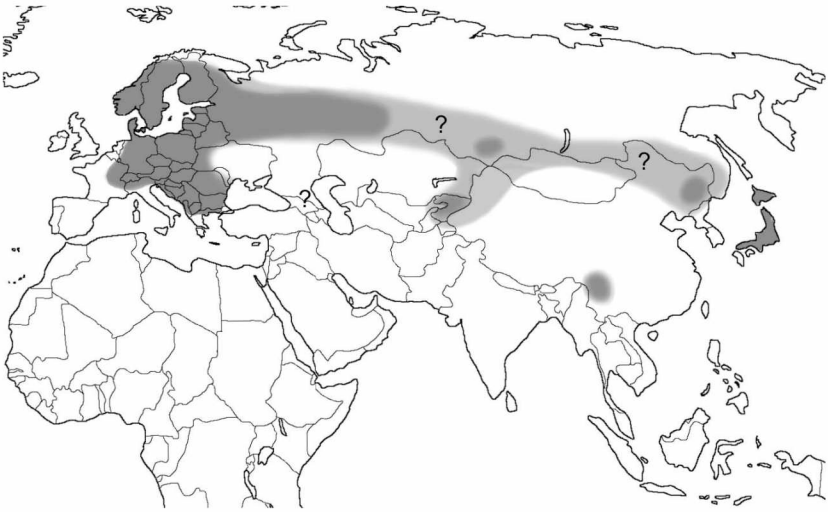


Fig. 4. **Approximate distribution of *Heterobasidion parviporum*. Shading as in Fig. 3**

in eastern Asia. The severe damage that the fungus causes on Norway spruce in the managed forests of Europe decreases eastwards, and in China and Japan *H. parviporum* seems to be primarily a saprotroph (Dai et al., 2003).

In addition to the attacks on *Picea* and *Abies*, *H. parviporum* can kill saplings of pine around infected spruce stumps. Older pines are very resistant, and no significant damage caused by this fungus has been recorded on pine in Europe. *H. parviporum* has been identified occasionally also on *Abies alba* and on several introduced coniferous species belonging to the genera *Abies, Larix, Picea, Pinus* and *Pseudotsuga*. Deciduous trees are seldom attacked by *H. parviporum*; there are only a few records from *Betula, Alnus, Populus* and some other woody plants (Piri, 1996).

H. abietinum Niemelä & Korhonen. *H. abietinum* is a very close relative of *H. parviporum*. Externally its fruit bodies, unfortunately, can resemble both *H. parviporum* and *H. annosum s. str.* The pore diameter and the length of the hyphae on the upper margin of the fruit body, for instance, are variable. In general, the fruit bodies are thicker than those of *H. parviporum* (Mugnai and Capretti, 1989; Niemelä and Korhonen, 1998). A thorough investigation on the morphological characteristics of *H. abietinum* has not yet been carried out.

This fungus has a southern distribution and its main hosts are species of *Abies*. Up to now it has been found only in central and southern Europe, although its occurrence in adjacent regions (North Africa, Turkey) is likely (Fig. 5). The occurrence of *H. abietinum* may be restricted to this area

Fig. 5. **Approximate distribution of *Heterobasidion abietinum*. Shading as in Fig. 3**

because, between Turkey and the western Himalayas, there is a gap of approximately 2000 km in the natural distribution of *Abies* species, and the type of *Heterobasidion* attacking fir species in the western Himalayas is not known.

H. abietinum causes considerable damage in silver fir (*Abies alba*) forests in the Apennine Mountains of Italy and in *Abies cephalonica* and *A. borisii-regis* forests of Greece (Capretti et al., 1994; Tsopelas and Korhonen, 1996). The high pathogenicity of the fungus in these regions seems to be connected with dry summers that weaken the trees. In the Alps, in central European mountains and in the Pyrenees, where the summers are moister, silver fir is more resistant against *H. abietinum*, and the fungus occurs mostly in stumps and logs (Korhonen et al., 1998a; Munda et al., 1994).

There are several other species of *Abies* in southern Europe and Asia Minor, all of them having a small distribution area, but it is not known whether they are hosts of *H. abietinum*. In mixed fir forests *H. abietinum* can occasionally infect several native or introduced conifers, such as Norway spruce, species of *Juniperus, Larix, Pinus* etc., and even deciduous trees, but the pathogenicity against hosts other than fir is low. *H. abietinum* is also able to kill young seedlings of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) growing around infected silver fir stumps, in a comparable way as *H. parviporum* kills pine saplings around infected spruce stumps. With increasing age Douglas fir seems to become resistant to *H. abietinum*, but it can be attacked by *H. annosum s. str.* (Capretti et al., 1994).

H. insulare (Murr.) Ryv. This East Asian fungus has a distribution area extending from the Russian Far East and Hokkaido in the north to the Philippines and Myanmar in the south and the Himalayas (India and Nepal) in the west (Fig. 1). It is a saprotroph growing on coniferous wood of *Pinus, Abies, Picea, Keteleeria* etc. The fruit bodies are generally small, the upper surface is reddish, and the pores often irpicoid. Sometimes the fruit bodies look very similar to *H. parviporum*.

A recent investigation based on mating experiments and DNA studies showed that *H. insulare* is a species complex (Dai et al., 2002). Two intersterile groups were recognized: one ('the N group') was found in northern China and Japan and the other one ('the T group') in Taiwan and Guizhou province of southern China. However, the situation appears to be even more complicated: isolates from Yunnan province, south-western China, although closely related with the N group, showed only partial sexual compatibility with it. Moreover, a morphological comparison suggests that the original type specimen of *H. insulare*, described by W. A. Murrill in 1908, represents a different species from the intersterility groups presented above (Dai et al., 2002).

2. 2. Evolutionary considerations

Two hypotheses have been presented on the origin of the closely related *H. parviporum* and *H. abietinum*. According to one of them (Korhonen et al., 1997), the origin of these species is somewhere in eastern Asia, possibly in the Himalayan region (which is one of the main centres of plant evolution in the world). From there, the ancestral form of *H. parviporum* has spread northwards and westwards through southern Siberia, specializing on the eastern and northern species of *Picea* and *Abies*. One branch of this line crossed the Bering Strait to North America and differentiated into the North American S group. The westward spreading of the ancestral form of *H. abietinum* took place along the mountain ranges of southern Asia where southern species of *Abies* were the host trees. In Europe the differentiated branches of *H. parviporum* and *H. abietinum* came into contact with each other, and a mating barrier started to develop there to prevent the formation of unfit hybrids.

According to the other hypothesis, the separation of *H. parviporum* and *H. abietinum* has taken place as a result of sympatric speciation relatively late in Europe (Garbelotto et al., 1998), possibly forced by geographical isolation of the host trees *Picea* and *Abies* during glacial periods (La Porta et al., 1997).

The results of DNA investigations seem to favour the first hypothesis. Within the *H. parviporum* cluster, *H. abietinum* shows the highest degree of differentiation, suggesting that its separation from the common ancestor has taken place first. Later the ancestral *H. parviporum* and the North American S group separated from each other (Johannesson and Stenlid, 2001). Because *H. abietinum* seems to be geographically isolated from the East Asian *H. parviporum* population, there has been no selection pressure for the development of intersterility between them, in spite of a relatively high degree of genetic differentiation.

The phylogeny of the '*H. annosum* cluster' (including the European *H. annosum s. str.* and the North American P group) is unknown. The higher genetic variability of the European *H. annosum s. str.* compared with the North American P group (Otrosina et al., 1993), suggests that the origin is in Eurasia. It may be significant that representatives of this cluster have not yet been found in eastern Asia, which may be the evolutionary centre of the '*H. parviporum* cluster' (including *H. parviporum*, *H. abietinum* and the North American S group).

2. 3. Practical applications of our knowledge of the species

Knowledge about the varying distributions and host preferences of different species of *Heterobasidion* can be exploited in practical forestry. For instance, although *Heterobasidion* occurs in northern Finland, there is

hardly any danger of root rot on pine because the only *Heterobasidion* present there is *H. parviporum*, and pine is almost resistant against it. For the same reason, spruce stands infected by Heterobasidion root rot in southern Finland can be regenerated relatively safely with pine (provided that the soil is suitable for this tree); some mortality may occur when the pine is young, but this ceases later on. Practical foresters had observed this long before anything was known about *H. parviporum* and, without listening to the warnings of forest pathologists, regenerated spruce stands infected by Heterobasidion root rot successfully with pine – unfortunately sometimes also on sites where the soil was not suitable for this tree.

Although different species of *Heterobasidion* have a relatively similar behaviour, it is useful to know the species in question always when e. g. control experiments are carried out. It is interesting that both *H. parviporum* and *H. abietinum* seem to be absent in Great Britain, which is the country where a considerable number of investigations on *Heterobasidion* have been carried out and successful control methods developed.

3. *Armillaria*

3. 1 Life cycle

The genus *Armillaria* is, in some respects, exceptional among higher basidiomycetes, especially because the members of this genus have a diploid vegetative mycelium. The cells in the hyphal tips are uninucleate; in primary single-spore mycelia they are haploid, in secondary mycelia diploid. Most species are heterothallic and have a tetrapolar (bifactorial) mating system, but the genus also includes bipolar (unifactorial) and homothallic forms, especially in the tropics (Guillaumin et al., 1994; Abomo-Ndongo et al., 1997).

Two types of life cycles occur within the genus: a diploid cycle and a diploid-dikaryotic cycle (Grillo et al., 2000). In the diploid cycle, diploidization takes place soon after the mating of haploid single-spore mycelia. No dikaryotic stage has been observed during the mating process. The vegetative mycelium and the fruit bodies are diploid. The clampless basidia develop directly from ununucleate diploid cells and there is no fusion of nuclei in the basidium. Meiosis produces four haploid basidiospores.

In the diploid-dikaryotic cycle the mating between two haploid mycelia first produces a dikaryotic stage: binucleate hyphae with clamp connections. This stage is transient and lasts for only a few cell generations. Then diploidization eventually takes place in hyphal tip cells, and the mycelium turns diploid (Korhonen and Hintikka, 1974). However, there is a strange

phenomenon in young fruit bodies: dikaryotic hyphae with haploid nuclei appear again, apparently as a result of haploidization (Grillo et al., 2000), and later the clamped basidia develop from these dikaryotic hyphae. Two nuclei fuse in the basidium, as is usual in the basidiomycetes, and meiosis produces four basidiospores.

There are thus two diploidizations and two haploidizations in the life cycle of those *Armillaria* species having clamped basidia – quite an unusual phenomenon among living organisms. Furthermore, several haploidizations may take place in the same fruit body, resulting in a genetic mosaic (Peabody et al., 2000). The mechanism of this haploidization process is unknown.

3. 2. Grouping of the *Armillaria* species

The species composition of the genus *Armillaria* is relatively well known in Europe, North America, Australia, New Zealand and Japan. Seven biological species have been found in Europe, ten in North America, ten in Japan and six in Australia and adjacent areas. Altogether, the number of biological species of *Armillaria* so far identified in the world is approximately 25, but the situation e. g. in southern Asia and in South America is not known. Most biological species also represent distinct taxonomical species, and a species name has been given to all of them except the 'North American Biological Species X', Japanese 'Nag E' and some intersterile groups recently found China. Partial interfertility between different species within a continent does not occur or it is rare, but it may occur between species originating from different continents (Banik and Burdsall, 1998).

According to the relatedness, the biological species of *Armillaria* occurring in Eurasia and North America can be arranged into several clusters (Anderson and Stasovski, 1992; Korhonen, 1995; Terashima et al., 1998). The following clusters have been recognized:

– The *A. mellea* cluster. The ring is well-developed, stipe not bulbous at the base. Basidia are clampless. The sexual system is heterothallic tetrapolar (some strains are homothallic) and the life cycle diploid. Only one species belonging to this cluster has been recognized in the Northern Hemisphere: *A. mellea* (in strict sense). It occurs in Eurasia, North America and also in central and southern Africa.

– The *A. ostoyae* cluster. The ring is thick and well-developed, stipe not bulbous, and scales on the cap are relatively large. The branching of rhizomorphs is dichotomous. Basidia have a clamp. The sexual system is heterothallic tetrapolar, life cycle diploid-dikaryotic. Three species are known: *A. ostoyae* (Eurasia and North America), *A. borealis* (Eurasia) and *A. gemina* (North America).

– The *A. gallica* cluster. The ring is delicate and the stipe bulbous at the base. Rhizomorphs are abundant, thin and cylindrical, and their branching is monopodial. Basidia clamped, sexual system tetrapolar, life cycle diploid-dikaryotic. Several species belong to this cluster: *A. gallica* (Eurasia and North America), *A. cepistipes* (Eurasia and western North America), *A. sinapina* (North America, East Asia), *A. jezoensis* (East Asia), *A. singula* (East Asia), *A. calvescens* (North America), *A. nabsnona* (North America). In addition, the unnamed North American Biological Species (NABS X) belongs to this cluster.

– The *A. tabescens* cluster. The stipe is without ring. Rhizomorphs are scarce. Basidia clamped, sexual system tetrapolar, life cycle diploid-dikaryotic. This cluster includes only one species, *A. tabescens*, occurring in Eurasia and North America. However, according to Kile et al. (1994), the North American strains of this fungus are intersterile with the European *A. tabescens*, and represent another species called *A. monadelpha* Morgan.

– The *A. ectypa* cluster. This cluster contains only one species, the Eurasian *A. ectypa* that grows on peat bogs. It is homothallic but, interestingly, the basidia are clamped, suggesting that the life cycle could be diploid-dikaryotic (Zolciak et al., 1997).

3. 3 The European species of *Armillaria*

A. mellea (Vahl: Fr.) Kumm. *s. str*. The yellowish fruit bodies have a thick ring and usually a slender stipe. The clampless basidia are a good characteristic for species identification (for identification key of the European *Armillaria* species, see Watling, 1992). This fungus occurs in central and southern Europe, but is common only in the southern and western parts of this area (Fig. 6). The northern limit of its distribution is in Denmark, Poland and Ukraine (Watling, 1992; Lakomy, 2001; Radzievskaya and Dyakov, 1987). Outside Europe the fungus has been identified from Iran (M. Saber and K. Korhonen, unpubl.), Japan, North America, and from northern, central and southern Africa. The strains from central Africa and Japan are, however, homothallic (Abomo-Ndongo et al., 1997; Ota et al., 1998). The Japanese form has been described as a subspecies: *A. mellea* ssp. *nipponica* (Cha et al., 1997). – The European *A. mellea s. str.* was most likely accidentally introduced to South Africa by the early Dutch settlers (Coetzee et al., 2001), and some exchange of homothallic *A. mellea* strains may have taken place also between Japan and Africa (Ota et al., 2000).

A. mellea s. str. is a strong pathogen of deciduous trees, but attacks also occasionally conifers, e. g. *Abies* (Tsopelas, 1999). It is a harmful inhabitant in fruit tree gardens and vineyards of Europe and North America. The

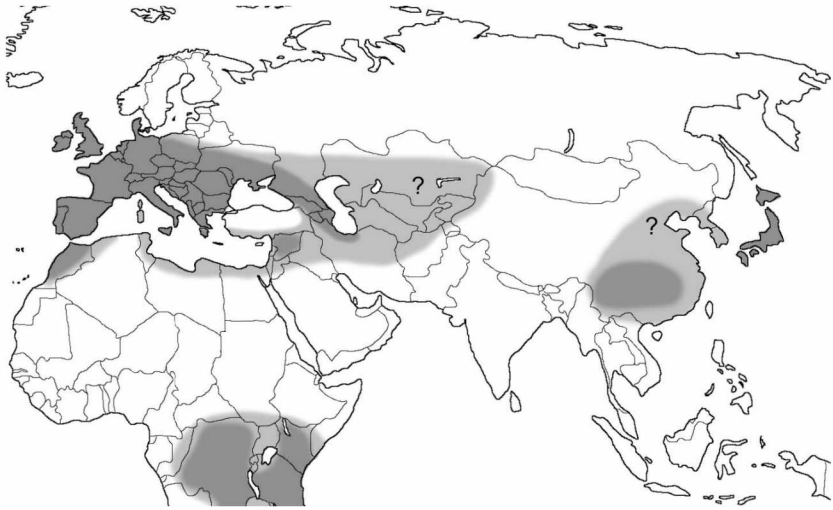


Fig. 6. **Approximate distribution of *Armillaria mellea s. str.* Data mostly from CAB International, Distribution Maps of Plant Diseases, Map No. 143, Ed. 5 (1997). Shading as in Fig. 3**

rhizomorphs are few and short and do not play an important role in the spreading of the fungus over long distances in the soil, but are more important in the infection of neighbouring roots (Guillaumin et al., 1993).

A. ostoyae (Romagn.) Herink (syn. *A. obscura* Schaeff.:Fr.) has a wide distribution in Eurasia and North America (Fig. 7). Large scales on the cap and often also on the stipe are the most striking morphological characteristic of the fungus. *A. ostoyae* lives both on coniferous and deciduous wood, but it is a strong pathogen only on conifers, pines in particular. In spite of this kind of host preference, it does not live in the boreal coniferous forests zone but inhabits more southern vegetation types. In managed forests of temperate regions it causes considerable damage, especially in central Europe and western North America. In Europe, *A ostoyae* attacks mostly young pines, older trees being more resistant.

A. ostoyae does not produce an extensive network of rhizomorphs in the soil but apparently mainly spreads along roots from tree to tree. Subsequently, one fungal individual can occupy large areas. Together with *A. gallica* this fungus is said to be one of the largest living organisms in the world (Smith et al., 1992); in fact, the largest area occupied by one *A. ostoyae* individual (genet) in western North America has been found to be approximately 965 ha, and the

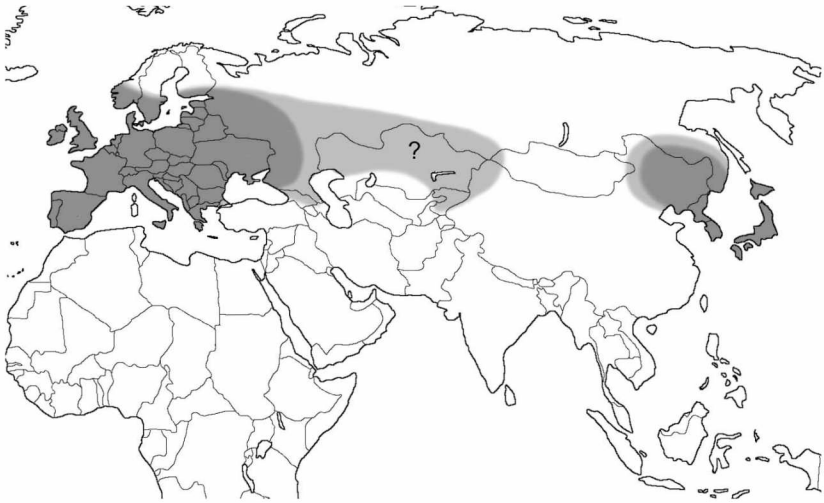


Fig. 7. **Approximate distribution of *Armillaria ostoyae*. Shading as in Fig. 3**

age of such a fungal individual was estimated to be between 1900 and 8650 years (Ferguson et al., 2003). The largest genets recorded in Europe are a few hectares only (Legrand et al., 1996; K. Korhonen, unpubl.)

A. borealis Marxm. & Korhonen is a northern relative of *A. ostoyae*, common in coniferous and deciduous forests, and less pathogenic. Up to now it has been found only from Europe, but the most eastern record is from the Ural region (K. Korhonen, unpubl.), and the distribution area very probably extends much farther eastwards (Fig. 8). The northern limit of the distribution in Europe is in northern Scandinavia and the southern limit in the Alps and Hungary (Anselmi and Lanata, 1989; Szanto, 1998). The fruit bodies resemble those of *A. ostoyae*, but the scales are smaller. In the Nordic Countries it fruits earlier than *A. ostoyae* and *A. cepistipes*.

As in the case for *Armillaria* species in general, *A. borealis* can grow on several host species, usually as a saprotroph on dead wood. Vigorous trees are generally resistant, but Norway spruce can be attacked, often through a damaged taproot, and the fungus then decays the dead heartwood at the very basal part of stem. Compared with *Heterobasidion parviporum* on Norway spruce, the damage caused by *A. borealis* is usually small. Weakened trees, both coniferous and deciduous ones, are susceptible, and the fungus rapidly colonizes the basal parts of such trees with the aid of rhizomorphs growing under the bark.

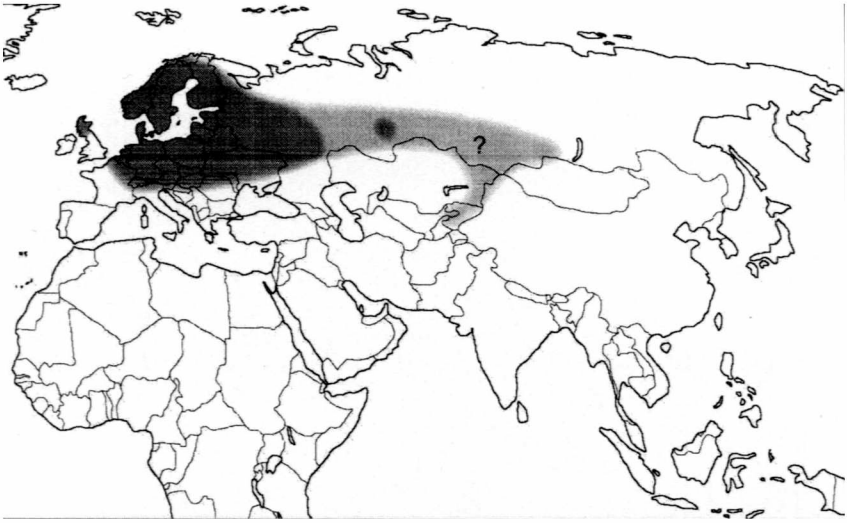


Fig. 8. **Approximate distribution of *Armillaria borealis*. Shading as in Fig. 3**

A. gallica Marxm. & Romagn. (syn. *A. bulbosa* (Barla) Kile & Watling, *A. lutea* Gillet) is a common member of the mycoflora in the temperate deciduous forests zone of Europe. The northern limit of its distribution is in southernmost Sweden (Fig. 9). Besides Europe, it occurs in North America and East Asia, and has been recorded from Iran (M. Saber and K. Korhonen, unpubl.). The fruit bodies have a delicate ring and a bulbous base. The scales on the cap are bigger than those of the closely related species *A. cepistipes*.

On suitable sites *A. gallica* develops a dense network of rhizomorphs in the soil to colonize dead or dying woody substrates. This network may reach considerable extensions and age (Rishbeth, 1991; Smith et al., 1992). The fungus is a weak pathogen, an opportunist that attacks only weakened trees, e. g. oaks suffering from oak decline (Luisi et al., 1996; Szanto, 1998).

A. cepistipes Velen. is a northern counterpart of *A. gallica*, common in northern coniferous forests, but in the mountains its distribution extends in the south to northern Spain, southern Italy, and northern Greece (Fig. 10). Outside Europe, the fungus has been found in Japan and western North America (Ota et al., 1998; Banik and Burdsall, 1998). The fruit bodies resemble those of *A. gallica*, but the scales on the cap are very small and dark in colour. In Finland *A. cepistipes* usually fruits a week later than *A. borealis,* but the fruiting is more irregular; years of abundant fruiting are rather rare, and in some years it does not fruit at all over large areas.

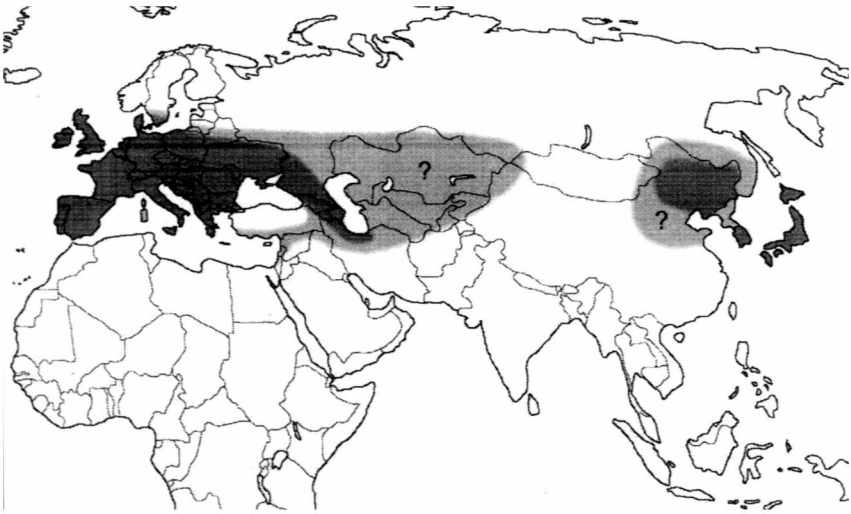


Fig. 9. **Approximate distribution of *Armillaria gallica*. Shading as in Fig. 3**

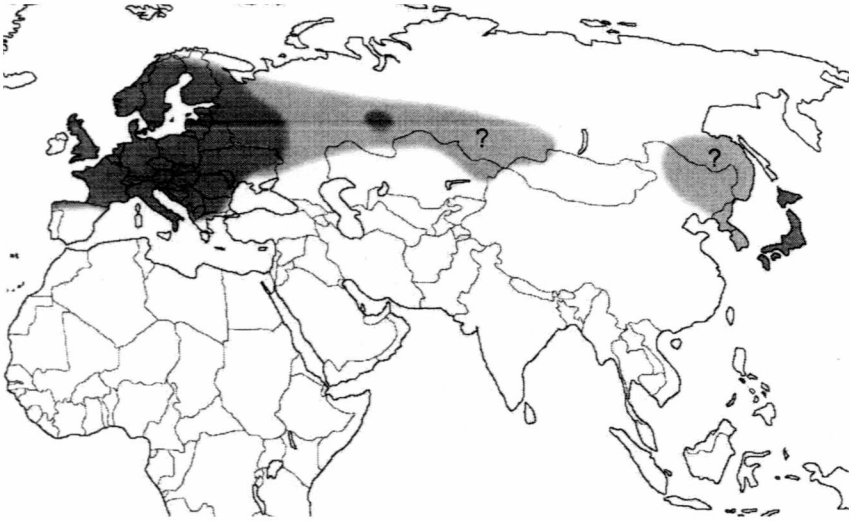


Fig. 10. **Approximate distribution of *Armillaria cepistipes*. Shading as in Fig. 3**

Also the ecological characteristics of *A. cepistipes* and *A. gallica* are similar. *A. cepistipes* has a dense rhizomorph network, too, although the genets do not seem to be large. The fungus is a very weak pathogen but, like *A. borealis*, causes some butt rot of Norway spruce.

A. tabescens (Scop.) Emel. is the most southern *Armillaria* species in Europe. In the west the distribution area extends as far northwards as southern England (Fig. 11). *A. tabecens* occurs also in East Asia (Ota et al., 1998), but the North American '*A. tabescens*' may be a different species (Kile et al., 1994). The ringless fruit bodies can be identified easily.

In Europe *A. tabescens* is normally a saprotroph living on dead deciduous tree wood, oak in particular, but occasionally, as in *Eucalyptus* plantations of the Mediterranean area, it can be a moderately aggressive pathogen (Delatour, 1969; Guillaumin et al., 1993). In China this species is a relatively harmful pathogen of fruit and ornamental trees (Hood et al., 1991).

A. ectypa (Fr.) Lamoure is an *Armillaria* species that, growing on peat bogs, is not dependent on woody material. This characteristic makes it unique among the *Armillaria* species in the world. The ringless fruit bodies and homothallic life cycle are other characteristics of this fungus. In Europe *A. ectypa* can be found locally in the Nordic Countries and in mountainous regions of central Europe (Zolciak, 1997).

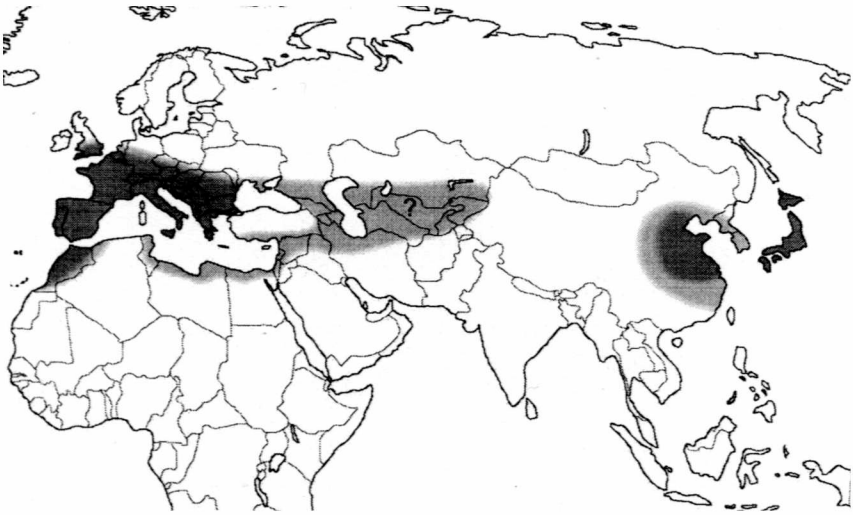


Fig. 11. **Approximate distribution of *Armillaria tabescens*. Shading as in Fig. 3**

3.4. The East-Asian species

The following ten species of *Armillaria* have been found in Japan: *A. cepistipes, A. gallica, A. jezoensis* Cha & Igarashi, *A. mellea s. str., A. nabsnona* Volk & Burdsall, *A. ostoyae, A. sinapina* Вйрubй & Dessureault, *A. singula* Cha & Igarashi, *A. tabescens*, and an unnamed biological species 'Nag E' (Ota et al., 1998). *A. gallica, A. ostoyae, A. mellea s. str., A. sinapina* and *A. tabescens* have been reported also from China (Qin et al., 2000; Qin and Hantula, 2002), *A. gallica* and *A. ostoyae* from South Korea (Sung et al., 1990), and *A. ostoyae* from the Russian Far East (Filip et al. 1993). In addition to these named species, three other intersterility groups of *Armillaria* have been reported from China (Qin et al., 2000), and a few more have recently been found (G.-F. Qin, personal comm.).

The species reported from eastern Asia but not found in Europe are *A. jezoensis, A. nabsnona, A. sinapina*, and *A. singula*. All of them belong to the *A. gallica* cluster and are weak pathogens. *A. sinapina* and *A. nabsnona* were originally described from North America (Bérubé and Dessureault, 1988; Volk et al., 1996). *A. jezoensis* and *A. singula* have so far been found only in Japan (Cha et al., 1994; Ota et al., 1998). The distribution areas of all the East Asian taxa of *Armillaria* are deficiently known.

3.5. Phylogeny of *Armillaria*

Little is known about the phylogeny of *Armillaria*, although this unusual group of diploid fungi with variable life cycles would certainly be an interesting study object in this respect. As in the case of *Heterobasidion*, the large number of *Armillaria* species in eastern Asia suggests that the region has been an important evolution centre also for this group of fungi. According to Kile et al. (1994), the distribution of the *Armillaria* species in the world, and the relationships between species in different continents, suggest that the genus is relatively old. The basidiomycetes have existed for possibly 200 million years, but very few fossils have remained (Kile et al., 1994). One would expect that the rhizomorphs, having a hard cover, could be preserved as fossils, but to my knowledge no fossil rhizomorphs of *Armillaria* have been reported.

3.6. *Armillaria* and forestry

Most *Armillaria* species are saprotrophs or weak pathogens that normally colonize living trees only when the growth conditions of the trees are not good. They are important components in many forest ecosystems. Moreover, they are good to eat (when carefully boiled). There are hardly any

reasons to attempt to exclude such fungi from managed forests, at least if the purpose is to maintain a certain degree of biodiversity in such forests. There is even some indication that weakly pathogenic *Armillaria* species, by colonizing freshly cut stumps, can restrict the damage caused by more pathogenic fungi root-rot fungi (Greig,1962; Morrison and Johnson, 1978).

On the other hand, it is true that there are occasions when a weakly pathogenic *Armillaria* species can attack vigorous trees. For instance, *A. cepistipes* and *A. borealis* can relatively often be found as the cause of butt rot on vigorous Norway spruce. In such cases the fungus has been able to penetrate into the dead heartwood through a wound in a root or, more likely, through a completely dead root. However, if the growth conditions are good for spruce, the damage caused by these fungi is small. Careless planting resulting in root deformations, unsuitable site, defoliation caused by insects or diseases, pollution, or otherwise unfavourable growth conditions of the trees may create situations where a normally benign *Armillaria* species becomes aggressive. An important point in forest management is to create conditions that favour the development of good, resistant root systems. A weak pathogen can also prove pathogenic if the soil contains a strong inoculum of the fungus, as in coniferous plantations established on indigenous forest sites without stump removal (e. g. Chou, 1991).

The two strongly pathogenic *Armillaria* species in Eurasia are *A. ostoyae* and *A. mellea*, the former on coniferous trees and the latter mainly on deciduous trees and on cultivated woody plants. As regards these pathogens, forest and garden owners in the north are in a fortunate situation. In more southern regions, certain preventive measures may be necessary against these pathogens. Unfortunately, there are no safe control methods, except a careful removal of the inoculum. In any case, the distinction of pathogenic *Armillaria* species from the less dangerous ones is essential. Mating tests and DNA tests are good tools for the species identification in case fruit bodies are absent (e. g. Pйrez Sierra et al., 1999). It is a good idea to try to foresee the risk early enough because, after *Armillaria* has attacked a tree, there is little that can be done for it – only take pleasure in the fruit bodies of the fungus.

References

Abomo-Ndongo S., Mohammed C., Guillaumin J.-J., 1997. Sexual behaviour of *Armillaria heimii* and *A. mellea* from Africa // Eur. J. For. Path 27: 207–224.

Anderson J. B., Ullrich R. C., 1979: Biological species of *Armillaria mellea* in North America. Mycol. 71: 402–414.

Anderson J. B., Stasovski E., 1992: Molecular phylogeny of northern hemisphere species of *Armillaria* // Mycologia 84: 505–516.

Ankudinov A. M., 1950: Ysykhanie sosnovykh kultur na starykh pashnyakh. (Death of pine plantations on former arable land.) // Lesnoe Khozyaistvo 9: 46–49. (in Russian).

Anselmi N., Lanata F, 1989: Distribution and behaviour of the *Armillaria* species found in Northern Italy. Micologia Italiana 18: 57–70 (in Italian, English summary).

Banik M. T., Burdsall H. H Jr. 1998: Assessment of compatibility among *Armillaria cepistipes*, *A. sinapina*, and North American biological species X and XI, using culture morphology and molecular biolog // Mycologia 90: 798–805.

Bernadzki E., 1997: Waldbau in Polen // Allg. Forstzeitschrift (AFZ/Der Wald) 1997 (8): 418–421 (in German).

Bérubé J. A., Dessureault M., 1988: Morphological characterization of *Armillaria ostoyae* and *Armillaria sinapina* sp. nov. // Can. J. Bot. 66: 2027–2034.

Buchanan P. K., 1988: A new species of *Heterobasidion* (Polyporaceae) from Australasia // Mycotaxon 32: 325–337.

Bullen S., Wood R. E. 1979: *Fomes annosus* on Pacific madrone // Plant Disease Reporter 63: 844.

Capretti P., Goggioli V , Mugnai L., 1994: Intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in Italy: Distribution, hosts and pathogenicity tests // Proceedings of the Eighth International Conference on Root and Butt Rots. Swedish Univ. of Agric. Sci., Uppsala: 218–226.

Cha J. Y., Sung J. M., Igarashi T., 1994: Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido: *A. sinapina* and two new species, *A. jezoensis* and *A. singula* // Mycoscience 35: 39–47.

Cha J. Y., Shibuya M., Yajima T. et al., 1997: Cultural characteristics of species of *Armillaria* from Hokkaido, Japan // Research Bulletin of the Hokkaido University Forests 54 (2): 212–222.

Chase T. E., Ullrich R. C., 1988: *Heterobasidion annosum*, root- and butt rot of trees // Adv. Plant Pathol. 6: 501–510.

Chou, CKS 1991: Perspectives of disease threat in large-scale *Pinus radiata* monoculture - the New Zealand experience // Eur. J. For. Path. 21: 71–81.

Coetzee M. P. A., Wingfield B. D., Harrington T. C. et al., 2001: The root rot fungus *Armillaria mellea* introduced into South Africa by early Dutch settlers // Mol. Ecol. 10: 387–396.

Dai Y.-C., Vainio E. J., Hantula J., Niemelä T, Korhonen K., 2002: Sexuality and intersterility within the *Heterobasidion insulare* complex // Mycol. Res. 106: 1435–1448.

Dai Y.-C., Vainio E. J., Hantula J. et al., 2003: Investigations on *Heterobasidion annosum s. lat.* in central and eastern Asia with the aid of mating tests and DNA fingerprinting. Forest Pathology, in press.

Delatour C., 1969: Quelques observations sur le pourridiй des *Eucalyptus* dans le Nord de la Tunisie // Ann. Inst. Nat. Rech. For. Tunisie. 2: 1–23.

Ferguson B. A., Dreisbach T. A., Parks C. G. et al., 2003 Coarse-scale population structure of pathogenic *Armillaria* species in a mixed-conifer forest in the Blue Mountains of northeast Oregon // Can. J. For. Res. 33: 612–623.

Filip G., MacDonald G., Sapozhnikov A., Harberger V. 1993: First report of *Armillaria ostoyae* on *Pinus koraiensis* in the Russian Far East // Plant Disease 77: 101.

Garbelotto M., Otrosina W. J., Cobb F. W., Bruns T. D. 1998: The European S and F intersterility groups of *Heterobasidion annosum* may represent sympatric proto-species // Can. J. Bot. 76: 397–409.

Gibbs J. N., Greig B.J.W., Pratt J.E. 2002: Fomes root rot in Thetford Forest, East Anglia: past, present and future // Forestry 75: 191–202.

Greig B.J.W. 1962: *Fomes annosus* (Fr.) Cke and other root-rotting fungi in conifers on ex-hardwood sites // Forestry 35: 164–182.

Grillo R., Korhonen K., Hantula J., Hietala A. 2000: Genetic evidence for somatic haploidization in developing fruit bodies of *Armillaria tabescens* // Fungal Genetics and Biology 30: 135–145.

Guillaumin J.-J., Mohammed C., Abomo-Ndongo S. 1994: Vegetative incompatibility and sexual systems of *Armillaria* isolates from tropical Africa // Proceedings of the Eighth International Conference on Root and Butt Rots. Swedish Univ. of Agric. Sci., Uppsala: 349–354.

Guillaumin J.-J., Mohammed C., Anselmi N. et al., 1993: Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in western Europe // Eur. J. For. Path. 23: 321–341.

Hintikka V., 1978: A note on the polarity of *Armillariella mellea* // Karstenia 13: 32–39.

Hood I.A., Redfern D.B., Kile G.A., 1991: *Armillaria* in planted hosts // Armillaria root disease. USDA Agriculture Handbook No. 691. Washington, D. C. P. 122–149.

Johannesson H., Stenlid J., 2002: Molecular markers reveal genetic isolation and phylogeography in the S and F intersterility groups of *Heterobasidion annosum* // A paper presented in 10th Int. Conf. on Root and Butt Rots, Québec, Canada, Sept. 16–22, 2001.

Kile G.A., McDonald G.I., Byler J.W., 1991: Ecology and disease in natural forests // Armillaria root disease. USDA Agriculture Handbook No. 691. Washington, D. C. P. 102–121.

Kile G.A., Guillaumin J.J., Mohammed C., Watling R., 1994: Biogeography and pathology of *Armillaria* // Proceedings of the Eighth International Conference on Root and Butt Rots. Swedish Univ. of Agric. Sci., Uppsala. P. 411–436.

Korhonen K., 1978a: Interfertility and clonal size in the *Armillaria mellea* complex // Karstenia. 18: 31–42.

Korhonen K., 1978b: Intersterility groups of *Heterobasidion annosum* // Commun. Inst. For. Fenn. 94 (6). 25 p.

Korhonen K., 1995: *Armillaria* since Elias Fries // Symbolae Botanicae Upsalienses 30 (3): 153–161.

Korhonen K., Hintikka V , 1974: Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillariella mellea* // Arch. Microbiol. 95: 187–192.

Korhonen K., Stenlid J., 1998: Biology *Heterobasidion annosum* // *Heterobasidion annosum*. Biology, ecology, impact and control. CAB International, Oxon, New York: 43–70.

Korhonen K., Malenko A., 2002: Two species of the *Heterobasidion annosum* complex identified in the Altai area // Anthropogenic impact on forest ecosystems. Reports abstracts of the II International Conference. Barnaul, April 18–19, 2002. ASU Publishers house, Barnaul: 136–138.

Korhonen K., Fedorov NI., La Porta N., Kovbasa NP., 1997: *Abies sibirica* in the Ural region is attacked by the S type of *Heterobasidion annosum* // Eur. J. For. Path. 27: 273–281.

Korhonen K., Capretti P., Karjalainen R., Stenlid J., 1998a: Distribution of *Heterobasidion annosum* intersterility groups in Europe // *Heterobasidion annosum*. Biology, ecology, impact and control. CAB International, Oxon, New York: 93–104.

Korhonen K., Delatour C., Greig B., Schuṇhar S., 1998b: Silvicultural control // *Heterobasidion annosum*. Biology, ecology, impact and control. CAB International, Oxon, New York:. 283–313.

Lakomy P., 2001: The first record of *Armillaria mellea* sensu stricto in a forest ecosystem in Poland // Phytopathol. Pol. 21: 155–163.

La Porta N., Capretti P., Kammiovirta K. et al., 1997: The relatedness of the Italian F intersterility group of *Heterobasidion annosum* with the S group, as revealed by RAPD assay // Mycol. Res. 101: 1065–1072.

Legrand P., Ghahari S., Guillaumin J-J. 1996: Occurrence of genets of *Armillaria* spp. in four mountain forests in Central France: the colonization strategy of *Armillaria ostoyae* // New Phytol. 133: 321–332.

Luisi N., Sicoli G., Lerario P. 1996: Observations on *Armillaria* occurrence in declining oak woods of southern Italy // Annales des Sciences Forestieres 53: 389–394.

Lygis V , Vasiliauskas R., Stenlid J., Vasiliauskas A., 2001: Plantations of Scots pine resistant to *Heterobasidion annosum*: growth evaluation and fungi inhabiting sound-looking pines // Abstr. of poster presented in 10th Int. Conf. on Root and Butt Rots, Québec, Canada, Sept. 16-22, 2001. Program and Abstracts: 103.

Lygis V , Vasiliauskas R., Stenlid J., Vasiliauskas A., 2002: Forest management against *Heterobasidion annosum*: silvicultural and pathological evaluation of experimental plantations // Forest health problems in older forest stands. Proceedings of the Nordic/Baltic Forest Pathology Meeting, Denmark, Sept. 2002. P. 30–37.

Morrison DJ., Johnson A.L.S., 1978: Stump colonization and spread of *Fomes annosus* 5 years after thinning // Can. J. For. Res. 8: 177–180

Mugnai L., Capretti P., 1989: Intersterility groups of *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.: some morphological differences in the basidiocarps // Micologia Italiana 18 (3): 87–94 (in Italian, English summary).

Munda A., Macek J., Javornik B., 1994: Distribution, ecology and genetic variability of *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. in Slovenia // Root and Butt Rots of Forest Trees. 9th Int. Conf. on Root and Butt Rots. INRA Editions, Paris. Les Colloques 89: 103–112.

Niemelä T., Korhonen K., 1998: Taxonomy of the genus *Heterobasidion* // *Heterobasidion annosum*. Biology, ecology, impact and control. CAB International, Oxon, New York: 27–33.

Ota Y., Fukuda K., Suzuki K., 1998: The nonheterothallic life cycle of Japanese *Armillaria mellea* // Mycologia 90: 396–405.

Ota Y., Intini M., Hattori T., 2000: Genetic characterization of heterothallic and non-heterothallic *Armillaria mellea sensu stricto* // Mycol. Res. 104: 1046–1054.

Otrosina W.J., Chase T.E., Cobb F.W., Korhonen K., 1993: Population structure of *Heterobasidion annosum* from North America and Europe // Can. J. Bot. 71: 1064–1071.

Peabody R.B., Peabody D.C., Sicard K.M., 2000: A genetic mosaic in the fruiting stage of *Armillaria gallica* // Fungal Genetics and Biology 29: 72–80.

Pegler D.N., 2000: Taxonomy, nomenclature and description of *Armillaria* // *Armillaria* root rot. Biology and control of honey fungus. Intercept Limited: 81–93.

Pérez Sierra A., Whitehead D.S., Whitehead M.P., 1999: Investigation of a PCR-based method for the routine identification of British *Armillaria* species // Mycol. Res. 103: 1631–1636.

Piri T., 1996: The spreading of the S type of *Heterobasidion annosum* from Norway spruce stumps to the subsequent tree stand // Eur. J. For. Path. 26: 193–204.

Qin G.-F., Hantula J. 2002: Phylogenetic relationships between homothallic and heterothallic *Armillaria mellea* // Mycosystema 21: 346–355.

Qin G-F., Zhao J., Tian S-H. et al., 2000: New biological species of *Armillaria* in China // Mycosystema. 19: 509-516. (in Chinese, English summary).

Radzievskaya M.G., Dyakov Yu.T., 1987: Genetic structure of the *Armillaria* complex in the USSR territory // Dokl. Akad. Nauk. SSSR 292: 1489-1491 (in Russian).

Rishbeth J., 1991: *Armillaria* in an ancient broadleaved woodland // Eur. J. For. Path. 21: 239–249.

Smith M.L., Bruhn J.N., Anderson J.B., 1992: The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms // Nature. 356: 428–431.

Sokolov D.V. 1964: Root rot caused by *Armillaria mellea* and its control. Moskva: 183 p. (Rus).

Sung J.M., Cha J.Y , Yi. C.K, Harrington T.C. 1990: Studies on strain characteristics and identification of species using mating of *Armillariella* spp. // Korean J. Plant. Pathol. 6: 175–185. (in Korean, English summary)

Szanto M., 1998: Notes about the Hungarian *Armillaria* species // Root and Butt Rots of Forest Trees. 9th Int. Conf. on Root and Butt Rots. Paris. 1998. 89: 436 (Abstr.).

Terashima K., Cha JY., Yajima T. et al., 1998: Phylogenetic analysis of Japanese *Armillaria* based on the intergenic spacer (IGS) sequences of their ribosomal DNA // Eur. J. For. Path. 28: 11–19.

Termorshuizen A.J., 2000: Ecology and epidemiology of *Armillaria* // *Armillaria* root rot. Biology and control of honey fungus. Intercept Limited: 45–63.

Tsopelas P., 1999: Distribution and ecology of *Armillaria* species in Greece // Eur. J. For. Path. 29: 103–116.

Tsopelas P., Korhonen K. 1996: Hosts and distribution of the intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in the highlands of Greece // Eur. J. For. Path. 26: 4–11.

Vasiliauskas R., Stenlid J., 1998: Spread of S and P group isolates of *Heterobasidion annosum* within and among *Picea abies* trees in central Lithuania // Can. J. For. Res. 28: 961–966.

Volk T.J., Burdsall H.H., Banik M.T. 1996: *Armillaria nabsnona*, a new species from western North America // Mycologia 88: 484-491.

Wagenknecht E., 1992: Keine Kiefer für Ackeraufforstungen. Der Wald. Berlin 42: 345–348.

Watling R., 1992: *Armillaria* (Fr.: Fr.) Staude // Nordic Macromycetes, Nordsvamp. Copenhagen. Vol. 2: 97–98.

Watling R., Kile G.A., Burdsall H.H. Jr. 1991: Nomenclature, taxonomy, and identification // Armillaria root disease. USDA Agriculture Handbook No. 691. Washington, D. C: 1–9.

Zolciak A., Bouteville R-J., Tourvieille J. et al., 1997: Occurrence of *Armillaria ectypa* (Fr.) Lamoure in peat bogs of the Auvergne – the reproduction system of the species // Cryptogamie, Mycologie 18: 299–313.

Фитопатогенные микро- и макромицеты – консорты древесных пород в Республике Карелия

В. И. Крутов

Известно, что грибы (макро- и микромицеты), в том числе облигатные и факультативные паразиты и сапротрофы, о которых пойдет речь ниже, – непременный компонент лесных фитоценозов. Входя в состав консорции, где субстратом или партнером в жизнедеятельности для них являются высшие, в данном случае древесные, растения, они (грибы) могут вступать с последними в зависимости от ряда причин в индифферентные, отрицательные и антагонистические отношения (Симонян, Барсегян, 1977; Работнов, 1977).

При индифферентных консортивных отношениях грибы развиваются не более чем на 10–20% растений-хозяев, поражают их в слабой степени и на короткий срок, не приводя к заметным отклонениям в росте и развитии по сравнению со здоровыми экземплярами. Об отрицательных отношениях говорят в тех случаях, когда грибы паразитируют на 50–80% растений, вызывая их сильное поражение, приводящее к потере ассимиляционного аппарата, общему ослаблению и нередко выпадению из фитоценоза и т. д. Возбудители болезней здесь представлены главным образом облигатными, реже факультативными паразитами и сапротрофами. Еще большее отрицательное воздействие грибов на своих партнеров в жизнедеятельности наблюдается при антагонистических консортивных отношениях. Развитие вызываемых ими болезней довольно часто носит характер эпифитотии, охватывающей до 100% растений, многие из которых погибают. Особенно наглядно это проявляется в искусственно созданных фитоценозах. Среди патогенных грибов одинаково представлены как факультативные, так и облигатные паразиты.

В свою очередь состав консорции и характер консортивных отношений между ее компонентами непостоянны на различных фазах онтогенеза высших растений и в различных биогеоценозах, большое влияние на них оказывают экологические условия (Основы .., 1964; Шкараба, 1976; Работнов, 1983).

В данной работе представлены материалы многолетнего изучения видового состава (с оценкой биоценотического и хозяйственного значения) микромицетов – возбудителей болезней различных органов

хвойных и лиственных пород, и макромицетов – дереворазрушающих грибов (ксилобиотрофов), вызывающих стволовые и корневые гнили живых деревьев в лесных фитоценозах естественного и искусственного происхождения, а также в зеленых насаждениях на территории Карелии (Шубин, Крутов, 1979; Крутов, 1985, 1989, 1990; Экосистемы Валаама .., 1989; Бондарцева и др., 2000, 2001; Руоколайнен, 2003). Эти патогены могут оказывать заметное влияние на успешность лесовозобновления, формирование и жизнеспособность насаждений на разных этапах их развития. Зная характер взаимоотношений в системе растение – хозяин – гриб – паразит, можно оценить роль фитопатогенных грибов в консорции (Шкараба, 1977) и соответственно предусмотреть мероприятия, направленные на снижение причиняемого ими вреда.

Породный состав лесов Карелии и ассортимент интродуцированных древесных пород охарактеризованы в работе «Грибные сообщества лесных экосистем» (2000, с. 42–43). Для озеленения городов и населенных мест республики широко используются различные виды тополей (*Populus balsamifera, P. suaveolens, P. berolinensis* и др.), липа мелколистная, реже вязы шершавый и гладкий, ясень зеленый (*Fraxinus lanceolata*), ива серебристая (*Salix alba*), некоторые лесные деревья (различные виды березы, лиственницы) и подлесочные породы: рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), ива козья (*Salix caprea*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*).

К настоящему времени на аборигенных и интродуцированных древесных породах, произрастающих в лесах и зеленых насаждениях городов и поселков Карелии, выявлено 126 видов фитопатогенных микро- и макромицетов с различной степенью патогенности из отделов ***Asco-, Basidio- и Deuteromycota*** (табл. 1 и 2). При распределении грибов по таксонам руководствовались в основном системой, принятой в 8-м издании Словаря грибов Айнсворта и Бисби (Ainsworth and Bisby's.., 1995) и частично в Nordic macromycetes (1997). Для несовершенных грибов использована классификация из 7-го издания «Словаря грибов ...» (Ainsworth and Bisby's .., 1983) и опубликованные в последние годы определители этой группы грибов (Мельник, 1997, 2000). Оценку приуроченности, характера консортивных отношений представителей этих отделов грибов с древесными породами и их субстратные специализации давали по результатам собственных исследований с использованием литературных данных по Карелии, Ленинградской области и Финляндии (Николаева, 1961; Журавлев и др., 1979; Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998; Бондарцева и др., 2001; Kotiranta, Niemelä, 1996; Ниемеля, 2001). Характеристика этих показателей приведена в табл. 2 и 3.

Таблица 1

Таксономическая структура видового состава фитопатогенных грибов

Отдел, порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
Ascomycota (23/40)	
Diaporthales (2/2)	
Valsaceae (2/2)	*Gnomoniella* (1), *Leucostoma* (1)
Dothideales (2/2)	
Polystomellaceae (1/1)	*Dothidella* (1)
Venturiaceae (1/1)	*Venturia* (1)
Erysiphales (3/5)	
Erysiphaceae (3/5)	*Microsphaera* (2), *Uncinula* (2), *Phyllactinia* (1)
Hypocreales (1/2)	
Hypocreaceae (1/2)	*Nectria* (2)
Lecanorales (1/1)	
Biatorellaceae (1/1)	*Biatorella* (1)
Leotiales (= Helotiales) (5/8)	
Hyaloscyphaceae (1/2)	*Lachnellula* (2)
Leotiaceae (2/3)	*Ascocalyx* (1), *Cenangium* (2)
Phacidiaceae (1/1)	*Phacidium* (1)
Sclerotiniaceae (1/2)	*Sclerotinia* (2)
Pleosporales (1/1)	
Lophiostomataceae (1/1)	*Herpotrichia* (1)
Pezizales (1/1)	
Helvellaceae (1/1)	*Rhizina* (1)
Rhytismatales (4/10)	
Rhytismataceae (4/10)	*Lirula* (1), *Lophodermella* (1), *Lophodermium* (5), *Rhytisma* (3)
Taphrinales (1/6)	
Taphrinaceae (1/6)	*Taphrina* (6)
Xylariales (2/2)	
Xylariaceae (2/2)	*Daldinia* (1), *Hypoxylon* (1)
Basidiomycota (40/64)	
Uredinales (9/20)	
Coleosporiaceae (1/10)	*Chrysomyxa* (4), *Coleosporium* (6)
Cronartiaceae (1/1)	*Cronartium* (1)
Melampsoraceae (4/7)	*Melampsora* (4), *Melampsorella* (1), *Peridermium* (1), *Thekopsora* (1)
Pucciniaceae (1/1)	*Gymnosporangium* (1)
Pucciniastraceae (1/1)	*Melampsoridium* (1)
Agaricales (3/3)	
Strophariaceae (2/2)	*Flammulina* (1), *Pholiota* (1)
Tricholomataceae (1/1)	*Armillaria* (1)

Отдел, порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
Cantharellales (1/1)	
Typhulaceae (1/1)	*Typhula* (1)
Ganodermatales (1/2)	
Ganodermataceae (1/2)	*Ganoderma* (2)
Hericiales (2/2)	
Auriscalpiaceae (1/1)	*Gloiodon* (1)
Hericiaceae (1/1)	*Hericium* (1)
Hymenochaetales (3/13)	
Hymenochaetaceae (3/13)	*Inonotus* (1), *Onnia* (3), *Phellinus* (9)
Poriales (17/19)	
Phaeolaceae (1/1)	*Phaeolus* (1)
Polyporaceae (2/3)	*Piptoporus* (1), *Polyporus* (2)
Poriaceae (12/13)	*Bjerkandera* (2), *Cerrena* (1), *Climacocystis* (1), *Daedaleopsis* (1), *Fomes* (1), *Fomitopsis* (1), *Haploporus* (1), *Heterobasidion* (1), *Laetiporus* (1), *Leptoporus* (1), *Trametes* (1), *Tyromyces* (1)
Rigidoporaceae (2/2)	*Climacodon (1), Oxyporus* (1)
Schizophyllales (1/1)	
Schizophyllaceae (1/1)	*Schizophyllum* (1)
Stereales (2/2)	
Meruliaceae (1/1)	*Chondrostereum* (1)
Stereaceae (1/1)	*Stereum* (1)
Thelephorales (1/1)	
Thelephoraceae (1/1)	*Thelephora* (1)
Deuteromycota (15/22)	
Класс *Hyphomycetes* (6/11)	*Alternaria* (1), *Asperisporium* (1), *Botrytis* (1), *Cladosporium* (1), *Fusarium* (6), *Hartigiella* (1)
Класс *Coelomycetes* (9/11)	*Asteroma (1), Cytospora* (1), *Discula* (2), *Marssonina* (2), *Phyllosticta (1), Rhizosphaera* (1), *Septoria* (1), *Sirococcus* (1), *Titaesporina (1)*
Всего:	78 родов (126 видов)

Из общего числа выявленных видов 51 приурочен к хвойным породам, 66 – к лиственным, 4 вида всеядны, то есть способны расти как на хвойных, так и на лиственных породах, и 5 видов из отдела ржавчинных отдельные стадии своего развития проходят на двух древесных растениях-хозяевах (хвойных и лиственных). Около 1/3 составляют виды (39), характеризующиеся наивысшей степенью паразитической активности, – облигатные паразиты. В условиях Карелии это преимущественно возбудители болезней хвои, листьев и молодых побегов. Столько же приходится на категорию грибов-ксилобиотрофов, к которой в основном

Таблица 2

Видовой состав фитопатогенных микро- и макромицетов на древесных породах в Карелии

Виды грибов	Древесная порода	Трофическая специализация
1	2	3
Ascomycota		
Ascocalyx abietina (Lagerb.) Schlaepfer–Bernhard (=*Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet)	С, Кд	о.п.
Biatorella difformis (Fr.) Rehm	С	ф.п., р.п.
Cenangium abietis (Pers.) Duby	С	ф.п.
C. populneum (Pers.)Rehm.	Т	ф.с.
Daldinia concentrica (Bolton: Fr.) Ces. et De Not.	Б, Ол	ф.п.
Dothidella betulina Sacc.	Б	ф.с.
Gnomoniella tubaeformis (Tode: Fr.) Sacc.	Ол	ф.с.
Herpotrichia juniperi (Duby) Petr. (=*H. nigra* Hart.)	С,Е, Мож.	ф.п.
Hypoxylon pruinatum (Kl.) Cooke	Ос, Т	о.п.
Lachnellula pini (Brunch.) Dennis	С	ф.п.
L. (=Dasyscypha) willkommii Hartig	Лц	ф.п.
Leucostoma nivea (Pers.) Winter	Ос, Т	ф.с.
Lirula (=Lophodermium) macrospora (Hart.) Darker	Е	о.п.
Lophodermella sulcigena (Link.) Höhn. (=*Hypodermella sulcigena* Tub.)	С	о.п.
Lophodermium abietis Rostr.	Е	ф.с.
L. juniperinum (Fr.) De Not.	Мож.	ф.с.
L. piceae (Fuck.) Höhn.	Е	ф.с.
L. pinastri (Schrad.: Fr.) Chevall.	С	ф.п.
L. seditiosum Minter et al.	С	о.п.
Microsphaera alphitoides Griff. et Maubl.	Д	о.п.
M. palchewskii Jacz.	Ак	о.п.
Nectria cinnabarina (Tode: Fr.) Fr.	Лиственные	ф.с.
N. galligena Bres.	Л, И, Ол	ф.с.
Phacidium infestans P. Karst.	С, Кд, Е	о.п.
Phyllactinia suffulta Sacc.	Б	ф.п.
Rhizina undulata Fr.: Fr. (=*R. inflata* (Schff.) P. Karst.)	С	ф.п.
Rhytisma acerinum (Pers.) Fr.	Кл	ф.с.
Rh. punctatum (Fr.) Rehm	Кл. татар.	ф.с.
Rh. salicinum (Pers.) Rehm	И	ф.с.
Sclerotinia betulae Woron.	Б	о.п.
S. graminearum Elen.	С, Е	о.п.
Taphrina alni-incanae (Kuhn.) Magn.	Ол	о.п.
T. betulina Rostr.	Б	о.п.
T. epiphylla Sad.	Ол	о.п.

Продолжение табл. 2

1	2	3
T. pruni Tul.	Ч	о.п.
T. tosquinetii (Westend.) Magnus	Ол	о.п.
T. turgida Giesh.	Б	о.п.
Uncinula aceris DC.	Кл	о.п.
U. salicis DC.	И	о.п.
Venturia tremulae Aderh.	Ос	ф.с.
Basidiomycota		
Uredinales		
Chrysomyxa abietis (Wallr.) Unger	Е	о.п.
Ch. ledi (Alb. et Schw.) d By.	Е	о.п.
Ch. pirolata (Koern.) Wint.	Е	о.п.
Ch. woronini Tranz.	Е	о.п.
Coleosporium campanulae (Pers.) Lev.	С	о.п.
C. euphrasiae (Schum.) Wint.	С	о.п.
C. melampyri (Rebent.) Tul.	С	о.п.
C. petasitis (DC.) Lev.	С	о.п.
C. sonchi–arvensis (Pers.) Wint.	С	о.п.
C. tussilaginis (Pers.) Lev	С	о.п.
Cronartium flaccidum (Alb. et Schw.) G. Wint.	С	о.п.
Gymnosporangium cornutum Art. ex Kern *(=G. juniperinum* (L.)Mart)	Мож., Р	о.п.
Melampsora allii-populina Kleb.	Т	о.п.
M. larici-caprearum Kleb.	И, Лц	о.п.
M. larici-populina Kleb.	Ос, Т, Лц	о.п.
M. pinitorqua (d By.) Rostr.	С, Ос	о.п.
Melampsoridium betulinum (Fr.) Kleb.	Б	о.п.
Melampsorella cerastii Wint.	П	о.п.
Peridermium pini Kleb.	С	о.п.
Thekopsora areolata (Fr.) Magn.	Е,Ч	о.п.
Agaricales		
Armillaria borealis Marxm. et Korhonen	Все породы	ф.п.
Flammulina velutipes (Fr.) Karst.	Ос, И, Т	ф.п.
Pholiota squarrosa (Fr.) Kumm.	Б, И	ф.п.
Aphyllophorales		
Bjerkandera adusta (Willd.: Fr.) P. Karst.	Ол, Ос, И, Кл, Я	бт*
B. fumosa (Pers.: Fr.) P. Karst.	Р	бт*
Cerrena unicolor (Bull.: Fr.) Murrill	Ос, Б, Р	бт*
Chondrostereum purpureum (Pers.: Fr.) Pouzar	Ол,Ос,Б,И,Ч	бт
Climacocystis borealis (Fr.) Kotl. et Pouzar	Е	бт*
Climacodon septentrionalis (Fr.) P.Karst.	Б, Ос, Кл	бт
Daedaleopsis septentrionalis (P. Karst.) Niemelä	Б, Р	бт
Fomes fomentarius (L.: Fr.) Fr.	Лиственные	бт*
Fomitopsis pinicola (Sw.: Fr.) P. Karst.	Все породы	бт*

Продолжение табл. 2

1	2	3
Ganoderma lipsiense (Batsch) G.F. Atk.	Б, В, И, Т, Ос, редко Е, Лц, С	бт*
G. lucidum (M.A. Curtis: Fr.) P. Karst.	Лц	бт*
Gloiodon strigosus (Schwein.: Fr.) P. Karst.	Б,Ол,Ос	бт*
Haploporus odorus (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer	И, Ос, Кл	бт
Hericium coralloides (Scop.: Fr.) Pers.	Ол, Ос, Б	бт
Heterobasidion annosum (Fr.) Bref.	Е	бт
Inonotus obliquus (Pers.: Fr.) Pilát	Ол, Б, Р	бт
Laetiporus sulphureus (Bull.: Fr.) Murrill	Д	бт
Leptoporus mollis (Pers.: Fr.) Pilát	С, Е	бт*
Onnia leporina (Fr.) H. Jahn	Е	бт*
O. tomentosa (Fr.) P. Karst.	С, Е	бт*
O. triquetra (Lentz: Fr.) Imazeki	Е	бт
Oxyporus populinus (Schumach.: Fr.) Donk	Ол, Ос, Кл, Ч, В, Р, Я	бт
Phaeolus schweinitzii (Fr.) Pat.	Е,С,.Лц	бт
Phellinus alni (Bondartsev) Parmasto	Ол	бт
Ph. chrysoloma (Fr.) Donk	С, Е	бт
Ph. cinereus (Niemelä) M.Fisch.	Б	бт
Ph. conchatus (Pers.: Fr.) Quél.	Ол, Ос,И	бт
Ph. igniarius (L.: Fr.) Quél.	Ол, Кл, Б, И, В,Т,Я	бт
Ph. pini (Brot.: Fr.) A. Ames	С, Лц	бт
Ph. populicola Niemelä	Ос	бт
Ph. punctatus (Fr.) Pilát	Ос, Б, Ч, И, Ол	бт*
Ph. tremulae (Bondartsev) Bondartsev et Borisov	Ос	бт
Piptoporus betulinus (Bull.: Fr.) P. Karst.	Б	бт*
Polyporus pseudobetulinus (Pilát) Thorn, Kotir. et Niemelä	Ос	бт
P. squamosus Huds.: Fr.	Ос, И	бт, р.п.
Schizophyllum commune Fr.	Лиственные	бт*
Stereum sanguinolentum (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr.	С, Е	бт, р.п.
Thelephora terrestris Ehrh.: Fr.	Все породы	ф.п.
Trametes suaveolens (L.:Fr.)	Ос, И	бт
Typhula graminearum Gul.	С, Е	ф.п.
Tyromyces fissilis (Berk. et M.A. Curtis) Donk	Б	бт
Deuteromycota		
Alternaria alternata (Fr.) Keissl. (=A. tenuis Nees.)	С, Е, Лц, Б	ф.п.
Asperisporium juniperinum (Georgescu et Badea) B. Sutton et Hodges	Мож.	ф.п.
Asteroma padi DC.: Fr. (=*Gloeosporium padi* (DC.) A.Pot.)	Ч	ф.с.
Botrytis cinerea Pers.: Fr.	С, Е, Лц, Б	ф.п.
Cladosporium herbarum (Pers.) Link.	С, Е	ф.п.
Cytospora chrysosperma (Pers.) Fr.	Т	ф.с.

Окончание табл. 2

1	2	3
Discula betulina (Westend.) Arx.(= *Gloeosporium betulinum* West.)	Б	ф.с.
D. umbrinella (Berk. et Broome) B. Sutton (=*G. tiliae* Oud.)	Л	ф.с.
Fusarium avenaceum (Fr.) *Sacc*. var. *herbarum* (Corda) Sacc.	С, Е, Лц	ф.п.
F. culmorum (W.G.Sm.) Sacc.	–"–	ф.п.
F. moniliforme Sheld var. *lactis* (Pir. et Rib.) Bilai	–"–	ф.п.
F. oxysporum Schlecht emend Snyd. et Hans. var. *orthoceras* (Appl. et Wr.) Bilai	–"–	ф.п.
F. sambucinum Fuck. var. *minus* Wr.	–"–	ф.п.
F. solani (Mart.) App. et Wr. var. *argillaceum* (Fr.) Bilai	–"–	ф.п.
Hartigiella laricis (Hartig) P. Syd.	Лц	о.п.
Marssonina brunnea (Ell. et Ev.) P. Magn.	Ос	ф.с.
M. populi Kleb.	Т	ф.с.
Phylosticta tiliae Sacc. et Speg.	Л	ф.с.
Rhizosphaera kalkhoffii Bubák	Е	ф.п.
Septoria hialospora (Mont. et Ces.) Sacc. f. *aucupariae* Thuem.	Р	ф.с.
Sirococcus conigenum (DC.) P.F. Cannon et Minter	Е	ф.п.
Titaesporina tremulae (Lib.) Luijk(=*Gloeosporium tremulae* (Lib.)Pass.	Ос	ф.с.
Всего видов: 126		

Условные обозначения. Древесные породы: Ак – акация, Б – береза, В – вяз, Д – дуб, Е – ель, И – ива, Кд – кедр, Кл – клен, Кл.татар. – клен татарский, Л – липа, Лц – лиственница, Мож. – можжевельник, Ол – ольха, Ос – осина, П – пихта, Р – рябина, С – сосна, Т – тополь, Ч – черемуха, Я – ясень. Трофическая специализация: бт – биотроф, бт* – редко биотроф на ослабленных и старых отмирающих деревьях, обычно сапротроф, о.п. – облигатный паразит, р.п. – раневой паразит, ф.п. – факультативный паразит, ф.с. – факультативный сапротроф.

отнесены возбудители стволовых гнилей растущих (бт) и ослабленных или отмирающих (бт*) старых деревьев. Значительный удельный вес (21%) имеют факультативные паразиты (27 видов) – грибы, в обычных условиях живущие на мертвых тканях (органах) растений, а при ослаблении последних переходящие к паразитизму (возбудители болезней всходов и 1–2-летних сеянцев, отмирания хвои, некрозно-раковых болезней и др.). Довольно большое число грибов – факультативные сапротрофы (21 вид), обычно ведущие паразитический образ жизни, однако на завершающем этапе своего развития нередко переходящие к сапротрофному существованию на отмерших органах. Среди них главным образом представители сумчатых и несовершенных грибов, возбудители пятнистости листьев, парши, болезней типа шютте.

Наиболее богатый видовой состав фитопатогенных грибов в целом отмечен на сосне и ели, основных и наиболее изученных лесообразующих породах региона, – 40 и 36 видов, что составляет 32 и 29% от общего числа соответственно (табл. 3). Более половины

Таблица 3

Приуроченность фитопатогенных микро- и макромицетов к древесным породам

Древесная порода	Кол-во видов	Трофическая специализация					Субстратная специализация								
		бт	бт*	о. п.	ф. п.	ф. с.	Плоды и семена	Всходы и 1–2-летние сеянцы	Хвоя	Лис-тья	Побе-ги	Кора	Стволы молодых деревьев[1]	Стволы старых деревьев	Корни
	Всего: 126	24	15	39	27	21	5	9	24	28	7	2	13	40	3
Сосна	40	4	4	14	18	–	–	11	12	–	2	1	4	7	3
Ель	36	5	6	8	15	2	2	9	12	–	1	–	–	9	3
Береза	28	8	8	4	5	3	1	3	–	3	2	1	–	17	1
Осина	29	11	8	3	2	5	–	–	–	4	1	1	2	20	1
Ольха	21	7	6	3	2	3	1	–	–	2	1	1	1	14	1
Лиственница	19	2	3	3	11	–	–	9	3	–	–	–	1	5	1
Дуб	7	1	3	1	1	1	–	–	–	1	–	1	–	4	1
Тополь	15	2	3	3	2	5	–	–	–	3	–	2	2	7	1
Клен	13	4	4	1	1	3	–	–	–	3	–	1	–	8	1
Липа	8	–	3	–	1	4	–	–	–	2	–	1	1	3	1
Вяз	7	2	4	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	6	–
Ива	20	6	6	2	3	3	–	–	–	3	–	1	2	13	1
Кедр	3	–	–	2	1	–	–	–	1	–	–	–	1	1	–
Пихта	3	–	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1
Рябина	11	3	4	1	1	2	–	–	–	2	–	1	–	7	1
Черемуха	9	2	2	2	1	2	1	–	–	2	–	1	–	4	1
Можжевельник	4	–	–	1	2	1	–	–	3	–	1	–	–	–	–
Ясень	5	2	2	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	4	–

[1] Деревья I–II классов возраста; сокращения те же, что в табл. 2.

видов, связанных с этими породами, – возбудители болезней хвои, всходов и 1–2-летних сеянцев (58%), около трети (25 и 33% соответственно) – стволовых и корневых гнилей. На лиственнице, представленной в основном в искусственных и в меньшей мере в естественных насаждениях, найдено 19 видов (15%) с субстратной специализацией, характерной для вышеназванных пород. На интродуцированных древесных породах – кедре и пихте сибирских, используемых в основном для озеленения, развиваются по три и на можжевельнике четыре патогена – возбудителя болезней хвой и побегов, стволовых гнилей.

По видовому разнообразию микро- и макромицетов за сосной и елью следуют две другие лесообразующие породы – осина с 29 (23%) и береза с 28 (22%) видами выявленных на них фитопатогенных грибов, в подавляющем большинстве представленных возбудителями стволовых гнилей (69 и 61% соответственно). На ольхе найден 21 вид (17%), на иве – 20 (16%), на остальных лиственных породах – от 5 (ясень) до 15 (тополь). У всех лиственных пород в отличие от хвойных в видовом составе фитопатогенных грибов преобладают возбудители стволовых гнилей старых деревьев, примерно одинаковое число составляют возбудители некрозно-раковых заболеваний и значительно меньшую часть – болезней листьев, всходов и сеянцев.

В систематическом отношении рассматриваемые патогены распределяются следующим образом.

Отдел ***Ascomycota*** представлен 40 видами, относящимися к 11 порядкам, 15 семействам и 23 родам. Большая часть из них (31 вид) – облигатные паразиты и факультативные сапротрофы, в том числе: *Ascocalyx abietina* – возбудитель побегового рака хвойных и *Hypoxylon pruinatum* – черного рака осины и тополя, *Phacidium infestans*, *Lirula macrospora*, *Lophodermium seditiosum*, *L. abietis*, *L. juniperinum*, *L. picea*, *Lophodermella sulcigena* – возбудители болезней хвои типа шютте, *Sclerotinia graminearum* – выпревания сеянцев хвойных пород и *S. betulae* – мумификации семян березы. К этой группе относятся также *Microsphaera alphitoides, M. palchewskii*, *Uncinula aceris* и *U. salicis* – возбудители мучнистой росы листьев и ряд других патогенов, вызывающих пятнистость, деформацию и паршу листьев (7 видов), деформацию плодов (2), некрозно-раковые болезни (4), образование «ведьминых метел» (3) у лиственных пород. Остальные 9 видов – факультативные паразиты, среди них: *Biatorella dıfformis* – возбудитель биаторелловаго рака на ослабленном подросте сосны, *Lachnellula willkommii* – ступенчатого (дазисцифового) рака лиственницы и *L. pini* – язвенного рака сосны, *Cenangium abietis* – некроза коры сосны,

Lophodermium pinastri – шютте обыкновенного сеянцев сосны, преимущественно выращиваемых из инорайонных семян, и некоторые другие.

Наибольшим видовым разнообразием отличается отдел ***Basidiomycota***, в котором насчитывается около половины общего числа выявленных микро- и макромицетов – 64 вида из 10 порядков, 20 семейств и 40 родов. 61% этого числа составляют ранее относившиеся к порядку *Aphyllophorales* дереворазрушающие грибы, или ксилобиотрофы, 16 видов из которых вызывают стволовые и корневые гнили у растущих жизнеспособных хвойных и лиственных деревьев. Это: *Phellinus pini* (сосновая губка) – возбудитель ядровой стволовой гнили у сосны, а также у лиственницы, *Ph. chrysoloma* (еловая губка), *Onnia leporina* и *O. triquetra* (комлевые трутовики) – на ели, *Phaeolus schweinitzii* (войлочно-бурый трутовик) – на хвойных, *Heterobasidion annosum* (корневая губка) – в основном на хвойных. На многих лиственных породах, вызывая стволовую гниль, развиваются *Inonotus obliquus* (скошенный трутовик, чага), *Oxyporus populinus* (оксипорус тополевый) и *Phellinus conchatus* (феллинус раковинообразный), однако первый чаще встречается на березе и ольхе, реже на других породах, второй предпочитает клен, а третий – иву козью. *Phellinus tremulae* (ложный осиновый трутовик) чрезвычайно распространен на осине, *Ph. alni* (ложный ольховый трутовик) обычен на ольхе, *Ph. populicola* (ложный тополевый трутовик) – на различных видах тополей, особенно на осине, *Ph. igniarius* (ложный трутовик) – на березе, иве и др. *Laetiporus sulphureus* (серно-желтый трутовик), известный на лиственных и хвойных породах, в Карелии встречен в старых посадках дуба на островах Валаамского архипелага. Большая же часть (23 вида) из перечисленных в табл. 2 ксилобиотрофов, по М. А. Бондарцевой (2000), – факультативные патогены, растущие обычно как сапротрофы на мертвых деревьях, но способные поселяться на старых отмирающих или еще жизнеспособных, ослабленных различными факторами (подтоплением, пожаром, механическими повреждениями и т. п.) деревьях. К ним относятся такие широко распространенные виды, как *Fomitopsis pinicola* (окаймленный трутовик), заселяющий хвойные и лиственные деревья из указанных категорий , *Fomes fomentarius* (настоящий трутовик) – практически все лиственные, *Piptoporus betulinus* (березовая губка) – исключительно березу, а также *Bjerkandera adusta* (бьеркандера опаленная), *Cerrena unicolor* (церрена одноцветная) и *Ganoderma lipsiense* (плоский трутовик), поселяющиеся на многих лиственных, редко хвойных, *Climacocystis borealis* (северный трутовик) – на хвойных, преимущественно на ели, и другие. Два вида –

Polyporus squamosus (чешуйчатый трутовик) и *Stereum sanguinolentum* (стереум кровяно-красный) – раневые паразиты, первый на лиственных, второй на хвойных породах. Особое место среди афиллофоровых грибов – факультативных патогенов – занимают *Thelephora terrestris* и *Typhula graminearum*. Первый вид обрастает молодые 1–2-летние сеянцы сосны, ели, березы и других пород, приводя к их удушью, второй вызывает выпревание таких же растений сосны и ели в лесных питомниках.

Порядок *Agaricales* представлен тремя факультативными паразитами: *Armillaria borealis* (опенок осенний) – возбудитель корневой гнили хвойных и лиственных пород, *Flammulina velutipes* (опенок зимний) – корневой гнили лиственных пород и *Pholiota squarrosa* (чешуйчатка обыкновенная) – стволовой гнили лиственных пород. Порядок *Uredinales* – исключительно фитопатогенными узкоспециализированными 20 видами, среди которых: *Melampsora pinitorqua* (сосновый вертун) – возбудитель ржавчины молодых побегов сосны и листьев осины, *M. allii-populina* – листьев тополя, *M. larici-populina* – листьев тополя и хвои лиственницы, *M. larici-caprearum* – листьев ивы и хвои лиственницы, *Melampsoridium betulinum* – листьев березы, *Melampsorella cerastii* – вызывающий образование «ведьминых метел» на пихте, 6 видов рода *Coleosporium* – возбудители ржавчины хвои сосны, *Chrysomyxa abietis* и *Ch. ledi* – ржавчины хвои ели, *Ch. woronini* – побегов ели, *Ch. pirolata* – шишек ели и *Thekopsora areolata* – шишек ели и листьев черемухи. Здесь же *Cronartium flaccidum* и *Peridermium pini* – возбудители рака-серянки сосны, *Gymnosporangium cornutum* – ржавчины побегов можжевельника, листьев и ягод рябины.

Отдел ***Deuteromycota*** включает 22 вида, поровну распределяющиеся между двумя классами – *Hyphomycetes* и *Coelomycetes*. В основном это факультативные паразиты (12 видов) и сапротрофы (9 видов) на хвойных и лиственных породах (см. табл. 2). К первым относятся развивающиеся на органических остатках в почве 6 видов из рода *Fusarium*, *Alternaria alternata* и *Botrytis cinerea*, известные как возбудители загнивания семян и проростков и инфекционного полегания всходов древесных пород, а также *Cladosporium herbarum* – возбудитель темно-оливковой плесени 1–2-летних ослабленных сеянцев сосны и ели в лесных питомниках. Инфекционное полегание не имеет широкого распространения в открытом грунте лесных питомников Карелии, в большинстве заложенных на бедных песчаных почвах. В то же время перечисленные патогены могут причинять ощутимый вред при широко практикуемом выращивании сеянцев в полиэтиленовых теплицах. Так, при нарушении гидротермического режима в теплицах

B. cinerea нередко вызывает серую плесень сеянцев хвойных пород, а *A. alternata* – альтернариоз сеянцев березы карельской. В группу факультативных паразитов входят также *Sirococcus conigenum*, обычно ведущий сапротрофный образ жизни на шишках хвойных пород и паразитирующий на хвое ослабленных 1–2-летних сеянцев ели и сосны, *Rhizosphaera kalkhoffii*, вызывающий побурение ослабленной хвои ели всех возрастов и считающийся индикатором техногенного загрязнения окружающей среды, *Asperisporium juniperinum*, заселяющий хвою можжевельника после нескольких многоснежных зим и в густых зарослях. Из девяти видов дейтеромицетов, относящихся к факультативным сапротрофам, семь – возбудители пятнистости живых листьев определенных древесных пород, продолжающие сапротрофное развитие на них после листопада, один – *Cytospora chrysosperma*, возбудитель бурого некроза коры тополя. Представитель этого же отдела – гриб *Hartigiella laricis* (= *Meria laricis*), облигатный паразит, вызывает отмирание хвои молодой лиственницы. В лесной фитопатологии это заболевание известно под названием ш ю т т е л и с т в е н н и ц ы, или м е р и о з.

Оценивая характер консортивных отношений микро- и макромицетов с питающими растениями и их роль в функционировании лесных экосистем, следует отметить сукцессионные изменения в видовом составе микобиоты на разных фазах онтогенеза растений-хозяев. Так, на ранних этапах развития (ювенильная фаза) основу микобиоты составляют сумчатые, ржавчинные и несовершенные микромицеты, в значительной части находящиеся в антагонистических или отрицательных взаимоотношениях с растениями-хозяевами и нередко причиняющие ощутимый хозяйственный вред. Это в первую очередь возбудители болезней всходов и 1–2-летних сеянцев и болезней типа шютте в открытом и закрытом грунте лесных питомников и молодняков на вырубках (*Ph. infestans, L. seditiosum, L. macrospora, L. sulcigena, S. graminearum, B. cinerea* и др.), некрозно-раковых болезней хвойных и лиственных молодняков (*A. abietina*, *L. willkommii*, *C. chrysosperma* и др.), ржавчины побегов сосны (*M. pinitorqua*) и некоторых других (Крутов, 1985). Для остальных видов из этой группы микромицетов в основном характерны индифферентные отношения с питающими растениями как в раннем, так и в зрелом возрасте. К ним относятся возбудители пятнистости и мучнистой росы листьев (представители родов *Microsphaera*, *Uncinula*, *Rhytisma* и др.), ржавчины хвои сосны (р. *Coleosporium*), а также вызывающих деформацию листьев и образование «ведьминых метел» лиственных пород (р. *Taphrina* и др.), болезней хвои (*L. abietis*, *L. picea*, *L. juniperinum*, *Rh. kalkhoffii* и др.) и

ряда других болезней, которые развиваются не более чем на 5–10% растений, периодически поражают их в слабой степени, не приводя к заметным отклонениям в росте. Исключение составляют некоторые ржавчинные грибы, спорадически вызывающие эпифитотии ржавчины хвои ели (*Ch. abietis* и *Ch. ledi*) и листьев тополя, ивы и березы (*M. allii-populina*, *M. larici-populina*, *M. larici-capriarum* и *M. betulinum*), без серьезных последствий для жизнедеятельности растений-хозяев. Ряд представителей сумчатых и ржавчинных грибов занимает промежуточное положение. Это возбудители болезней плодов и семян (*Ch. pirolata*, *Th. areolata*, *S. betulae* и *T. pruni*), ведущих к потере их урожая, и хронических некрозно-раковых болезней стволов и ветвей молодых и средневозрастных деревьев, нередко заканчивающихся летальным исходом последних (*H. pruinatum*, *L. pini*, *N. cinnabarina* и *N. galligena*, *C. flaccidum*, *P. pini*). Влияние этих патогенов на состояние фитоценозов в целом невелико, так как количество пораженных ими деревьев редко превышает 5%. В то же время их отношения с питающими растениями на уровне индивида могут носить отрицательный характер. По мере старения, особенно с переходом в сенильную фазу, видовой состав патогенной микобиоты древесных и кустарниковых пород существенно изменяется: некоторые из вышеперечисленных видов исчезают, распространенность и значение других снижаются. Доминирующее положение на этом этапе занимают базидиальные макромицеты-ксилотрофы, в нашем случае ксилобиотрофы – возбудители стволовых и корневых гнилей – из порядков *Aphyllophorales* и *Agaricales*. Развитие большинства из них происходит на протяжении нескольких десятков лет, не сказываясь заметно на состоянии растений-хозяев и фитоценоза в целом. Лишь на заключительных стадиях деструкции древесины в результате снижения ее механической прочности пораженные гнилью деревья часто подвергаются бурелому и ветровалу. С биологической точки зрения дереворазрушающие грибы выполняют положительную роль в формировании устойчивых фитоценозов, ускоряя разложение мертвого органического субстрата (ядровой древесины и отмирающих деревьев) и способствуя вовлечению его элементов в кругооборот веществ. В то же время гниль растущих деревьев является большим хозяйственным пороком, снижающим качество древесины и выход деловых лесоматериалов. Из 42 ксилобиотрофов в лесах Карелии серьезный хозяйственный вред причиняют ложный осиновый трутовик (*Ph. tremulae*), заселяющий почти 100% деревьев осины в возрасте старше 40–50 лет, трутовик скошенный (*I. obliquus*) на березе и оксипорус тополевый (*O. populinus*) на тополе, березе и клене в городских зеленых насаждениях, встречающиеся на

5–10% деревьев. Гнилевое поражение хвойных пород чаще всего вызывают сосновая (*Ph. pini*) и еловая (*Ph. chrysoloma*) губки, комлевой еловый (*Onnia triquetra*) и войлочно-бурый (*Ph. schweinitzii*) трутовики – обычно 5–10% деревьев в возрасте свыше 100 лет. В перестойных лесах эта величина может быть значительно большей. Так, в 160–220-летних сосняках на о. Валаам, к тому же испытывающих интенсивную рекреационную нагрузку, число пораженных сосновой губкой деревьев достигало 55%. Остальные виды, многие из которых довольно часто встречаются на древесном отпаде, как возбудители гнилей растущих жизнеспособных деревьев существенного значения не имеют, так как заселяют единичные, ослабленные или отмирающие старые экземпляры.

Приведенный список не является исчерпывающим, поскольку видовой состав микромицетов, особенно на лиственных породах, изучен недостаточно. Он будет дополняться по мере накопления новых данных.

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

Литература

Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. СПб., 1998. Вып. 2. 391 с.

Бондарцева М. А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 9–25.

Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. Л., 1986. Вып. 1. 192 с.

Бондарцева М. А., Крутов В. И., Лосицкая В. М. Афиллофороидные грибы особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 42–75.

Бондарцева М. А., Крутов В. И., Лосицкая В. М. и др. Грибы заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов). М., 2001. 90 с.

Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. Г. Стороженко, В. И. Крутова, Н. Н. Селочник. М.; Петрозаводск, 2000. 321 с.

Журавлев И. И., Селиванова Т. Н., Черемисинов Н. А. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников: Справочник. М., 1979. 247 с.

Крутов В. И. Характер консортивных взаимоотношений между патогенными грибами и высшими растениями при формировании лесных фитоценозов на вырубках // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск, 1985. С. 133–142.

Крутов В. И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1989. 208 с.

Крутов В. И. Болезни зеленых насаждений Карелии // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск, 1990. С. 69–75.

Мельник В. А. Определитель грибов России. Класс Coelomycetes. СПб., 1997. Вып. 1. 281 с.

Мельник В. А. Определитель грибов России. Класс Hyphomycetes. СПб., 2000. Вып. 1. 371 с.

Ниемеля Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России. Хельсинки, 2001. 120 с.

Николаева Т. Л. Флора споровых растений СССР. Т. VI. Ежовиковые грибы. М. ; Л., 1961. 339 с.

Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. М., 1964. 574 с.

Работнов Т. А. О состоянии изучения грибов как компонентов биогеоценозов // Микол. и фитопатол. 1977. Т. 11, вып. 6. С. 521–524.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Руоколайнен А. В. Афиллофоровые грибы г. Петрозаводска и пригородов // Микол. и фитопатол. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 62–69.

Симонян С. А., Барсегян А. М. Некоторые современные аспекты изучения консортивных взаимоотношений цветковых растений и микромицетов // Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах»: тез. докл. Л., 1977. С. 18–21.

Шкараба Е. М. Связь паразитических микромицетов с лесными растениями окрестностей биологической станции «Верх-Кважва» // Учен. зап. Пермского пед. ин-та. 1976. Т. 150. С. 112–115.

Шкараба Е. М. Участие и роль патогенных микромицетов в консорциях высших растений в лесах Предуралья // Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах»: тез. докл. Л., 1977. С. 126–128.

Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области (Эколого-систематический список). Л., 1979. 107 с.

Экосистемы Валаама и их охрана / А. А. Кучко, Н. А. Белоусова, А. В. Кравченко и др. Петрозаводск, 1989. 199 с.

Ainsworth and Bisbi's Dictionary of Fungi. D. L. Hawksworth, B. C. Sutton, G. C. Ainsworth eds. 7th edit. CMI: Kew, 1983. 445 p.

Ainsworth and Bisbi's Dictionary of Fungi. D. L. Hawksworth, P. M. Kirk, B. C. Sutton and D. N. Pegler eds. 8th edit. CABI: Wallingford, 1995. 616 p.

Kotiranta H. ja Niemelä T. Uhanalaiset käävät suomessa. Helsinki, 1996. 184 p.

Nordic Macromycetes. Copenhagen, 1997. Vol. 3. 444 p.

Организация сообществ сапротрофных микроскопических грибов в наземных экосистемах

А. В. Кураков

Сапротрофные мицелиальные микроскопические грибы являются важнейшим по разнообразию, биомассе и функциональной нагрузке компонентом наземных экосистем. Они наряду с другими группами грибов занимают ведущее положение среди деструкторов растительных полимеров, контролируют в биосфере регенерацию биофильных элементов, продуктивность экосистем, представляют важное звено пищевых цепей, активно участвуют в гумусообразовании, формировании водопрочных агрегатов, детоксикации поллютантов, синтезе биологически активных метаболитов (Билай, 1984; Лугаускас, 1984; Мирчинк, 1988; Кожевин, 1989; Полянская, 1996; Марфенина, 1999; Мухин и др., 2000; Кураков, 2001а; Kjoller, Struwe, 1982; Chistensen, 1989; Miller, 1995).

Дальнейший прогресс в познании их роли в различных процессах в почвах невозможен не только без количественной оценки потоков вещества и энергии на основе методов экосистемного подхода, но и выявления и объяснения наблюдаемого распределения организмов того или иного вида в пространстве времени в рамках популяционного подхода. В сообществах (ассоциациях) регуляторами потоков веществ и энергии выступают конкретные виды, но при этом следует помнить и о межорганизменных взаимодействиях и эмерджентных свойствах микробных сообществ. Знание видовой структуры микобиоты в различных местообитаниях необходимо для решения многих прикладных задач: успешной интродукции микроорганизмов, контроля микробиологического состояния почв при различных системах севооборота, разработке стратегий скрининга грибных продуцентов для биотехнологических производств и приемов борьбы с фитопатогенами, грибами-деструкторами древесины, строительного камня и других.

Подходы к изучению структурно-функциональной организации биоты сапротрофных микроскопических грибов наземных экосистем

В связи с тем, что многие почвенные микромицеты способны к росту на разнообразных органических субстратах, ведущими факторами,

которые определяют их распространение и конкурентоспособность, являются физико-химические условия среды, ингибирующие и стимулирующие вещества, взаимоотношения с другими организмами. Комплекс этих факторов и обусловливает при значительном сходстве неизбежные различия видового состава почвенных микроскопических грибов в разных природно-климатических зонах, биоценозах и субстратах. Группы грибов, даже если они связаны с аналогичным субстратом (древесным опадом, хвоей или листвой, подстилкой и т. д.), могут отличаться по составу или, что чаще всего обнаруживается, по представленности (плотности популяций) одних и тех же видов в разных биогеоценозах или природно-климатических зонах.

Сравнение микробных группировок в почвах разных природно-климатических зон привело к выводу, что роль географического фактора в расселении микробных сообществ сказывается через комплекс экологических факторов, таких как влажность, тип субстрата, кислотность, температура, засоленность почв (Звягинцев и др., 1999).

Одновременно популяционная плотность видов в сообществах не может не меняться в ситуации непостоянства условий окружающей среды, источников питания, биотических взаимодействий и при накоплении с течением времени внутренних противоречий. Описание качественных и количественных изменений в структуре сообществ в зависимости от времени отражается в грибных сукцессиях. Последовательная смена видов в сообществе при разрушении растительных субстратов в почвах и подстилке объясняется их различной способностью к утилизации органических соединений, стресс-толерантностью, межвидовыми взаимодействиями.

Различия в видовой структуре микробных сообществ в вертикальных ярусах наземных экосистем (на поверхности живых растений, свежем опаде и подстилке, минеральных горизонтах почвы) в довольно большой степени сходны с наблюдаемыми в сукцессии при разложении растительных остатков в почвах (Мирчинк, Бабьева, 1981; Звягинцев и др., 1999).

В связи с вышеизложенными положениями методология изучения структурно-функциональной организации микробных сообществ в наземных экосистемах включает: 1) вертикально-ярусный подход — одновременное исследование микробных сообществ в пределах всех ярусов экосистемы (филлоплана растений, опад/подстилка, почва по горизонтам); 2) географический подход, согласно которому анализируется не только распространение отдельных видов по природным зонам, но и соответствие микробного сообщества конкретного ландшафта климатическим условиям; 3) сукцессионный анализ, так как

микробные сообщества постоянно претерпевают изменения, вызванные внешними воздействиями (температура, влага, поступление субстрата) и внутренними причинами, обусловленными предыдущими событиями в микробной системе (Мирчинк, Бабьева, 1981; Чернов, 1993; Звягинцев и др., 1984, 1999).

Арсенал известных методов пока не в полной мере адекватен такой непростой задаче, как установление структурно-функциональной организации микобиоты почвы и других компонентов наземных экосистем. Вместе с тем использование взаимодополняющих методов позволяет выявить многие ее параметры: определить численность колониеобразующих единиц грибов при посевах образцов на различные среды, общую и жизнеспособную биомассу, биомассу мицелия и спор, видовой состав и плотность популяций различных видов, а также выделить грибы, находящиеся в почве в мицелиальной форме, охарактеризовать физиолого-биохимические свойства изолятов и их способность к трансформации разнообразных веществ/субстратов. Адаптированность грибов к данному местообитанию (почве, корневой зоне, поверхности горной породы и т. д.) оценивают по изменению скорости роста чистых культур при различных физико-химических условиях среды и динамике внесенной популяции или нескольких популяций в этой эконише (Мирчинк, Бабьева, 1981; Кожевин, 1989; Кураков и др., 1999; Кураков, 2001б). Участие грибов в различных процессах наиболее часто определяют в лабораторных инкубационных опытах по убыли внесенного (или имеющегося в почве исходно) субстрата или продуктам его трансформации в сочетании с ингибиторными приемами, позволяющими дифференцировать их деятельность от аналогичной деятельности бактерий (Anderson, Domsh, 1978; Кураков, 2001). Представление о масштабах жизнедеятельности грибов в сравнении с другими организмами дает также знание их общей и активно метаболизирующей биомассы в природном местообитании. К настоящему времени разработано несколько принципиально различных методов определения биомассы грибов и бактерий в почвах. Прямые методы световой и люминесцентной микроскопии используют для оценки общей биомассы спор, мицелия, светло- и темноокрашенных (меланинсодержащих) грибов и мицелия базидиомицетов, образовавших пряжки (Мирчинк, 1988; Полянская, 1996; Великанов, 1997). Для определения жизнеспособного и суммарного мицелия в природных объектах применяют флюоресцентные красители (диацетат флюоресцеина, калькофлюор белый и др.) (Schnurer, Rosswall, 1982; Miller et al., 1998). Среди биохимических методов оценки грибной биомассы грибов популярно

использование в качестве биомаркера эргостерола, а в условиях отсутствия хитинсодержащих беспозвоночных – хитина (глюкозамина) (West et al., 1987; Ruzicka et al., 2000). Методы субстратиндуцированного дыхания и кинетические подходы в сочетании с антибиотиками используют для оценки активной (дающей отклик в форме CO_2 на внесение глюкозы) грибной и бактериальной биомассы в почвах (Мирчинк, Паников, 1985; Anderson, Domsh, 1975, 1978). Вместе с тем актуальными остаются разработка и дальнейшее совершенствование методов по определению биомассы грибов, которые жизнеспособны, но находятся в стадии покоя (эндогенного и экзогенного), а также в состоянии активного роста.

Функциональная роль микроскопических грибов в экосистемах будет во многом более понятна, если появится возможность определять распределение и биомассу мицелия конкретных видов в почвах, что остается крайне сложной задачей. Поэтому изучение жизнедеятельности и поведения конкретных видов в почвенных условиях часто проводится путем инокуляции их штаммов в стерильную почву или внесением в нестерильную почву генетически модифицированных штаммов, отобранных на устойчивость к антибиотикам, пестицидам или тяжелым металлам. Большие надежды здесь возлагаются на разработку количественных биохимических и молекулярно-генетических методов слежения за конкретными видами в почвах. Эти методы получают широкое распространение для диагностики и изучения разнообразия грибов и прямого обнаружения генов, ответственных за синтез определенных ферментов в природных объектах (Luis et al., 2002). Среди различных молекулярно-генетических подходов наиболее популярен метод амплификации определенных последовательностей ДНК in vitro с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) (Дьяков, 1998). Видоспецифические праймеры позволяют обнаружить изучаемый организм in situ без выделения в чистую культуру и даже перейти к его сравнительной количественной оценке. Молекулярно-биологические методы использовали для определения корневых эндофитов, представленных стерильным темноокрашенным септированным мицелием (Wilberforce et al., 2002), детекции патогена *Heterobasidion parvisporon* и количественной оценки колонизации им тканей норвежской ели (Hietala et al., 2002). Флюоресцентно-меченые праймеры применяли для оценки разнообразия грибов в окультуренных почвах (Klamer, Hedlund, 2002). ПЦР-анализ экстрагированной из почвы ДНК успешно использован для детекции и мониторинга штамма гриба, интродуцированного для ремедиации диоксинзагрязненных почв (Konodo et al., 2002), оценки различий в грибных

сообществах в корневой зоне растений луга (Kennedy et al., 2002). Проведение экстракции ДНК и ПЦР-процедуры выявило высокое разнообразие эукариот в смешанных образцах лесной почвы и доминирование эктомикоризных базидиомицетов (50–75%) (O'Brien et al., 2002).

Из иммунохимических методов наиболее чувствителен иммуноферментный анализ, который используется для определения в почве фитопатогенов (Дьяков, 1998), детекции мицелия *Mycena galopus* в подстилке (Frankland et al., 1981). В последние годы для определения разных групп микроорганизмов, в том числе и грибов, получает распространение хроматографический анализ профилей фосфолипидов жирных кислот клеточных стенок в почвенных экстрактах (Frostegard, Baath, 1996; Insam, 2001).

Подходы к характеристике разнообразия и структуры комплексов микроскопических грибов почв

Несмотря на имеющиеся ограничения анализа с ПЦР-амплифицированными последовательностями 18S рРНК генов для оценки разнообразия грибных сообществ in situ (Zuccaro et al., 2002), молекулярно-генетические методы имеют явные преимущества при определении грибов, представленных стерильным мицелием, видов, труднокультивируемых или не растущих на питательных средах, мониторинга конкретных видов в почвах и на растениях. В перспективе в сочетании с другими приемами они, возможно, позволят устанавливать виды микромицетов, доминирующие в почвах по биомассе. В настоящее время остро ощущается отсутствие сравнительных работ по изучению разнообразия грибов в природных объектах традиционными молекулярно-генетическими и биохимическими приемами, что позволило бы точнее определить преимущества и границы применимости этих методов.

Основными подходами для характеристики видового состава и структуры сообществ сапротрофных микромицетов в почвах и других компонентах экосистем остаются на сегодняшний день различные методы посева и применение субстратов-приманок с последующим расчетом количественных синэкологических показателей.

При проведении стандартных посевов колонии на средах образуются как из мицелия, так и из спор, поэтому учет числа колоний разных видов, выросших при посеве на плотные среды, может не отражать активность этих грибов in situ. Вместе с тем проведение предпосевной обработки образцов дает возможность получать довольно однородные по размерам фрагменты гиф, которые, как и споры, определяют численность колониеобразующих единиц (КОЕ) грибов на

средах. Поэтому количество КОЕ различных видов можно рассматривать с точки зрения их доли в общей грибной биомассе, то есть как показатель, характеризующий относительную представленность (обилие) видов в почве.

Большинство сапротрофных микромицетов (убиквисты) используют широкий, с небольшими ограничениями круг субстратов, присутствующих в почвах различных биоценозов. Для оценки их видового богатства в почвах наиболее часто применяют среды, содержащие легкодоступные субстраты – углеводы. При проведении посевов на эти среды обнаруживается максимальное разнообразие грибов в почвах, и, кроме того, они удобны для проведения дифференции колоний. В случае необходимости ограничения развития быстрорастущих и, как правило, обильно спороносящих видов в них дополнительно вводят соединения (антибиотики, красители), ингибирующие рост этих грибов. Предложено множество приемов предварительной обработки образцов почв и растений перед посевом и селективных сред для повышения разнообразия выявляемых видов и выделения конкретных групп грибов. Одновременно используются различные методы водных промывок мелкозема, приманок и ловушек, суть которых – выделить грибы, активно развивающиеся и находящиеся в мицелиальной форме в почвах (Литвинов, 1969; Билай, 1982; Звягинцев, 1991; Кураков, 2001б; Tsao, 1970; Parkinson, 1982).

На основе этих методов установлено, что наиболее распространенной группой почвенных грибов являются анаморфы аскомицетов и дейтеромицеты (формальный класс конидиальных грибов, подавляющее большинство которых – анаморфы *Ascomycetes*), затем следуют телеоморфы *Ascomycetes* и *Zygomycetes*, большинство из которых – в бесполой стадии и только у некоторых выделяемых гомоталичных видов можно обнаружить образование половых структур. В одной из богатейших грибных коллекций мира – CBS (Нидерланды) – хранится 2430 видов микроскопических грибов, которые были выделены из почв и корней растений (Gams, 2002). Среди них 89 видов относятся к базидиальным макромицетам, 131 вид – к оомицетам и хитридиомицетам и 2210 – к микроскопическим мицелиальным грибам (аскомицетам, зигомицетам и дейтеромицетам). При детальных исследованиях состава микроскопических грибов почв одного типа или в конкретном биоценозе выявляется, как правило, 70–200 видов (Озерская, 1980; Билай и др., 1984; Великанов, 1997; Christensen, 1981; Bissett, Parkinson, 1981). Согласно сообщению Домша (Domsch, 1975), выделение из окультуренной почвы 17000 изолятов позволило обнаружить 250 видов.

При характеристике микромицетного населения почв часто используется понятие комплекса, которое подразумевает совокупность популяций разных видов микроскопических грибов, обитающих в почве или другом компоненте экосистемы (Мирчинк, 1988). При описании структуры комплекса грибов изучается состав и представленность видов, то есть в отличие от изучения структуры сообществ не выявляются функциональные (трофические и регуляторные) связи между видами. При этом исходят из того, что участие грибов в круговоротах веществ в природе обычно происходит при тесном взаимодействии с другими организмами – бактериями, растениями, водорослями, беспозвоночными животными, а не между собой. Вместе с тем, если показывается наличие или возможность взаимодействия видов, вполне правомочно характеризовать биоту сапротрофных микроскопических грибов в данном местообитании как сообщества. Так, при анализе трофических конкурентных взаимоотношений между видами ксилотрофных базидиомицетов, заселяющих различные субстраты, формирующиеся группировки рассматривали как элементарные формы ценотической организации у грибов – микоценоячейки (Мухин, 1993).

Для оценки значимости вида в комплексе/сообществе применяют критерий пространственной частоты встречаемости, под которым понимают отношение числа образцов, где вид обнаружен, к общему числу исследованных образцов данного объекта (почвы, опада и т. д.) (Tresner et al., 1954).

Другим показателем представленности микроорганизмов в комплексе/сообществе является обилие (плотность, частота выделения) вида, который определяется как доля колоний конкретного вида от общего числа колоний, выросших при посеве образцов изучаемого объекта.

Количество изолятов для расчета этого показателя для комплексов микроскопических грибов в почвах должно быть выше, по крайней мере не менее 500–800 при одном анализе (Кураков, 2001а). Снижение числа изолятов возможно только в бедных по видовому разнообразию местообитаниях, как правило, экстремальных по физико-химическим условиям. Известно, что число выявляемых видов микромицетов возрастает при увеличении количества выделенных из изучаемого объекта изолятов, но при этом темпы обнаружения новых видов падают. Так, при анализе 200 изолятов нам удалось выделить не менее 24 видов из коричневой карбонатной почвы, ризосферы и ризопланы злаков и хлопчатника, а ее увеличение в 5 раз (до 1000 изолятов) дало практически такое же число новых видов (29) (Кураков

и др., 1994). Бааф (Baath, 1981) при оценке разнообразия микромицетов в различных горизонтах подзола выделил 40 и 60 видов при выборке 600 и 1100 изолятов, но 80–90% видов было установлено уже при идентификации 200 и 700 изолятов соответственно. Важно подчеркнуть, что с увеличением общего числа изолятов пропорционально возрастает количество изолятов наиболее представленных видов для данного местообитания, так как новые виды, обнаруживаемые в каждой последующей серии изолятов, располагают единичными штаммами. Поэтому существенных изменений в величине индексов разнообразия, рассчитанных на основе обилия видов, не происходит (Kjoller, Struwe, 1982). Это и позволяет использовать для характеристики разнообразия сапротрофных мицелиальных микроскопических грибов почв и других компонентов экосистем вполне ограниченное число изолятов – 500–800.

Для описания видовой структуры грибов, в частности дрожжей, в разных биогеоценозах определяют «спектр потенциальных доминант» таксонов, доля изолятов которых составляет от общего числа колоний на чашках при посеве не менее 30%, и показатель вероятности доминирования – доля образцов от общего числа исследованных, в которых данный вид доминирует (Чернов, 1993, 2000).

М. Христенсен для сравнительной характеристики микобиоты почв разных экосистем использовала 30 наиболее представленных видов из общего списка (критерий «top-30») (Christensen, 1981, 1989).

Т. Г. Мирчинк с соавторами (1982) для определения постоянства представленности вида в изучаемом компоненте биогеоценоза (почве, подстилке, на листьях) во времени (в течение вегетационного сезона, года) ввела показатель временной частоты встречаемости вида, устанавливаемый как отношение числа моментов времени, когда вид обнаружен, к общему числу моментов отбора образцов. Характеризовать структуру комплекса почвенных микромицетов было предложено на основе совместного использования показателей пространственной и временной частот встречаемости: типичные доминирующие виды – пространственная и временная частота встречаемости выше 60%; типичные частые – более 30%; типичные редкие – ниже 30% и временная – выше 30%, случайные виды – оба показателя ниже 30% (Мирчинк, 1988).

В то время как общий набор видов, выделяемый при посевах почв на среды Чапека или сусло-агар, составляет обычно не менее 60–80 видов и может быть увеличен за счет редких организмов, специфический комплекс типичных видов содержит порядка 20 видов:

небольшого числа (2—3) типичных доминирующих видов и по 5—12 типичных частых и типичных редких видов (Озерская, 1980; Мирчинк и др., 1982).

Отбрасывание редких видов целесообразно и упрощает задачу, когда комплекс грибов используется для решения задач прикладного экологического мониторинга. Однако их выявление, естественно, необходимо при детальной инвентаризации видового состава микромицетов в почвах и других компонентах экосистем.

К недостаткам данной характеристики комплекса грибов можно отнести использование показателя пространственной частоты встречаемости для оценки значимости видов и в конечном итоге структуры комплекса. Этот критерий косвенно и не всегда корректно отражает плотность (обилие) популяции вида, хотя показатели встречаемости и обилия в ряде случаев тесно коррелируют. Кроме того, пространственная частота встречаемости видов, как правило, в большей степени зависит от повторности образцов, а величина индексов разнообразия, рассчитанная на основе этого показателя, при учете большего числа редких видов существенно возрастает (Озерская, 1980). Характер же распределения видов по обилию и индексы разнообразия после достижения выборки в 500—1000 изолятов, а для более бедных, чем почва местообитаний, в 300—500 изолятов существенно не меняются.

Слабым положением в описании структуры комплекса типичных видов является, по нашему мнению, их разделение на доминирующие, частые и редкие виды по условно принятой градации пространственной частоты встречаемости (>60%, >30%, <30%) и неочевидность выделения группы доминирующих видов. На основе пространственной частоты встречаемости неправомочно построение кривых рангового распределения. Они должны строиться на основе обилия видов, чтобы были возможны математический анализ моделей рангового распределения видов в комплексе/сообществе и графическое сопоставление экспериментальных кривых распределения видов с известными типами распределений (Мэггаран, 1992). Поэтому характеристику структуры комплекса, выявление степени доминирования отдельных видов корректнее проводить на основе показателя обилия видов. Для определения состава типичных видов грибов для данного местообитания, как и ранее, целесообразно использовать показатель временной частоты встречаемости, величина которого для них должна быть не менее 30%. Пространственная частота встречаемости применяется для оценки характера распределения (заселения) видом изучаемого участка почвы и т. д.

Пространственное распространение сапротрофных грибов в сравнении с фитопатогенами изучается редко, как правило, в связи с гетерогенностью почвенного покрова, при исследовании особенностей микобиоты в различных парцеллах биоценоза, оценке однородности заселения почвы грибами с нематоцидными свойствами (Mankau, McKenny, 1976). Тип пространственного распределения популяций фитопатогенов в почве (регулярное, равномерное, пятнистое) является показателем эпидемиологической ситуации в агроценозе. Пространственная агрегированность патогена определяется при использовании методов математической обработки результатов. Равномерное распределение пропагул гриба описывается уравнением Пуассона. При наличии агрегации инфекционных единиц их распределение не соответствует Пуассоновому, а описывается отрицательным биномиальным или бета-биноминальным уравнением (Дьяков, 1998).

Видовое разнообразие и различия комплексов микромицетов характеризуют на основе индексов разнообразия, выровненности, доминирования, принятых в общей экологии (Шенона, Симпсона и др.) и представляющих математические выражения зависимости между числом видов и их обилием (Одум, 1986).

Для оценки сходства микобиоты рассчитывают коэффициент сходства Соренсена с учетом или без учета встречаемости или обилия видов (Озерская, 1980; Мирчинк и др., 1982; Звягинцев, 1991; Кураков, 2001б; Bray, Curtis, 1957; Baath, 1981).

Одним из подходов характеристики структуры комплекса микромицетов является анализ соответствия рангового распределения относительного обилия видов грибов различным математическим моделям. Одновременно проводят построение кривых рангового распределения, которые наглядно показывают степень доминирования отдельных видов и структуру комплекса/сообщества. Разнообразие обычно анализируется с учетом четырех основных моделей: логарифмически нормального (лог-нормального) распределения, геометрического ряда, логарифмического ряда (лог-ряда) и «модели разломанного стержня» Макартура (Мэггарран, 1992). Каждой из моделей соответствует характерная форма кривой на графике с осями ранг/обилие (Whittaker, 1977). Геометрический ряд выражается прямой линией с крутым наклоном. У лог-ряда также крутой наклон, но в этом случае речь идет о кривой линии. В модели разломанного стержня график наиболее пологий. Между моделями лог-ряда и разломанного стержня находится лог-нормальное распределение, описываемое S-образной кривой. Анализ кривых в осях ранг/обилие не всегда надежен для

выявления модели, хотя такой метод графического представления данных широко используется при изучении разнообразия. Правильность выбора модели распределения подтверждается применением математических тестов (критерий согласия χ^2) (Мэггарран, 1992).

Результатом взаимодействия популяций является, как подчеркивает Мэй (May, 1975), отклонение от лог-нормального распределения как в сторону более крутого снижения обилия ранжированных видов (лог-ряд и геометрический), так и в сторону более пологого, не столь резкого уменьшения численности видов по мере снижения ранга их обилия (модель разломанного стержня).

Кривые рангового распределения видов использовали для оценки степени доминирования различных видов ксилотрофных базидиомицетов в биоценозах, однако без математического анализа типа распределения (Мухин, 1993), для характеристики распределения видов микроскопических грибов в филлосфере плевела (Thomas, Shattock, 1968), в почве, в выветриваемых известняках, подстилке, ризоплане, при разном уровне загрязнения почвы свинцом, при ее увлажнении (Zvyagintsev, Kurakov, 1990; Кураков, Костина, 1996, 1998; Полянская, 1996; Кураков и др., 1999; Кураков, 2001а, б).

Для анализа структуры и состава микобиоты в различных местообитаниях, изучения зависимости распространения почвенных грибов от абиотических и биотических факторов используют методы многомерного статистического анализа, реализованные в современных компьютерных программах (Statistica, SPSS). Регрессионный анализ применяют для обнаружения существенных изменений в обилии вида в зависимости от градиента какого-либо фактора (Baath, 1981). Для выявления (визуализации) различий между комплексами микромицетов используется метод главных компонент. Для классификации комплексов грибов разных местообитаний на основе сходства их объединяют в определенные группы, но без выявления взаимосвязи между этими группами проводят кластерный анализ (Pfender, Wootke, 1988). М. В. Согонов (2003) для выявления сходств и различий микобиоты в зависимости от типа биоценоза, почвенных горизонтов, сроков анализа применял методы ординации: анализ главных компонент, анализ соответствия и многомерное шкалирование. Поиск характеристик биогеоценозов, согласованных с изменениями структуры комплексов микромицетов, проводился графически, сопоставлением значения проекций меток категорий вариантов со значениями этих характеристик. Достоверность различий в представленностях видов в категориях вариантов оценивали с помощью непараметрических тестов.

Для выяснения взаимосвязи распространения грибов с экологическими факторами проводится факторный анализ. Выявляются главные факторы, которые определяют различия в микобиоте в разных объектах (Чернов, 2000; Кураков, Костина, 2001). Для идентификации возможной экологической природы этих факторов проводят множественный регрессионный анализ с использованием градиента параметров рассматриваемых факторов. Множественный регрессионный анализ выполняют также для конкретных видов, для определения набора экологических переменных, которые оптимально предсказывают поведение вида при изменении окружающей среды. Проведение канонического анализа считается более реалистичным, чем множественный регрессионный, так как он способен учесть взаимодействие между видами (Bisset, Parkinson, 1979 a, b, c). Дискриминантный анализ проводят для формализации алгоритмов нахождения различий между комплексами микромицетов, что позволяет на основе дискриминантных функций дифференцировать объекты по микобиоте (Марфенина, 1999). Степень общности видов в двух местообитаниях или экосистемах может быть оценена с использованием таблицы-матрицы случаев совпадения в обнаружениях видов, и на основе χ^2 определяется статистическая достоверность различий (Dighton, 1994).

Использование количественных подходов в экологии сапротрофных микромицетов позволило установить специфику комплексов этих грибов для почв зонального ряда, выявить виды, типичные для конкретных почвенных условий (к примеру, окультуренных почв), различных растительных сообществ в разных регионах и природных зонах. Было установлено, что видовой состав и разнообразие комплексов почвенных грибов тесно связаны с растительным покровом и его богатством, свойствами почв и их эволюцией. К настоящему времени выявлены многие особенности видового состава комплексов сапротрофных микромицетов в филлосфере и корневой зоне растений, лесных подстилках, выветриваемых горных породах. Установлены виды, характерные для почв, подверженных антропогенным воздействиям (Сизова, 1977; Мирчинк, 1988; Великанов, 1997; Марфенина, 1999; Кураков и др., 1994, 1998, 1999; Лугаускас, 1984; Christensen, 1989; Dix, Webster, 1995 и др.).

Анализ распространения микроскопических грибов говорит не о приуроченности отдельных видов к почве конкретного типа или даже определенного фитоценоза, а о специфической видовой структуре микобиоты в целом, соотношении таксономических и эколого-трофических групп, о типологии микробных группировок, особенно четко различающихся в контрастных природно-климатических зонах

(Звягинцев и др., 1999). Все это указывает на то, насколько осторожно следует подходить к проблеме выявления индикаторных видов на определенные почвенные условия, особенно если эти условия не характеризуются экстремальными значениями физико-химических факторов. Так, *Mortierella ramanniana,* считающийся индикаторным видом на подзолистые и дерново-подзолистые почвы (Мирчинк, 1988), обильно представлен в альпийских почвах под рододендровыми стланниками (Согонов, 2003). *Geomyces pannorum* являлся не только типичным видом в дерново-подзолистых почвах ельников (Озерская, 1980), но и обильно представлен в примитивных почвах арктической пустыни. Среди сапротрофных микромицетов не были обнаружены виды, специфичные только для ризопланы одного вида растений (Кураков, Костина, 1996).

Изучение состава микобиоты в разных ярусах биоценозов и почвах зонального ряда подтвердило общеэкологические закономерности, установленные для животных и растений: вертикальную стратификацию сообществ, одновременное сочетание непрерывности и дискретности в распространении видов (Мирчинк, Бабьева, 1981; Мирчинк, 1988; Звягинцев и др., 1999).

Определенный прогресс имеется в выявлении взаимосвязи состава сапротрофных микромицетов в почвах с их функциями и жизненными стратегиями при изучении формирования микобиоты в различных эконишах и в ходе сукцессий растительного покрова (Борисова, 1984; Мирчинк, 1988; Звягинцев и др., 1999; Кураков и др., 2000; Flanagan, Scarborough, 1974; Frankland, 1998).

Исследование колонизации грибами корневой поверхности растений (Кураков, Костина, 1998) свидетельствует о возможности применения для анализа формирования микобиоты в этом местообитании равновесной островной теории МакАртура и Вилсона (Macarthur, Wilson, 1967). Согласно островной теории существует динамическое равновесие числа видов в сообществе за счет иммиграции видов и гибели резидентов, и заселение новыми видами происходит при удалении соответствующего количества видов-резидентов. Богатство видов, обитающих на определенной территории, будет расти, если увеличивается колонизируемая площадь (ресурсы), при этом будет происходить смена видов и варьирование их разнообразия, но в конечном итоге количество видов стабилизируется по достижении равновесия. Так, в сообществах грибов в ризоплане томатов и огурцов завершается рост видового богатства по истечении 4–6 недель после высадки растений в почву, то есть к моменту, когда корневая система практически сформирована, и в дальнейшем число видов в этой

экологической нише оставалось неизменным, за исключением некоторого возрастания в фазу цветения и увядания растений, что обусловлено изменением состава и количества экскретируемых соединений и корневого отпада (Кураков, Костина, 1998).

Для анализа распространения грибов в почвах и других компонентах наземных экосистем возможно в ряде ситуаций использовать модель «ограниченного сходства», базирующуюся на правиле Гаузе, согласно которому два сходных вида не могут одновременно занимать одну и ту же эконишу. Конкурентное исключение ведет к разобщению близкородственных видов, сходных по потребностям, по разным экологическим нишам, географическим зонам, либо они избегают конкуренции друг с другом иным способом (Одум, 1986). Исход конкуренции зависит, очевидно, от степени соответствия условий среды биологическим особенностям вида. Этот принцип позволяет объяснить особенности состава микобиоты, складывающегося в ходе сукцессии при разложении древесины, когда грибы, к примеру, ксилотрофные базидиомицеты, зависящие от одного трофического ресурса, конкурируют за субстрат (Мухин, 1993). Многие виды грибов родов *Trichoderma, Gliocladium, Fusarium, Penicillium*, имеющие близкие свойства, при колонизации различных местообитаний (например, ризопланы или ее определенного участка), как правило, существенно сдерживают развитие друг друга, но успешно сосуществуют с мукоровыми, обладающими иными трофическими характеристиками. Было показано, что штаммы видов, обитателей корневой зоны, являясь более адаптированными по своим свойствам к этой эконише, активнее колонизировали ризоплану, чем типичные почвенные микромицеты, и в отличие от них сдерживали развитие фузариозной инфекции корней (Кураков, Костина, 1998, 2001).

Однако оценка значения конкуренции в распространении микромицетов в природных местообитаниях сопряжена с довольно большими сложностями и часто может быть дана только в самом общем плане. Так, многие виды родов *Aspergillus* и *Penicillium* характеризуются значительным сходством, но первые существенно более термотолерантны и соответственно более конкурентоспособны при повышенных температурах, чем можно объяснить их большее обилие и разнообразие в южных регионах.

Одним из подходов для объяснения особенностей микобиоты в различных местообитаниях и прогноза ее возможных изменений при смене экологических условий является сравнительный анализ жизненных стратегий видов. Для этого выявляют свойства микроорганизмов, которые необходимы для выживания в данной природной

обстановке, на различных этапах сукцессии. Более удобно и чаще используется для этого сравнение жизненных стратегий видов в контексте r-K континуума (Звягинцев и др., 1984; Кожевин, 1989; Кураков и др., 2001) или их описание в абсолютных терминах (Бигон и др., 1989; Великанов, 1997).

Концепция r-K континуума рассматривает два противоположных типа особей (популяций, видов), предсказывая связь организмов r-типа со средой, вызывающей r-отбор, а организмов K-типа – со средой, вызывающей K-отбор (Бигон и др., 1989).

Грайм (Grime, 1977) на основе классификации местообитаний и жизненных циклов растений предложил существование трех фундаментальных типов отбора. C-отбор – это отбор высококонкурентных способностей для обеспечения максимального роста в продуктивных, ненарушенных условиях (стратегии конкуренции –K). S-отбор – селекция адаптаций, позволяющих развиваться в стрессовых условиях среды или источников питания (стратегия стресс-толерантности). R-отбор – отбор с коротким жизненным циклом и высокой скоростью репродукции, используемый в нарушенных, но продуктивных местообитаниях (стратегия рудераллов). Он предполагал также возможность промежуточных стратегий, например, «конкурентно-рудеральной» и т. д.

Изложенные выше концепции были распространены на грибы (Великанов, Сидорова, 1988; Великанов, 1997; Andrews, Rouse, 1982; Cooke, Rayner, 1984). Особо подчеркивалось, что определенная экологическая стратегия может быть принята для конкретной жизненной стадии гриба, так как на разных стадиях развития организма можно наблюдать преобладание той или иной тенденции отбора (Pugh, Boddy, 1988). Сразу же было отмечено, что у грибов проявление r- и K-стратегий в чистом виде наблюдается крайне редко (Великанов, 1997; Великанов, Сидорова, 1988; Pugh, 1980).

Приняв в качестве критериев тенденции естественного отбора, определяющие направление адаптивных реакций и составляющие так называемый r-K континуум, и те реальные условия (лимитирующие факторы), в которых они реализуются, Л. Л. Великанов и И. И. Сидорова (1983, 1988) выделили у грибов пять основных групп видов, имеющих сходные стратегии жизни: E-эксплеренты – виды, подчиняющиеся в основном r-отбору (r-стратеги); C-конкуренты – имеют черты r- и K-стратегов; S-«стресс-толерантные» виды; P – патиенты (факультативные патиенты), существуют в неблагоприятных условиях и в отсутствии конкурентов в мезофильных местообитаниях; D-депрессанты, или облигатные патиенты, адаптированные к экстремальным условиям и несуществующие вне их.

У представителей почвенных микроскопических грибов можно наблюдать все упомянутые выше жизненные стратегии. Однако для них, как и многих других микроорганизмов, принцип «ограниченной пластичности», по-видимому, имеет меньшие масштабы приложения, чем для растений. В качестве примера можно привести грибы рода *Trichoderma*, типичные для почв и корневой зоны растений. Большинство этих грибов – быстрорастущие виды, продуцируют многочисленные споры, широкий спектр ферментов, включая целлюлазы, многие из них высоко конкурентоспособны, образуют различные антибиотики и способны к микопаразитизму, то есть имеют признаки как r-стратегов, так и C- и K-стратегов. Одновременно многие из них способны развиваться при низкой температуре и недостатке питательных веществ (Wainwright, 1988), среди них обнаружены виды, растущие в условиях аноксии (Kurakov et al., 2002), то есть имеющие стратегию стресс-толерантов. Варьирование температуры среды в широком диапазоне не оказывает влияние на антагонистическую активность многих видов (Widden, 1984; Widden, Hsu, 1987). Отдельные виды, к примеру, *T. hamatum, T. koningi* можно с определенными допущениями отнести к группе с K- (C-) стратегией, а менее агресивные – *T. polysporum, T. viride* – к S-группе (стресс-толерантам).

Первичные колонизаторы субстратов у микроскопических грибов необязательно должны иметь только характеристики r-стратегов, как многие мукоровые. Микромицеты, заселяющие поверхность листьев, камня, находятся в условиях экстремального воздействия физических факторов среды и, естественно, подвержены S-отбору (т. е. представлены и стресс-толерантными формами) (Кураков, Костина, 1997, 2001; Кураков и др., 1999). В определенных ситуациях (поверхность корней) пионерные виды (триходермы, фузарии, пенициллы) могут быть также активными антагонистами, продуцирующими комплекс гидролаз, то есть проявлять признаки C-стратегов.

Многие из изложенных выше подходов были использованы нами при сравнительном исследовании сапротрофных микромицетов в почвах зонального ряда и вертикальных ярусах наземных экосистем, при этом акцент делался не на видовое описание микобиоты, чему посвящены многочисленные работы, а на оценку ее разнообразия и структурной организации в этих местообитаниях.

Видовое разнообразие и структура биоты сапротрофных микромицетов в различных компонентах наземных экосистем

Расчет синэкологических индексов указывает на существенные различия в структуре комплексов микроскопических грибов

пространственно-вертикальных ярусов экосистем (живые растения, опад, почва) и на отсутствие выраженного доминирования отдельных видов в почвах (Кураков, 2001а) (табл. 1). Разнообразие и выравненность видов по относительному обилию растут в ряду от выветренных горных пород к примитивным и далее к зрелым почвам, при переходе от надземных частей растений к подстилке и верхним минеральным горизонтам – от поверхности корней к почве (рис. 1). О принципиальном различии в организации микобиоты в разных компонентах экосистем свидетельствует анализ рангового распределения относительного обилия видов: на надземных органах растений оно соответствует геометрической модели, в ризоплане и подстилке – логарифмической, а в выветриваемых породах и примитивных почвах – геометрической и логарифмической, в гумусовых горизонтах зрелых почв – модели разломанного стержня МакАртура (рис. 2).

Таблица 1

Структура комплексов микроскопических мицелиальных грибов в вертикальных ярусах биоценозов южной тайги

Показатель*	Поверхность растений	Подстилка	Почва
Число типичных видов	6–9	8–15	16–32
Индекс разнообразия Шеннона	0,31–1,50	1,01–2,96	3,33–4,47
Индекс выравненности Пиелу	0,12–0,62	0,27–0,86	0,83–0,88
Индекс доминирования**	0,20–0,48	0,17–0,37	0,05–0,08
Соответствие моделям рангового распределения обилия видов*** :			
1) геометрической	Да	Да	Да
2) разломанного стержня МакАртура	Нет	Нет	Да

* Значения показателей рассчитаны для шести биоценозов: верхних минеральных горизонтов почв, подстилок и филлосферы четырех древесных и двух травянистых растений, число изолятов – по 400–500. ** Отражает величину угла наклона кривых рангового распределения. *** Согласно критерию согласия c^2 (Мэггарран, 1992).

Установленные модели распределения относительного обилия видов грибов в разных компонентах наземных экосистем вполне соответствуют тем, которые наблюдали в сообществах растений и животных в сходных экологических условиях (Whittaker, 1977; Мэггарран, 1992). Кривая по типу разломанного стержня (гипотеза случайной границы ниши) отвечает случаю более-менее равномерного распределения между видами какого-то важного ресурса. Для сапротрофных микромицетов почвы таким фактором может быть содержание

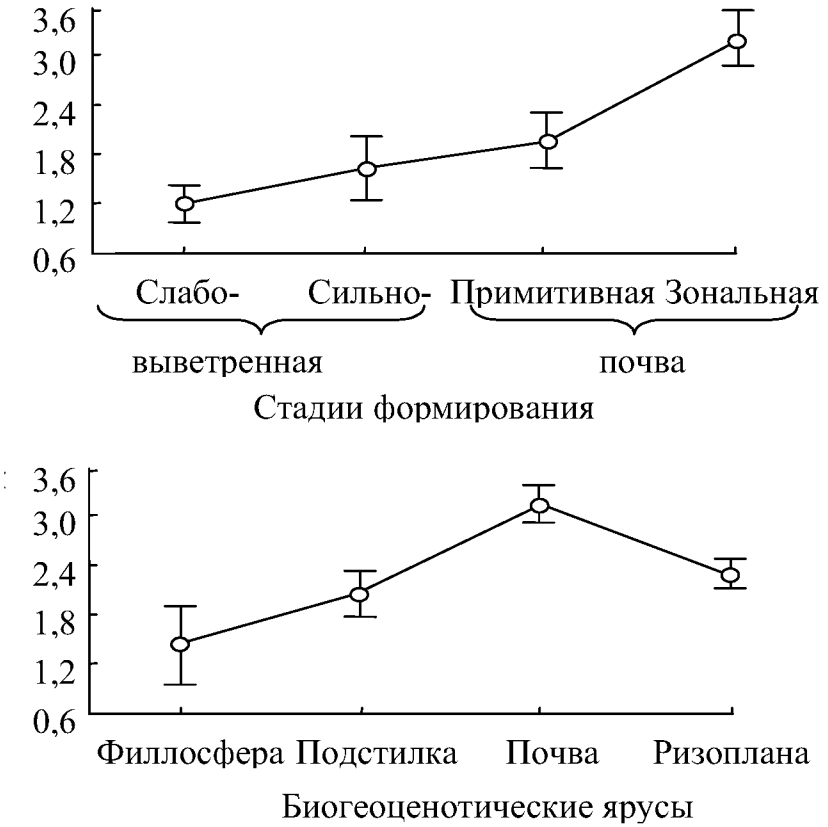


Рис. 1. **Видовое разнообразие (средние значения и их варьирование) в комплексах микроскопических грибов при формировании почв и в различных биогеоценотических ярусах**

доступных субстратов. Высокое разнообразие и отсутствие явных доминантов соответствуют представлению о микрозональности и пространственной неоднородности почвы, согласно которому в разных локусах почвы может одновременно развиваться множество различных видов.

Геометрический и лог-ряд описывают ситуации, когда виды проникают в биотически ненасыщенные эконишн через равные интервалы или случайно, захватывают части оставшегося пространства, что

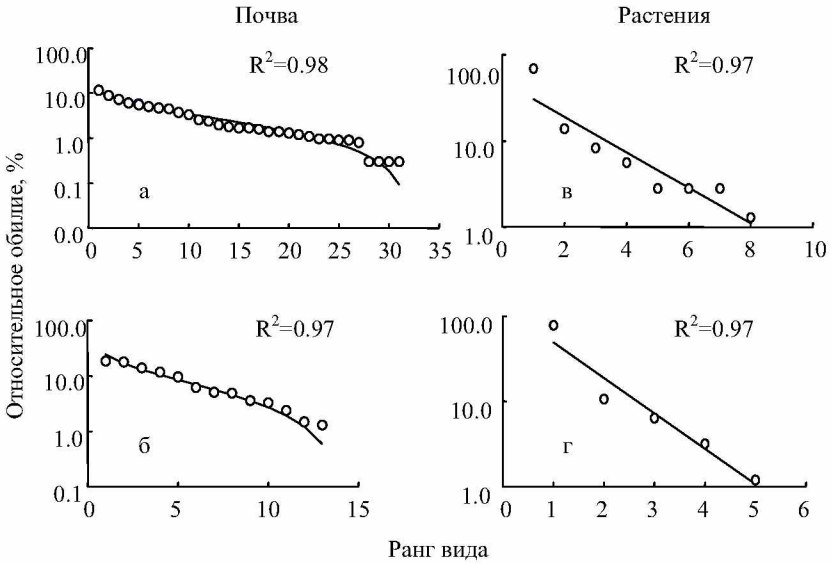


Рис. 2. **Кривые рангового распределения относительного обилия видов в комплексах микроскопических грибов в почвах и на растениях:**

а –выщелоченный чернозем; б – подбур; в – листья лещины; г – листья полярной ивы. °°°° – экспериментальные данные, —— – теоретическое распределение МакАртура (а, б), геометрическое распределение (в, г); R – коэффициент корреляции

характерно для суровых местообитаний или для ранних стадий сукцессии (Whittaker, 1972). Такие ситуации возникают при колонизации микроскопическими грибами поверхности растений, опада, пожнивных остатков, при выветривании горных пород. Неудивительно, что в этих местообитаниях ярко выражено преобладание темноокрашенных (меланинсодержащих) грибов, обладающих повышенной устойчивостью к УФ-излучению и другим неблагоприятным факторам (Жданова, Васильевская, 1982; Мирчинк, 1988; Кураков и др., 1999). Их доминирование меняется на светлоокрашенные грибы в ходе разложения опада (Кураков и др., 2002), при переходе к минеральным горизонтам почвы и при движении от почв высокогорий и южных регионов к умеренной зоне (Мирчинк, 1988).

Распространение микроскопических грибов в разных компонентах наземных экосистем коррелирует с их функциональными возможностями. Грибы, типичные для почв и выветриваемых горных пород,

в отличие от микромицетов фитопланы и подстилки характеризуются адаптированностью к олиготрофным условиям, что подтверждается отсутствием существенного влияния возрастающих концентраций глюкозы в среде на их радиальную скорость роста (Кураков и др., 1999; Кураков, 2001б). Встречаемость грибов, разлагающих целлюлозу и хитин значительно выше в подстилке и минеральных горизонтах почвы, чем на поверхности живых растений. Доля видов, активно гидролизующих легкодоступное соединение пектин, напротив, выше на листьях (Flanagan, Scarborough, 1974). Грибы, обладающие активными пероксидазами и дифенолоксидазами, в большом количестве отмечены среди обитателей древесных остатков и подстилки (Борисова, 1984), а виды, синтезирующие внеклеточную каталазу, – среди почвенных изолятов (Кураков и др., 1999). Доля видов, образующих термостабильные целлюлазы, намного выше в почвах степных и пустынных зон, чем в почвах таежной зоны. Способность к нитрификации на органических формах азота (пептон и b-аланин) особенно отчетливо выражена у штаммов микромицетов, выделенных из дерново-подзолистой почвы зоны южной тайги, и в меньшей степени у изолятов из почв степи и полупустынь (Кураков и др., 2000).

Максимальных значений видовое богатство микроскопических грибов достигает в почвах лесной и лесостепной зон, постепенно снижается в направлении к южным пустыням и более резко – к почвам тундры и арктических пустынь (Кураков, 2001б) (рис. 3). Четко прослеживается рост видового богатства и численности термотолерантных и термофильных грибов в почвах южных регионов (Кураков, Болобова, 1998). Доля видов в комплексе, способных к росту при пониженных температурах (*Geomyces pannorum, Cladosporium sphaerospermum*), напротив, очень высока в тундре и арктических пустынях. Термофильные виды там обнаружены не были, но выявлено несколько видов термотолерантных грибов (*Aspergillus terreus, A. nidulans, A. fumigatus, A. niger*).

Численность колониеобразующих единиц (КОЕ) микромицетов, выявленных при экстремальной для грибов температуре роста (45–54 °С или 2–4 °С), варьировала от десятых долей до нескольких процентов (5%) от их общего количества в почвах.

Разнообразие микромицетов в почвах существенно зависит от стадии сукцессии растительного покрова. Возрастание видового богатства микроскопических грибов установлено при первичной сукцессии растительных сообществ на песчаных дюнах, максимальное богатство видов обнаружено в почве через 100 лет, когда развивались пионерные и климаксовые растения, и затем оно снижалось (Frankland, 1998).

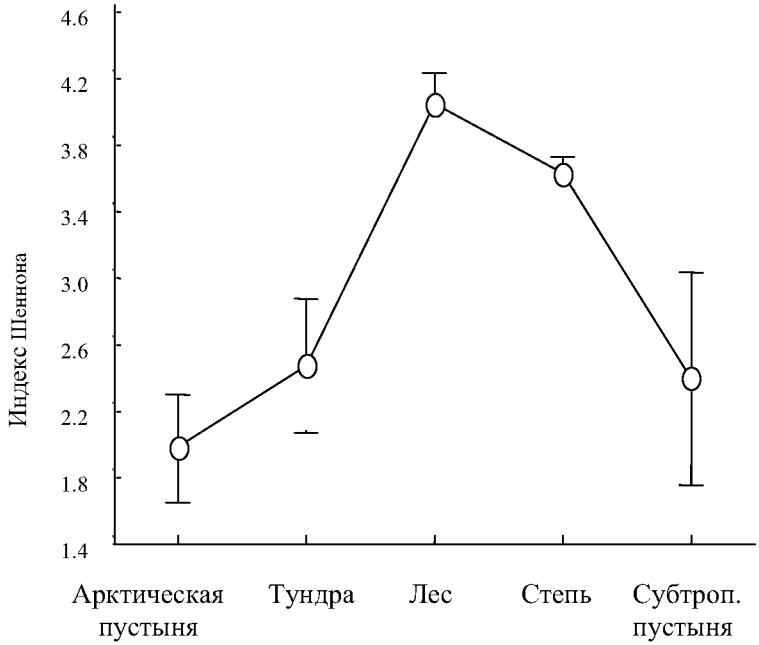


Рис. 3. **Видовое разнообразие (средние значения по 5 типам почв в каждой зоне и их варьирование) в комплексах микроскопических грибов в почвах различных природных зон: примитивных, тундровых, подбурах, подзолистых, дерново-подзолистых, серых лесных, черноземах, каштановых, сероземах, бурых и песчаных пустынных почвах**

Видовое разнообразие почвенных микромицетов росло (от H=1,56 – примитивная почва, до H=2,28 – подбур) при усложнении структуры надземного покрова от лишайников (*Cladonia spp.*) до фитоценоза с карликовой березой (*Betula nana*).

В ходе вторичной сукцессии при зарастании естественными растительными сообществами брошенных сельскохозяйственных угодий (поля и косимые луга) в подзоне южной тайги видовое богатство микромицетов в почве и биоценозе в целом возрастало на первых стадиях, максимальным было в зарастающем древесными породами лугу и в сформировавшемся смешанном лесу, а затем снижалось в зрелом ельнике-кисличнике.

Особенностью почв, даже расположенных в зоне умеренного климата, является наличие в них сапротрофных микроскопических

грибов с разнообразными жизненными стратегиями, включая факультативных и облигатных патиентов (психротолерантные, термотолерантные и термофильные, галотолеранты и т. д.).

Так, группа факультативно-анаэробных мицелиальных микромицетов существует не только в гидроморфных почвах, но и в черноземах, дерново-подзолистых почвах и других. Вместе с тем наибольшее их разнообразие и численность колониеобразующих единиц наблюдалось в гидроморфных почвах и с выраженным агрегатным строением (черноземах) – 0,5–1% от общего числа КОЕ грибов. Обнаружено, что способностью к росту в анаэробных условиях обладают не только представители фузариев и мукоровых, но и *Trichoderma polysporum, T. aureoviride, T. atroviride, Trichoderma spp., Gliocladium penicilloides, Gliocladium sp., Humicola grisea, Paecylomyces lilacinus, Zygorhinchus heterogamus, Mortierella sp.* и ряд других (изоляты не идентифицированы) (Kurakov et al., 2002).

Представление о масштабах жизнедеятельности и активности грибов в разных местообитаниях дает определение их биомассы, ее биоморфологической структуры (соотношения биомассы мицелия и спор), доли живого мицелия и спор, различий в ростовых показателях типичных видов микромицетов.

Радиальная скорость роста у изолятов грибов, типичных для почв и выветриваемых пород, достоверно ниже, чем у микромицетов, характерных для фитопланы. Так, средняя радиальная скорость роста типичных видов микромицетов из коричневой карбонатной почвы была 0,11±0,04 мм/ч, а из ризопланы хлопчатника и злаков – 0,19±0,03 мм/ч (Кураков и др., 1994). Радиальная скорость роста была максимальной (0,7–1,2 мм/ч) у микромицетов, развивающихся в зоне растяжения корня и начала формирования корневых волосков и верхнего участка базальной зоны, в месте прикрепления семени и на его поверхности (опыт с однонедельными растениями ячменя) (Кураков, Костина, 2001).

Время появления колоний грибов (лаг-период) на чашках при посеве образцов корней значительно короче (от 12 до 48 час.), чем при посеве из почвенного мелкозема, что свидетельствует о более активном метаболическом состоянии микромицетов в ризоплане в сравнении с почвой и склонности у них к r-стратегии (Кураков и др., 1994; Кураков, Костина, 2001).

Почвы в отличие от других компонентов экосистем – фитопланы растений, разлагающегося опада, выветриваемых слоев горных пород – характеризуют более высокое содержание спор. Это связано с недостатком для развития грибов доступных субстратов и протекторными

свойствами почв, что обусловливает постепенное накопление и поддержание в них большого пула спор. В ризосфере, и особенно в ризоплане, биомасса мицелия выше в несколько раз, а биомасса спор сохраняется в количестве, близком к почве, или снижается. Намного ниже пул спор в выветриваемом слое горных пород (известняка) в сравнении с почвой (Кураков и др., 1994, 1999). Значительно выше как относительное, так и абсолютное содержание мицелия в органических горизонтах почв по сравнению с минеральными горизонтами, что наблюдали и другие исследователи (Мирчинк, 1988; Полянская, 1996; Kjoller, Struwe, 1982). Биомасса грибов снижается при сопоставлении почв зонального ряда в направлении от тундр к пустыням, а относительный вклад спор в биомассу при этом увеличивается (Мирчинк, 1988). Преобладание спор в грибной биомассе отмечалось нами также в почвах сухих степей, полупустынь и пустынь в Монголии и Средней Азии. Содержание спор, как правило, возрастает при вовлечении почв лесных и степных экосистем в сельскохозяйственное использование, а количество мицелия при этом резко падает (табл. 2).

Обобщение собственных и литературных данных (Мирчник, 1988; Полянская, 1996; Великанов, 1997; Кураков и др., 1994; Кураков, Костина, 1996, 1998; Кураков и др., 2000; Visser, Parkinson, 1975; Baath, Soderstrom, 1979; Kjoller, Struwe, 1982) свидетельствует о том, что в верхних горизонтах почв лесных и болотных экосистем длина грибного мицелия в среднем составляет от 500 до 1000–2000 м/г, под травянистой

Таблица 2

Биомасса грибов в дерново-подзолистых почвах (мкг/г в.-с. почвы)

Морфологическая форма	Горизонт	Метод*	Ельник-кисличник	Агроценоз
Мицелий	A_0 $A_1/A_{пах}$	Световая микроскопия	840–1960 375–840	 24–140
Споры Мицелий Споры Мицелий	A_0 $A_1/A_{пах}$	Люминесцентная микроскопия (калькофлюор белый)	75–87 2360–6590 30–43*** 1580–3100***	 35–457*** 150–482***
Мицелий (в большинстве) + споры	$A_1/A_{пах}$	Субстрат-индуцированное дыхание (глюкоза + антибиотики)	1810–2790	220–430

* Диапазон варьирования данных на основании не менее 5 анализов в различные периоды года. ** Соотношение светло- и темноокрашенного мицелия 7–10:1 в Апах и 1-1,3:1 в A_1. *** Доля жизнеспособного мицелия (окраска флуоресцеин диацетатом) составляла в среднем 5–25% и спор – 20–45% от их общего количества соответственно.

растительностью и почвах степной зоны сотни м/г и редко достигает 1000 м/г. В почвах полупустынь и пустынь этот показатель заметно ниже – от нескольких десятков до сотен м/г почвы гумусового горизонта.

Доля жизнеспособного мицелия грибов (прижизненное окрашивание флюоресцеин диацетатом с последующей инкубацией) составляла 5–25% от его общего количества в гумусовых горизонтах дерново-подзолистых почв и выветриваемых известняках (Кураков и др., 1999). Она может быть и значительно выше, особенно в подстилке – 20–40% (Frankland, 1982), а в определенные периоды может достигать 50–80% (Visser, Parkinson, 1975; Полянская, 1996).

В торфяных болотных почвах (верхних горизонтах T_1 и T_2 – до 40 см) доля жизнеспособного мицелия также высока – до 70–90%, но уже на глубине 40–50 см она не превышала 20%.

Итак, разлагающийся опад, подстилка, корневая зона растений представляют зоны более активного развития микромицетов в сравнении с почвой. Причем если в разлагающемся опаде биомасса грибов существенно преобладает над бактериальной, то на поверхности корней бактериальная колонизация выше, чем сапротрофных микромицетов (Кураков, Костина, 1996). Если рассматривать все грибы, включая микоризные (в особенности эктомикоризу), то они существенно доминируют по биомассе над бактериями в этой эконише (до 40% массы микоризных корней могут составлять гифы микоризного чехла, Harley, 1971).

Рассмотрение распространения и видового разнообразия микроскопических мицелиальных грибов, макромицетов и дрожжевых грибов хорошо согласуется с различиями в их метаболизме и экологических стратегиях в контексте K-r-концепции. Для дрожжевых грибов, в подавляющем большинстве сахаролитиков, склонных к психрофилии и менее адаптированных к ксерофитным условиям, в отличие от мицелиальных микромицетов максимальное разнообразие видов характерно для фитопланы, оно снижается в подстилке и далее в минеральных горизонтах почвы. При рассмотрении в географическом аспекте установлено, что у них имеется четкий тренд сохранения высокого видового богатства в области северных широт (Бабьева, 1984; Чернов, 2000). Развитие колоний базидиомицетов в почвах лесных экосистем приводит к подавлению активного развития и элиминированию микроскопических грибов, а окультуривание почв сопровождается резким уменьшением или исчезновением микоризообразователей и сапротрофных макромицетов и возрастанием функциональной роли микромицетов (Великанов, 1997; Великанов, Сидорова, 2002).

Знание видовой организации микобиоты позволяет глубже осмыслить многие прикладные задачи. Так, высокая выравненность комплексов почвенных микроскопических грибов по обилию видов указывает на крайнюю сложность достижения доминирующего положения интродуцированного штамма в почве, даже если он является типичным для нее видом.

Доминирование ограниченного числа видов в почве наблюдается при резком снижении ее гетерогенности, например, при обогащении почв органическими субстратами и поддержании их в относительно стабильных условиях (Гузев, 1988; Кураков, Костина, 1998), при экстремальных экологических условиях (в засоленных или пустынных почвах) (Кураков, 2001б) или техногенных воздействиях (при загрязнении почв тяжелыми металлами в концентрациях, на 2–3 порядка превышающих ПДК), вокруг гранул минеральных удобрений.

На поверхности надземных частей растений, где условия пространственно не столь гетерогенны, группировка грибов менее разнообразна и имеет ярко выраженные доминанты (сапротрофов или на инфицированных растениях – патогенов). Соответственно в таких местообитаниях применением фунгицидов или микробов-антагонистов достигается эффективное снижение популяционной плотности доминирующих видов. Более сложная ситуация имеет место в корневой зоне, в которой микобиота более разнообразна и выравнена по обилию видов, чем на надземных органах растений, и связана с ризосферной почвой. Кроме того, существует специфика в локальном заселении микромицетами различных участков ризопланы (Кураков, Костина, 2001). При интродукции в корневую зону микроорганизма, типичного для этой экониши, он, как правило, успешно конкурирует с ее обитателями (Кураков, Костина, 1998), но для эффективного подавления патогена ему необходимо быть среди первых колонизаторов тех зон корня, которые являются «воротами» инфекции. Обнаружено, что фузарии, и в частности *Fusarium oxysporum*, часто являются более ранними поселенцами на поверхности корней овощных и злаковых растений, чем виды родов *Trichoderma, Penicillium, Gliocladium* и ряда других, штаммы которых используют в биопрепаратах для подавления патогенов (Кураков, Костина, 2001). Поэтому остро стоят вопросы поиска среди гиповирулентных или антагонистических штаммов наиболее ранних колонизаторов ризопланы и разработки приемов их доставки в зону возможного поражения корня. В связи с этим стратегически более перспективным представляется создание устойчивых к грибным корневым инфекциям трансгенных растений, при работе над которыми важно знание динамики формирования микобиоты ризопланы.

Итак, проведенные исследования свидетельствуют о том, что особенностями организации сообществ сапротрофных микроскопических грибов почв в отличие от других компонентов наземных экосистем, которые определяют стабильность и сложность в регулировании их структуры и функционирования, является высокое видовое разнообразие, отсутствие выраженных доминант, широкая адаптированность видов к олиготрофным условиям, наличие большого пула грибного мицелия и спор, видов, способных к трансформации разнообразных органических и неорганических соединений, с различными жизненными стратегиями, причем заметную долю составляют популяции грибов, способных к развитию в экстремальных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Бабьева И. П. Дрожжи в биоценозах разных природных зон // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М., 1984. С. 131–141.

Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. 1989. Т. 2. 477 с.

Билай В. И. Методы экспериментальной микологии: Справочник. Киев, 1982. 550 с.

Билай В. И. Микромицеты почв. Киев, 1984. 264 с.

Борисова В. Н. Гифомицеты лиственного опада // Микромицеты почв. Киев, 1984. С. 155–179.

Великанов Л. Л. Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных и нарушенных биоценозов и агроэкосистем: Дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 547 с.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Некоторые биохимические аспекты в экологии грибов // Успехи микробиол. 1983. Т. 18. С. 112–132.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Экологические проблемы защиты растений от болезней // Итоги науки и техники. 1988. Т. 6. 143 с.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Макромицеты-регуляторы структурно-функциональной и пространственно-временной организации мико- и микробиоты почв лесных экосистем // Совр. микология в России. Тезисы докл. М., 2002. С. 86.

Гузев В. С. Экологическая оценка антропогенных воздействий на микробную систему почв: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1988. 38 с.

Дьяков Ю. Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М., 1998. 383 с.

Жданова Н. Н., Васильевская А. И. Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. Киев, 1982. 168 с.

Звягинцев Д. Г., Кочкина Г. А., Кожевин П. А. Новые подходы к изучению сукцессии микроорганизмов в почве // Микроорганизмы как компонент биоценозов. М., 1984. С. 81–103.

Звягинцев Д. Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М., 1991. 303 с.

Звягинцев Д. Г., Добровольская Т. Г., Бабьева И. П. и др. Структурно-функциональная организация микробных сообществ // Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М., 1999. С. 147–180.

Кожевин П. А. Микробные популяции в природе. М., 1989. 175 с.

Кураков А. В. Роль микроскопических грибов в трансформации азота в почвах // Тр. Всероссийской конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Е. Н. Мишустина. Перспективы развития почвенной биологии. М., 2001а. С. 133–162.

Кураков А. В. Методы выделения и характеристики структуры комплексов микроскопических грибов наземных экосистем. Учебно-метод. пособие. М., 2001б. 92 с.

Кураков А. В., Костина Н. В. Сапротрофные микромицеты ризопланы растений // Тр. II Всероссийского съезда почвоведов. СПб., 1996. Т. 2. С. 267.

Кураков А. В., Костина Н. В. Микробная колонизация поверхности корней на ранних стадиях развития растений // Микробиол. 1997. Т. 66. № 3. С. 394–401.

Кураков А. В., Костина Н. В. Сапротрофные микромицеты ризопланы томатов, огурцов и дерново-подзолистой почвы и их способность подавлять фузариозную инфекцию корней // Почвоведение. 1998. № 2. С. 193–199.

Кураков А. В., Костина Н. В. Особенности пространственного заселения ризопланы микроскопическими грибами. // Микробиол. 2001. Т. 70. № 2. С. 204–214.

Кураков А. В., Сомова Н. Г., Ивановский Р. Н. Микромицеты – обитатели поверхности белокаменных и кирпичных сооружений Новодевичьего монастыря // Микробиол. 1999. Т. 68. № 2. С. 291–300.

Кураков А. В., Звягинцев Д. Г., Филип З. Изменение комплекса гетеротрофных микроорганизмов при загрязнении свинцом дерново-подзолистой почвы // Почвоведение. 2000. № 12. С. 1448–1456.

Кураков А. В., Куплетская М. Б., Скрынникова Е. В., Сомова Н. Г. Поиск микромицетов – продуцентов внеклеточной каталазы и изучение условий ее синтеза // Прикл. биохимия и микробиология. 2001. Т. 37. № 1. С. 67–72.

Кураков А. В., Ха Тхи Хонг Тхань, Белюченко И. С. Микроскопические грибы почвы, ризосферы и ризопланы хлопчатника и тропических злаков, интродуцированных на юге Таджикистана // Микробиол. 1994. Т. 63. № 6. С. 1101–1109.

Кураков А. В., Давыдова М. А., Бурова Н. Е. и др. Сукцессии микроскопических грибов при разложении опада и пищевая активность микроартропод // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Матер. 5-й Международной конференции. 7–10 (14) октября 2002 г. М., 2002. С. 141–144.

Литвинов М. А. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. Л., 1969. 124 с.

Лугаускас А. Ю. Микромицеты окультуренных почв Литовской ССР и их способность адаптироваться к разным субстратам : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1984. 52 с.

Марфенина О. Е. Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 49 с.

Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М., 1988. 220 с.

Мирчинк Т. Г., Бабьева И. П. Грибы, образующие мицелий, и дрожжи в природных экосистемах // Журн. общей биологии. 1981. Т. XLII. № 3. С. 390–398.

Мирчинк Т. Г., Озерская С. М., Марфенина О. Е. Выявление комплексов микроскопических грибов по их структуре // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1982. № 11. С. 61–66.

Мирчинк Т. Г., Паников Н. С. Современные подходы к оценке биомассы и продуктивности грибов и бактерий в почве // Усп. микробиологии. 1985. Вып. 20. С. 198–226.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 231 с.

Мухин В. А., Веселкин Д. В., Брындина Е. В. и др. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 26–36.

Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 181 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 373 с.

Озерская С. М. Структура комплексов почвенных грибов-микромицетов двух лесных биогеоценозов зоны смешанных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 24 с.

Полянская Л. М. Микробная сукцессия в почве: Дис. ... докт. биол. наук. М., 1996. 96 с.

Сизова Т. П. Некоторые закономерности распространения почвенных грибов // Микология и фитопатология. 1977. Т. 11, вып. 5. С. 377–381.

Согонов М. В. Биоразнообразие и пространственное распределение почвенных микромицетов в высокогорных биогеоценозах Тебердинского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.

Чернов И. Ю. География микроорганизмов и структура экосистем // Изв. АН СССР. Сер. географическая. 1993. № 6. С. 49–58.

Чернов И. Ю. Синэкология и география почвенных дрожжей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 50 с.

Anderson J. P. E., Domsh K. H. Measurement of bacterial and fungal contributions to respiration of selected agricultural and forest soils // Can. J. Microbiol. 1975. 21. P. 314–322.

Anderson J. P. E., Domsh K. H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil. Biol. Biochem. 1978. 10. P. 215–221.

Andrews J. H., Rouse D. J. Plant pathogens and the theory of r-and K-selection // Am. Nat. 1982. Vol. 120. P. 283–286.

Baath E. Microfungi in a clear-cut pine forest soil in central Sweden // Can. J. Botany. 1981. Vol. 59. 7. P. 1331–1337.

Baath E. Soderstrom B. Fungal biomass and fungal immobilization of plants nutrients in Swedish coniferous forest soils // Rev. Ecol. Biol. Sol. 1979. Vol. 16. 14. P. 477–489.

Bissett J., Parkinson D. The distribution of fungi in some alpine soils // Can. J. Botany. 1979a. Vol. 57. 15. P. 1609–1629.

Bissett J., Parkinson D. Fungal community structure in some alpine soils // Can. J. Botany. 1979b. Vol. 57. 15. P. 1630–1641.

Bissett J., Parkinson D. Functional relationships between soil fungi and environment in alpine tundra // Can. J. Botany. 1979c. Vol. 57. 15. P. 1642–1659.

Bissett J., Widden P. An automatic, multichamber soil-washing apparatus for removing fungal spores from soil // Can. J. Microbiol. 1972. Vol. 18. P. 1399–1409.

Bray I. R., Curtis I. T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin // Ecol. Monographs. 1957. 27. P. 325–349.

Christensen M. Species diversity and dominance in fungal communities // The fungal community: its organization and role in the ecosystem. N. Y. and Basel, 1981. P. 201–232.

Christensen M. A view of fungal ecology // Mycologia. 1989. Vol. 81. 1. P. 1–19.

Cooke R. C., Rayner A. D. M. Ecology of saprotrophic fungi. New York, 1984.

Domsch K. H. Distribution of soil fungi. Proc. First Int. Congr. IAMS. Vol. 2. Developmental microbiology. Ecology. Science Council of Japan. 1975. P. 340–353.

Dighton J. Analysis of micromycete communities in soil: a critique of methods // Mycol. Res. 1994. Vol. 98. 7. P. 796–798.

Dix N. J., Webster J. Fungal ecology. London, 1995. 496 p.

Flanagan P. W., Scarborough A. Physiological groups of decomposer fungi on plant remains // Soil organisms and decomposition in tundra. Tundra Biome Steering Committee. Stockholm, 1974. P. 151–158.

Frankland J. C., Baliley A. D., Gray T. R. G., Holland A. A. Development of an immunological technique for estimating mycelial biomass of *Mycena galopus* in leaf litter // Soil Biol. Biochem. 1981. 10. P. 323–333.

Frankland J. C. Fungal succession – unravelling the unpredictable // Mycol. Res. 1998. Vol. 102. 1. P. 1–15.

Frostegard A., Baath E. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil // Biol. Fert. Soils. 1996. Vol. 22. P. 59–65.

Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 101.

Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. // American Naturalist. 1977. Vol. 111. P. 1169–1194.

Harley J. L. Fungi in ecosystems // J. Ecol. . 1971. Vol. 59. N 3. P. 653–668.

Hietala A., Eikenes M., Kvaalen H. et al. Real-time PCR procedure to reliably detect and quantitate the pathogen *Heterobasidion parviporum* in infected spruce tissue culture clones // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 250.

Insam H. Developments in soil microbiology since the mid 1960 s // Geoderma. 2001. Vol. 100. P. 389–402.

Kennedy N., Brodie E., Clipson N. Effect of grassland plant species on soil fungal communities: a microcosm study // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 297.

Klamer M., K. Hedlund. Fungal diversity in set-aide agricultural soil investigated using terminal-restriction fragment length polymorphism (T-RFLP) // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 162.

Kjoller A., S. Struwe. Microfungi in ecosystems: fungal occurence and activity in litter and soil // Oikos. 1982. Vol. 39. N 3. P. 391–421.

Konodo R., H. Suhara, C. Daikoku. Monitoring of white-rot fungus during bioremediation of dioxin-contaminated soils // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 298.

Kurakov A. V., Zvyagintsev D. G., Lavrentev R. B., Umarov M. M. Microscopic fungi isolated under anaerobic conditions from soils and their activity of nitrous oxide production. Bangkok, 2002. Vol. 1. P. 344.

Luis P., F. Martin and F. Buscot. Use of molecular biological techniques to directly monitor fungi with laccase activities in different soil compartments // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 30.

Macarthur R. H., Wilson E. D. The theory of island biogeography // Princeton univ. Press. Prinseton. USA. 1967.

May R. M. General introduction // Ecological Stability. London, 1974. P. 1–14.

May R. M. Patterns of species abundance and diversity // Ecology and Evolution of Communities. Cambridge, 1975. P. 81–120.

May R. M. Patterns in multi-species communities // Theoretical Ecology: Principles and applications. Oxford, 1981. P. 197–227.

Mankau R., McKenny M. V. Spatial distribution of nematophagous fungi associated with *Meloidogine incognita* on peach // J. of nematology. 1976. Vol. 8. P. 294–295.

Miller S. L. Functional diversity in fungi // Can. J. Bot. . (Suppl. 1). 1995. P. 50–55.

Miller M., Palojarvi, A., Rangger A. et al. The use of fluorogenic substrates to measure fungal presence and activity in soil // Appl. Env. Microbiol. 1998. Vol. 64. P. 613–617.

O'Brien H. E., Jackson J. A., Johnson J. E. et al. Fungal community analysis using environmental genomics // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 167.

Parkinson D. 1982. Filamentous fungi // I Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties – Agronomy Monograph. USA. 1982. N 9 P. 949–967.

Peterson A. B., Olson L. W., Rosendahl S. Use of polyclonal antibodies to detect of oospores of Aphanomyces // Mycol. Res. 1996. Vol. 100. P. 495–499.

Pfender W. D., S. L. Wootke. Microbial communities of *Pyrenophora*-infested wheat straw as examined by multivariate analysis // Microb. Ecol. 1988. Vol. 15. P. 95–113.

Pugh G. J. F. Strategies in fungal ecology // Transactions of the British Mycological Society. 1980. Vol. 75. P. 1–14.

Pugh G. J. F. and Boddy L. A view of disturbance and life strategies in fungi // Fungi and ecological disturbance Proceed. of the Royal Society of Edinburgh. 1988. 94B. P. 227–231.

Ruzicka S., Edgerton D., Norman M., Hill T. The utility of ergosterol as a bioindicator of fungi in temperature soils // Soil. Biol. Biochem. 2000. Vol. 32. P. 989–1006.

Schnurer I., Rosswall T. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter // Appl. Env. Microbiol. 1982. Vol. 43. N 4. P. 1256–1261.

Thomas M. R., Shattock R. C. Filamentous fungal association in the phylloplane of Lolium perenne // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1968. 87. P. 255–268.

Tresner H. D., Bacus M. P., Curtis I. T. Soil microfungi in relation to the hardwood forest continium in Southern Wisconsin // Mycologia. 1954. Vol. 46. 3. 314 p.

Tsao P. H. Selective media for isolation of pathogenic fungi // Ann. Rev. Phytopathol. 1970. Vol. 88. P. 157–186.

Wainwight M. Metabolic diversity of fungi in relation to growth and mineral cycling in soil – a review // Trans. Br. Mycol. Soc. 1988. Vol. 90. N 2. P. 159–170.

West A. W., Grant W. D., Sparling G. P. Use of ergosterol, diaminopimelic acid and glucosamine content of soils to monitor changes in microbial populations // Soil. Biol. Biochem. 1987. Vol. 19. P. 607–612.

Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. 21. P. 213–251.

Whittaker R. H. Evolution of species diversity in land communities // In: Evolutionary Biology. New York, 1977. Vol. 10. P. 1–67.

Wilberforce E. M., G. W. Griffith, L. Boddy, R. Griffiths. The widespread occurrence of dark septate endophyte fungi in grassland communities // Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 319.

Widden P., Hsu D., The effect of temperature and litter types on competition *Trichoderma* species // Soil Biol. and Biochem. 1987. Vol. 19. P. 89–93.

Widden P. The effects of temperature on competition for spruce needles among sympatric species of *Trichoderma* // Mycologia. 1984. Vol. 76. P. 873–883.

Visser S., Parkinson D. Fungal succession on aspen poplar lef litter // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 1640–1651.

Zvyagintsev D. G., Kurakov A. V. Microbial complexes in the soil and in the root zone of plants // Soil biology and the conservation of the biosphere: Proc. 10th International Symp. on Soil Science in Kreszthaly, 1990. Vol. 39. P. 481–486.

Zuccaro A., B. Schulz J. I. Mitchell. Identification of fungi assotiated with algae using PCR-amplified sequences of the 18S and 28S rDNA fragments and DGGE // The 7th Jnternational Mycological Congress: Book of Abstract. Oslo, 2002. P. 321.

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 удается 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 плодоношение 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/см^3 (Alexander, 1971).

При изучении мицелия нами были выделены три группы гиф: 1) без пряжек, темные, 2) без пряжек, светлые, 3) с пряжками, 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 пряжек имеют цвет от коричневого до черного. Они обычно гладкие, из-за темной окраски содержимое не просматривается, отмечены перегородки. Ветвление встречается очень редко.

Таблица 1

Средний диаметр различных групп мицелия по типам леса

Участок	Диаметр мицелия, мкм			
	Весь мицелий	Темный без пряжек	Светлый без пряжек	Светлый с пряжками
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 пряжек, распространены наиболее широко. Их поверхность может быть как гладкой, так и инкрустированной. Часто встречаются ветвящиеся гифы с перегородками. Гифы с пряжками, как правило, имеют светлую окраску, пряжки на темных гифах отмечены крайне редко. Как известно, пряжки являются характерной особенностью мицелия базидиомицетов, они участвуют в синхронном делении дикарионов в гифе. По данным И. И. Сидоровой и Л. Л. Великанова (1992а), пряжки типичны для семейств *Paxillaceae* (100%), *Cortinariaceae* (100%), *Coprinaceae* (81,8%), *Strophariaceae* (80%) и *Tricholomotaceae* (77%). Пряжки отсутствуют или немногочисленны у *Amanitaceae, Russulaceae* и *Boletaceae*. Из подстилочных сапротрофов пряжки 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 пряжками 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 пряжки 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 пряжки, то доля гиф с пряжками, 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

действующего вещества, а с 1973 по 1989 г. – 120 кг/га. Применяли хлористый калий и гранулированную мочевину. 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 пряжек	128,1±10,1	76,4±6,6	0,22±0,02	0,13±0,01
Светлый, без пряжек	826,4±44,8	680,7±34,4	1,31±0,07	1,08±0,05
Светлый, с пряжками	81,6±10,2	105,8±8,0	0,23±0,03	0,29±0,02

Доля непигментированных гиф без пряжек максимальна и составляет на контроле около 80% и в опыте 79%. Темноокрашенный мицелий без пряжек 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 мочевина (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.

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 пряжек	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 пряжек	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 пряжками	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 пряжками — 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. Охенойя (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 м^2 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 пряжек	163,4±21,0	127,2±8,1	0,29±0,04	0,23±0,01
Светлый, без пряжек	525,0±38,3	469,4±26,8	0,89±0,06	0,79±0,05
Светлый, с пряжками	77,7±10,6	78,4±19,2	0,23±0,03	0,23±0,06

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 пряжек (контроль — 21%, опыт — 19%) и незначительному увеличению доли светлых гиф без пряжек (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; Скрябина, 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 разносе 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

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 плодоношения 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 пряжек	591,8±60,1	478,6±32,6	1,01±0,10	0,81±0,06
Светлый, без пряжек	1456,3±144,5	1137,1±68,3	1,94±0,19	1,51±0,09
Светлый, с пряжками	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 alboviolaceus* (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 granulosum* (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.) Quél., *T. terreum* (Schaeff.: Fr.) P. Kumm., *Tylopilus felleus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Xerocomus subtomentosus* (L.: Fr.) Quél. Эти данные получены как по результатам сборов макромицетов в сосняке, так и на основании анализа гербария грибов Института леса.

Гифы светлые (непигментированные) без пряжек 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 пряжек составил 24,9 % от общей длины мицелия в сосняке черничном и 25,8 % на вырубке. Длина светлых гиф с пряжками 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.). Последействие 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 послойного 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 плодоношение 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 плодоношение макромицетов в березняках разнотравных I. Урожаи 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 плодоношение макромицетов в березняках разнотравных II // Микол. и фитопатол. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 54–60.

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 edificators 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.

Микобиота дубравных биогеценозов южной лесостепи

Н. Н. Селочник

Изучением грибных болезней дуба – одной из наиболее ценных лесных пород нашей страны – на протяжении последних 50 лет занимались многие специалисты. Известны работы В. Я. Частухина (1952), Н. Н. Сподарева и В. Н. Егорова (1972), проведенные в Воронежском заповеднике; Л. Б. Гранатова (1969, 1974) – в Тульских засеках; Р. А. Крангауз (1961) и Э. С. Соколовой (1974) – в полезащитных насаждениях Ростовской обл.; Е. А. Крюковой и Т. С. Плотниковой (1985) – в Волгоградской и Ростовской обл.; И. Г. Семенковой (1981) – в Московской обл.; Г. И. Сержаниной (1982), Н. И. Федорова (1998) – в дубравах Белоруссии; Л. Ф. Онофраша и др. (1978), П. Х. Тараненко и др. (1976), А. В. Цилюрик и др. (1985) – в Молдавии и Украине; И. М. Саввина (1981), Т. Д. Гаршиной и М. В. Прибыловой (1978) – на Северном Кавказе, И. А. Шавлиашвили и др. (1980), Т. Ш.Имнадзе, З. И. Шавиашвили (1985) – в Грузии, Э. С. Гусейнова (1979) – в Азербайджане. Грибными болезнями дубрав Среднего Поволжья многие годы занимаются Б. П. Чураков (1993, 2000), А. С. и И. А. Яковлевы (1999).

Поскольку 76% дубовых лесов сосредоточено в лесостепной зоне, основные исследования по грибным поражениям дуба выполнены в этом регионе и, в частности, в Теллермановском лесу – объекте наших исследований.

Грибные болезни дубрав Шипова леса и Теллермановской рощи ранее были описаны Ф. А. Соловьевым (1938).

Наиболее полная оценка фитопатологического состояния дубрав Теллермановского леса и видового состава дереворазрушающих грибов (ДРГ) была дана А. Т. Вакиным (1950, 1954). Кроме А. Т. Вакина, после создания в Теллермановском лесу опытного лесничества Института леса АН СССР, изучением грибной флоры дуба занимались Е. А. Шуманов (1954), Э. А. Оганова (1954), Н. А. Черемисинов (1975), исследовавший также грибную флору травянистых растений, и А. И. Фатеев (1975). Последние данные по ДРГ основных лесообразующих пород Теллермановского опытного лесничества (ТОЛ) представлены в одном из разделов монографии В. Г. Стороженко (2002).

Необходимо отметить, что никто из перечисленных исследователей микофлоры дубрав Теллермановского леса не занимался микромицетами, обитающими в древесине дуба, а также не изучал видовой состав подстилочных, гумусовых сапротрофов и грибов-микоризообразователей. У Н. А. Черемисинова (1975) имеются лишь данные по грибам-разрушителям лесного опада и в небольшом объеме – подстилки. По Воронежской обл. мы встретили лишь один материал по составу подстилочных и гумусовых макромицетов на пробных площадях в коллективной монографии (Лесные биогеоценозы.., 1985). Больше данных имеется в работе А. И. Иванова по дубравам Пензенской обл. (1987), по Липецкой области в монографии Л. А. Сарычевой (1999).

С 1983 г. по настоящее время исследования в Теллермановском лесу по грибным болезням дуба и их возбудителям, включая грибы микро- и макромицеты, проводятся нами (Селочник, 1998, 2000; Selochnik, 1998, 2000a, 2000b, 2001; Селочник, Кондрашова, 1989, 1991, 2002; Селочник и др., 1994).

Помимо изучения видового состава грибных возбудителей болезней дуба нами в 1993 г. в заповедном старовозрастном (250 лет и старше) квартале № 15 была заложена трансекта шириной 10 м и длиной 100 м, на которой трижды в этот сезон (2 и 16 июля и 15 сентября) был проведен сбор всех грибов на земле, в подстилке, на мелких древесных остатках, на валеже. В последующие годы сбор и определение грибов были продолжены при маршрутных рекогносцировочных обследованиях всей территории лесничества и при детальных обследованиях на постоянных пробных площадях. Ниже приводятся данные количественного учета грибов на трансекте (табл. 1). Сюда вошли преимущественно агариковые грибы.

Как видно из табл. 1, количество собранных плодовых тел грибов и их сырой вес за две недели июля увеличились в 3 и 2,5 раза соответственно,

Таблица 1

Количественные показатели сбора грибов на трансекте (1993 г., кв. 15, 1000 м^2)

Срок сбора	Кол-во плодовых тел, шт.	Сырой вес, г	Сухой вес, г
1-й сбор 2 июля	153	473,5	58,0
2-й сбор 16 июля	445	1207	81,0
3-й сбор 15 сентября	1690	–	324,4
Всего	2288	–	463,4

а максимальный сбор был в сентябре. Общее количество собранных плодовых тел в пересчете сухого веса на 1 га составило 4634 г. Следует указать, что в регионе, часто характеризующемся засушливыми условиями, в этом сезоне июль и сентябрь были необычайно влажными. Сумма осадков составила в июне 40 мм, в июле – 181, в августе – 54, в сентябре – 120 мм.

Далее мы приводим основные виды трутовых грибов, собранных на валеже дуба на трансекте (табл. 2). Наиболее распространенными грибами на неразрушенном и слабо разрушенном валеже дуба являются дубовая губка *Daedalea quercina* и разные виды *Stereum*. Два других вида на трансекте отмечены единично, более точные данные об их встречаемости на всем участке даны в табл. 3.

Таблица 2

Количество и вес основных трутовых грибов на неразрушенном и слабо разрушенном валеже дуба на трансекте (1000 м²)

Вид гриба	Кол-во плодовых тел, шт.	Сырой вес, г	Сухой вес, г
Daedalea quercina	303	1500	680,0
Fomes fomentarius	2	1760	–
Ganoderma lipsiense (молодое плодовое тело)	1	–	2,5
Stereum (разные виды)	146	–	586,5
Всего	452	–	1269

Помимо изучения грибов на трансекте в этом же квартале совместно с А. Ф. Ильюшенко и Н. К. Кондрашовой были пронумерованы, закартированы и обследованы все деревья дуба, а также валеж дуба и других лиственных пород с описанием всех фаутов и плодовых тел грибов. Не касаясь здесь общего состояния этого перестойного древостоя, укажем встречаемость основных дереворазрушителей дуба (ДРГ) на деревьях разной категории состояния и валеже.

Как следует из табл. 3, на живых деревьях дуба, кроме типичных биотрофов (по классификации В. Г. Стороженко, 2002) *I. dryophilus, I. dryadeus, Ph. robustus, F. hepatica,* могут развиваться также грибы биотрофного комплекса: *F. fomentarius, H. croceus, L. sulphureus*, способные поражать как живые, так и мертвые деревья. Грибы *G. lipsiense, F. pinicola* в дубравах являются сапротрофами, поселяющимися на валеже и на пнях многих пород, хотя имелись данные о встречаемости последнего на живых деревьях и сухостое. Нами оба эти гриба отнесены к ксилотрофам. *D. quercina* в данных условиях также

Таблица 3

Встречаемость основных дереворазрушающих грибов дуба на разном субстрате в старовозрастной дубраве (кв. 15)

Виды грибов	Субстрат								Примечание
	Живые деревья		Сухостой		Обломки		Валеж		
	1	2	1	2	1	2	1	2	
Laetiporus sulphureus	8	60*	3	33	1	3	26	121	*20 пл. тел на усыхающих деревьях
Inonotus dryophilus	12	24	–	–	1	3*	1	3*	*Старые плодовые тела
Fomes fomentarius	4	16	3	8	1	5	15	107	
Phellinus robustus	3	16	–	–	–	–	–	–	
Fistulina hepatica	2	10	1	15*	–	–	–	–	*Старые плодовые тела
Inonotus dryadeus	4	10	–	–	–	–	–	–	
Hapalopilus croceus	1	2*	–	–	–	–	2	4	*На усыхающих деревьях
Ganoderma lipsiense	–	–	–	–	–	–	12	180	
Daedalea quercina	–	–	–	–	1	15	8	108	
Fomitopsis pinicola	–	–	–	–	–	–	1	20	
Stereum sp.	–	–	–	–	1	5	1	5	
Всего	34	138	7	56	5	31	66	548	

Примечание. 1 – число деревьев и валежа; 2 – число плодовых тел.

проявил себя как сапротроф на валеже, но в единичных случаях наблюдался на сухостойных дубах. Плодовые тела грибов рода *Stereum* чаще всего отмечались на сухостое и валеже, но могут проявлять себя как биотрофы, вызывая вершинную заболонную гниль, о чем было сказано выше. Зная общее количество пронумерованных и учтенных экземпляров деревьев в квартале (382) и деревьев с плодовыми телами грибов (41), не считая обломки, мы можем по этим данным оценить встречаемость ДРГ на стоящих дубах, включая сухостой, которая составила 9,3% (по количеству деревьев с плодовыми телами грибов). Но количество плодовых тел было значительным: всего на живых деревьях, обломках (стоящих обломанных деревьях) и сухостое их было 225, то есть в среднем на одно дерево 5,5 плодового тела. Зараженность валежа была значительно выше: на 66 валежных стволах было отмечено 548 плодовых тел грибов, что в пересчете на 1 единицу составило 8,3 (в 1,5 раза больше, чем на живых деревьях). Фактически эта цифра могла быть несколько занижена, и плодовых тел на валеже могло быть больше, но из-за большого размера лежащих дубов невозможно было учесть грибы на их нижней поверхности, прилегающей к земле. Тут важно также отметить, что не следует путать встречаемость плодовых тел грибов на стоящих деревьях дуба и истинную

зараженность последних гнилями, которая, по данным В. Г. Стороженко (2002), достигает 50%, и ее можно определить по многим косвенным признакам (отпавшие гнилые сучья, сухобочины, дупла и др.), путем взятия кернов, а также при рубке деревьев. Далее мы приводим (табл. 4) в систематическом порядке список всех выявленных нами грибов как на деревьях дуба, так и на мелких древесных остатках, пнях, валеже, а также на почве и в подстилке. Список не претендует на исчерпывающую полноту, но и в таком виде является первым для Теллермановского леса и данного региона. В дальнейшем предполагается его дополнить. При определении видов грибов и их статуса использовали Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. Вып. 1 (Бондарцева, Пармасто, 1986); Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2 (Бондарцева, 1998); Мир растений. Т. 2. Грибы (под ред. М. В. Горленко, 1991); фундаментальную монографию по грибам чешских исследователей (Svrcek, Vancura, 1987); монографии Ф. В. Федорова (1994), Л. А. Сарычевой (1999); Словарь Айнсворта и Бисби (Ainsworth, Bisby, 2001), книги Л. Г. и В. М. Переведенцевых (1995), Л. В. Гарибовой (2001) и другие определители и пособия. Подробные списки ксилотрофных грибов, преимущественно на дубе, в регионах, близких к району наших исследований, приведены в работах Т. И. Барсуковой (2000) и В. А. Спирина (2002). Но в списке Т. И. Барсуковой при очень подробном описании мест находок грибов не всегда указывается, на каком субстрате, живом или мертвом, они были найдены, а В. А. Спирин приводит только породы.

Наш список содержит 95 видов грибов, относящихся к классам *Basidiomycetes (*86 видов), *Gasteromycetes* (4 вида), *Ascomycetes* (3 вида), *Deuteromycetes* (2 вида). Рассмотрим приведенные в табл. 4 базидиомицеты, принадлежащие к 5 порядкам, 22 семействам. Из них главными дереворазрушителями являются грибы из порядка *Aphyllophorales,* в котором отмечено 32 вида из 10 семейств, по своим трофическим связям чаще всего приуроченных к дубу. В их числе грибов-биотрофов, иными словами паразитов, приспособленных к жизни на живых деревьях дуба, как было сказано выше, всего три: *Phellinus robustus, Inonotus dryophilus, I. dryadeus.* Наши наблюдения совпадают с данными А. Т. Вакина (1954), но мы бы отнесли к этому списку и *Fistulina hepatica*, как вид, встречающийся чаще на живых деревьях, чем на сухостое и пнях, и являющийся слабым паразитом. Как утверждает Н. А. Черемисинов (1975), даже такие несомненные паразиты, как *Ph. robustus* и *F. hepatica,* могут образовывать плодовые тела на мертвых, лежащих на земле колодах, что автор объясняет их ориентировкой

Таблица 4

Видовой состав грибов макро- и микромицетов в дубравах Теллермановского леса

Систематическое положение		Эколо-гичес-кая группа	Место сбора (субстрат)						Местообитание и распростра-ненность
Класс. Порядок. Семейство	Виды грибов		Под-стил-ка	Гу-мус	Мелкие древесные остатки	Пни, ва-леж	Сухо-стойное дерево	Живое дерево	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
BASIDIOMYCETES ***Aphyllophorales*** *Clavariaceae*	*Clavulina cristata* (Fr.) Schroet. – рогатик гребенчатый, клавулина гребенчатая	пс, гс	+	+	+				Нагорная дубрава – редко
	Ramaria flava (Fr.) Quél. – рогатик желтый	мк							–"–
Corticiaceae	*Corticium roseum* Pers. – кортициум розовый	кс			+		+		На сухих ветвях дуба
	Vuilleminia comedens Maire – вильеминия	кс, бт					+	+	–"–
Fistulinaceae	*Fistulina hepatica* Schaeff. – печеночница обыкновенная	бт, кс					+	+	В нагорных, пойменных и солонцовых дубравах у основания стволов
Ganodermataceae	*Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk. – плоский трутовик	кс				+			Нагорная старовозр. дубрава – часто
Ganodermataceae	*G. lucidum* (Karst.) Fr. – блестящий трутовик	кс				+			Солонцовая дубрава – редко
Hericiaceae	*Hericium coralloides* (Fr.) S.F. Gray. – ежевик коралловидный	кс				+			Нагорные дубравы – редко
Hymenochaetaceae	*Phellinus robustus* (Berk.) Murr. – ложный дубовый трутовик	бт						+	Нагорные и пойменные дубравы, немногочисл.
	Hymenochaete rubiginosa (Dicrs.:Fr.) Lev. – гименохете красно-бурый	кс				+	+		Нагорные дубравы – часто
	Inonotus dryophilus (Berk.) Murr. – дубовый трутовик	бт						+	–"–
	I. dryadeus (Pers.: Fr.) – корневой дубовый трутовик	бт						+	У основания стволов дуба

Polyporaceae	*Polyporus squamosus* Huds. ex Fr. – чешуйчатый трутовик	кс, бт				+	+	+	На старых дубах – редко
	P. melanopus Schw. ex Fr.	кс			+	+			Единично
Poriaceae	*Antrodia mollis* (Somm. ex Fr.) Karst.	кс			+	+			Ветви, сучья, пни – часто
	Bjerkandera adusta (Willd.:Fr.) Singer					+	+		В нагорных дубравах – часто
	*Daedalea quercina (*L.:Fr.) Fr. – дубовая губка	кс				+	+		–"–
	Fomes fomentarius (Fr.) Gill. – настоящий трутовик	кс, бт				+	+	+	–"–
	Fomitopsis pinicola (Sw.: Fr.) P. Karst. – окаймленный трутовик	кс, бт				+	+	+	–"–
	Gloeoporus dichrous (Fr.:Fr.) Bres.	кс			+	+			Повсеместно
	Hapalopilus croceus (Pers.: Fr.) Donk – гапалопилус шафранно-желтый	бт, кс					+	+	На старых дубах – редко
	Laetiporus sulphureus (Fr.) Bond ex Sing. – серно-желтый трутовик	бт, кс				+	+	+	Нагорные и пойменные дубравы – повсеместно
Schizophyllaceae	*Schizophillum commune* Fr. – щелелистник обыкновенный	кс				+	+		Повсеместно
Stereaceae	*Stereum hirsutum* (Willd.) Fr. – стереум жестковолосистый	кс				+	+		В дубравах повсеместно
	S. gausapatum Fr.	бт, кс				+	+	+	На сухих вершинах и ветвях
	S. subtomentosum Pouzar.	бт, кс				+	+	+	–"–
	*S. rugosum (*Pers.:Fr.) Fr. – стереум морщинистый	кс				+	+		–"–
	S. frustulosum Fr.	кс				+	+		–"–

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Cantharellales *Cantharellaceae*	*Cantharellus cibarius* Fr. – лисичка настоящая	мк		+					Нагорная дубрава в овраге – редко
Agaricales *Agaricaceae*	*Agaricus campestris* L. – шампиньон обыкновенный	гс		+					Нагорные дубравы в светлых местах
	A. silvaticus Secr. – шампиньон лесной	пс, гс	+	+					–"–
	Lepiota alba (Bres.) Sacc. – гриб зонтик белый	гс		+					В нагорных дубравах
	L. castanea Quél. – гриб зонтик каштановый	гс		+					–"–
	Macrolepiota procera (Scop.: Fr.) Sing. – гриб зонтик пестрый, высокий	мк		+					В солонцовой дубраве
Amanitaceae	*Amanita phalloides* (Vaill.: Fr.) Secr. – бледная поганка	мк		+					В нагорных дубравах – редко
	A. citrina (Schaeff.) S. F. Gray – мухомор поганковидный	мк		+					–"–
	A. muscaria (L.: Fr.) Hooker – мухомор красный	мк		+					Немногочисл.
	Amanitopsis fulva (Secr.) W. G. Smith – поплавок желто-коричневый	мк		+					В нагорных дубравах – единично
	A. crocea (Quél.) E. J. Gilb. – поплавок шафранный	мк		+					В нагорных дубравах – часто
	A. vaginata (Bull.: Fr.) Roze – поплавок серый, толкачик	мк		+					–"–
Coprinaceae	*Coprinus atramentharius* (Fr.) Fr. – навозник серый (чернильный гриб)	кс, пс	+		+	+			–"–
	C. mycacens (Fr.) Fr. – навозник мерцающий	кс, гс		+	+	+			–"–

	Psathyrella condolleana (Fr.) Mre. – ложноопенок (хруплянка) Кандолля	кс, гс		+	+	+			–"–
Cortinariaceae	*Cortinarius trivialis* J. Lange – паутинник обыкновенный	мк		+					Повсеместно
	Rozites caperata (Pers.: Fr.) Karst. – колпак кольчатый	мк							Редко
Hygrophoraceae	*Hygrophorus nemoreus* (Lasch.) Fr. – гигрофор дубравный	мк		+					В нагорных дубравах – редко
Pleurotaceae	*Pleurotus ostreatus* (Jacg.: Fr.) Kumm. – вешенка устричная (дубовая)	кс				+			В нагорных дубравах – часто
Plutaceae	*Pluteus cervinus* (Fr.) Kumm. – плютей олений, олений гриб	кс, пс	+		+	+			–"–
	Volvariella speciosa (Fr.) Sing. – вольвариелла красивая	кс, пс	+		+	+			В нагорных и пойменных дубравах – редко
Strophariaceae	*Hypholoma fasciculare* (Fr.) Kumm. – ложноопенок серно-желтый	кс			+	+	+		В нагорных дубравах – группами
	H. sublateritium (Fr.) Quél. – ложноопенок кирпично-красный	кс			+	+	+		–"–
	Pholiota mutabilis (Fr.) Sing. et Smith. (*Kuchneromyces mutabilis* (Fr.) Sing. et Smith. – опенок летний	кс			+	+			–"–
	Ph. squarrosa (Fr.) Kumm. – чешуйчатка обыкновенная (ворсистая)	кс				+			Группами – редко
Tricholomataceae	*Armillaria* – комплекс, опенок осенний	бт, кс, пс	+		+	+	+	+	В нагорных и пойменных дубравах – повсеместно

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Tricholomataceae	*Clitocybe gibba* (Fr.) Kumm. – говорушка ворончатая	кс, пс	+		+	+			–"–
	Collybia platyphila (Fr.) Mos.– коллибия широкопластинчатая	пс	+						Редко
	C. dryophila (Fr.) Quél. – коллибия дубравная, опенок весенний	кс			+	+			Группами – повсеместно
	Flammulina velutipes (Fr.) Sing. – зимний гриб	кс				+	+		В нагорных и пойменных дубравах – редко
	Laccaria laccata (Fr.) Berk. et Br. – лаковица розовая	мк		+					Часто
	L. amethystina (Merat) Murr. – лаковица аметистовая	мк, гс		+					Редко
	Lepista nuda (Fr.) Cooke – рядовка фиолетовая	пс	+						Часто, группами
	L. sordida (Fr.) Sing. – леписта грязная, синичка	мк		+					Часто
	Marasmius prasiomus (Fr.) Fr. – чесночник дубовый	кс, пс	+			+			Группами – повсеместно
	Mycena galericulata (Fr.) S. F. Gray – мицена колпаковидная (колокольчатая)	кс				+	+		В нагорных дубравах – часто
	*M inclinata (*Fr.) Quél. – мицена наклоненная	кс				+			–"–
	M polygramma (Fr.) S. F. Gray – мицена полосатоножковая, рубчатоногая	кс				+			–"–
	M. pura (Fr.) Kumm. – мицена чистая	пс	+						–"–
	Melanoleuca sp. – рядовка	гс		+					Редко
	Oudemansiella radicata (Fr.) Sing. – денежка корневая, удемансиелла корненогая	мк, гс		+					Часто
	Tricholoma album (Fr.) Kumm. – рядовка белая	мк		+					–"–

	T. imbricatum (Fr.) Kumm. – рядовка чешуйчатая	гс		+					В нагорных дубравах – редко
	T. sulphureum (Fr.) Kumm. – рядовка серная	мк		+					–"–
Russulales *Russulaceae*	*Lactarius controversus* (Fr.) Fr. – груздь осиновый	мк		+					Рядом с тополями в пойме – группами
	L. rufus (Fr.) Fr. – горькушка, груздь горький	мк		+					В нагорных дубравах – редко
	L. vellereus (Fr.) Fr. – скрипица, молочай	мк		+					Часто
	L. volemus (Fr.) Fr. – подмолочник, молочай	мк		+					В нагорных дубравах – редко
	Russula foetens (Pers.:Fr.) Fr. – валуй	мк		+					Часто
	R. grisea (Pers.) Fr. S. Gill. – сыроежка серая	мк		+					В нагорных и солонцовых дубравах – часто
	R. lutea (Huds.: Fr.) S. F. Gray – сыроежка желтая	мк		+					–"–
	R. vesca Fr. – сыроежка пищевая	мк		+					–"–
Boletales *Boletaceae*	*Boletus edulis f. quercicola* Vassilk. – белый гриб дубовый	мк		+					В солонцовой дубраве – не ежегодно
	Leccinum testaceoscabrum (Secr.) Sing. – подосиновик желто-бурый	мк		+					В пойме под тополями и осинами – не ежегодно
	Suillus granulatus (Fr.) Kze. – масленок зернистый летний	мк		+					В дендрарии под сосной – редко
	Xerocomus chrysenteron (St. Amans) Quél. – моховик пестрый	мк		+					В нагорных и пойменных дубравах в осветленных местах
	X. rubellus (Krombh.) Quél. – моховик краснеющий	мк		+					–"–
	X. subtomentosus (Fr.) Quél. – моховик зеленый	мк		+					–"–

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GASTEROMYCE-TES **Gasteromycetales** *Lycoperdaceae*	*Langermania gigantea* (Pers.) Rostk. (*Lycoperdon maximum* Pers.) – дождевик гигантский	гс		+					В нагорных и пойменных дубравах – редко
	Lycoperdon perlatum Pers. ex Pers. – дождевик настоящий, шиповатый	кс, гс		+		+			Повсеместно
	L. pyriforme Pers. – дождевик грушевидный	кс			+	+			–"–
Galostomataceae	*Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morg. – звездчатка гигрометрическая	гс		+					Нагорная дубрава, на склоне – очень редко
ASCOMYCETES **Discomycetiidae**	*Clithris quercina* (Pers.) Rehm.	кс					+	+	На ветвях – повсеместно
Erysiphales *Erysiphaceae*	*Microsphaera alphitoides* Griff. et Maubl.	оп							На листве – повсеместно
Xylariales *Xylariaceae*	*Daldinia concentrica* (Fr.) Cest. et De Not.	кс			+				Единично
DEUTERO-MYCETES **Picnidiales** *Sphaeropsidaceae*	*Cytospora intermedia* Sacc.	кс					+	+	На ветвях – повсеместно
Melanconiales *Melanconiaceae*	*Gloeosporium quercinum* West.	фс							На листве – часто

Условные обозначения (*): бт – биотроф; кс – ксилотроф; гс – гумусовый сапротроф; пс – подстилочный сапротроф; мк –микоризообразователь; оп –облигатный паразит; фс – факультативный сапротроф.

к поверхности земли. Нам это свидетельство представляется не вполне очевидным и требует уточнения, ибо мы на валеже *F. hepatica* не отмечали, а ложный дубовый трутовик на старовозрастных дубах вообще встречается редко (см. табл. 3). Это объясняется тем, что *Ph. robustus,* хотя и приспособлен к жизни в ядре живого дерева, но вызывает раковую вдавленность на стволе, и гниль выходит на поверхность, в связи с чем такие деревья подвержены ветровалу и, как правило, не доживают до перестойного возраста, а новые заражения в этом возрасте, по данным А. Т. Вакина (1954), происходят редко. Еще одним биотрофом является *Laetiporus sulphureus,* часто встречающийся в нижней части стволов перестойных дубов, где плодовые тела этого гриба, будучи однолетними, могут появляться в течение многих лет, не приводя дерево к гибели. Однако серно-желтый трутовик, в отличие от других биотрофов, может продолжать развитие на спиленных дубах, на валеже и пнях и выступать как ксилотроф. Поэтому он может входить по своим экологическим свойствам в группу факультативных сапротрофов и является, пожалуй, самым распространенным трутовиком-дереворазрушителем в дубравных биогеоценозах. Такой же статус у гриба *Hapalopilus croceus* – шафранно-желтого трутовика, который встречается также на перестойных дубах, но гораздо реже. Из других ксилотрофов на живых деревьях дуба может поселяться и гриб-полифаг *Fomes fomentarius*, развивающийся обычно на мертвой древесине, но изредка способный паразитировать и в живых стволах многих лиственных пород и являющийся, следовательно, факультативным паразитом. Почти все остальные, приведенные в табл. 3 афиллофоровые грибы, за исключением нескольких представителей семейства *Clavariaceae*, являются ксилотрофами, входящими в группу сапротрофов и поселяющимися на древесных остатках, валеже, пнях и сухостойных деревьях.

Особое место среди ксилотрофных базидиомицетов занимают грибы рода *Stereum.* Обычно их описывают как некрозные грибы на ослабленных, усыхающих ветвях, аналогично грибам *Clithris quercina* и *Vuilleminia comedens*, способствующие очищению стволов от сучьев. Это особо было отмечено Е. А. Шумановым (1954) в отношении *C. quercina*, хотя он указывался этим автором и как наиболее распространенный возбудитель заболевания дубовых молодняков. Однако у взрослых деревьев после отпадения усохших ветвей и гнилых сучков эти грибы также могут продолжать свое развитие в живой древесине ствола и вызывать сначала отмирание коры, а потом вершинную желто-белую заболонную гниль и суховершинность. Наличие этой гнили мы проследили на модельных деревьях в Теллермановском лесу

и других лесных массивах Среднерусской лесостепи в период маршрутных поездок (Селочник, Кондрашова 1989; Осипов, Селочник, 1989), где она встречается почти у всех усыхающих и усохших деревьев дуба. Возбудителями вершинной гнили в этих условиях мы считаем *Stereum gausapatum* и *S. subtomentosum* (последний – по определению М. А. Бондарцевой), хотя не исключается участие в этом процессе и *V. comedens*. Тут следует указать, что имеются данные украинских исследователей (Цилюрик и др., 1985) об усыхании дуба в степных и лесостепных районах Украины именно в связи с поражением их *S. gausapatum,* способным заражать живые дубы и быстро приводить их к гибели. В лесостепных дубравах мы не обнаружили свидетельств того, что выявленные нами возбудители рода *Stereum* могут заражать здоровые деревья дуба и вызывать их отмирание, но условно их можно было бы отнести и к биотрофам, и к ксилотрофам. В порядке *Aphyllophorales* следует указать имеющийся в наших дубравах редкий гриб, занесенный в Красную книгу. Это ежевик коралловидный *Hericium coralloides.*

Далее в списке приводятся 43 вида порядка *Agaricales,* принадлежащих к 10 семействам, среди которых самым многочисленным является семейство *Tricholomataceae* – 18 видов и видовой комплекс *Armillaria*, который многими зарубежными исследователями разделен на 5 видов. Такие данные имеются и в СНГ, где М. Г. Радзиевской (1989) впервые выделено в этом комплексе 4 вида: *A. mellea, A. gallica, A. cepistipes, A. bulborum* в разных регионах страны (Московская обл., Краснодарский край, Белоруссия, Украина). Из всех грибов-дереворазрушителей, по нашим данным, только грибы комплекса *Armillaria* могут обитать на всех субстратах – от подстилки (где распространяются с помощью ризоморф) до живых деревьев.

Остальные ксилотрофы этого семейства были отмечены на древесных остатках, пнях и валеже. Наиболее часто встречаются разные виды говорушек, мицены, чесночник, опенок весенний.

Из других агариковых грибов обильны подстилочные и гумусовые сапротрофы, такие как рядовки (сем. *Tricholomataceae),* навозники (сем. *Coprinaceae)*, паутинник обыкновенный (сем. *Cortinariaceae)*, грибы-зонтики (сем. *Agaricaceae*), олений гриб (сем. *Plutaceae*), встречающийся также на сильно разрушенном валеже.

По литературным данным (Лесные биогеоценозы.., 1985; Иванов, 1987; Сарычева, 1999; Trappe, 1962) мы определили количество симбиотрофов среди приведенных в списке грибов (табл. 4). В порядке *Agaricales* их насчитывается 16, *Russulales* – 8, *Boletales* – 6, *Aphyllophorales* – 1, *Cantharellales* – 1, всего 32 вида. Представители

семейств *Amanitaceae, Cortinariaceae, Hygrophoraceae* из порядка *Agaricales* все являются симбиотрофами, но распространены довольно редко.

Грибы порядков *Russulales* и *Boletales* – почти все съедобные, и все они тоже микоризообразователи. Однако самый ценный из них белый гриб в исследованных регионах довольно редок. За 20 лет наших наблюдений его плодоношение было отмечено всего 3 раза, причем дважды в солонцовой дубраве с периодичностью 5 лет в относительно влажные 1985 и 1990 год. Грибы порядка *Russulales* тоже чаще всего встречались в солонцовой дубраве. Там же мы часто находили еще один симбиотроф –*Macrolepiota procera* (зонтик пестрый). Наши данные о приуроченности этих грибов к солонцовым дубравам согласуются с выводами А. И. Иванова по Пензенской области (1987), отмечавшего максимальный урожай симбиотрофов на пробных площадях на карбонатной и солонцовой почвах. Моховики разных видов, также относящиеся к симбиотрофам, встречаются в наших дубравах почти ежегодно, за исключением крайне засушливых сезонов, во всех типах леса и приурочены они к полянам и прогалинам в лесу, отмечены вдоль дорог. Надо сказать, что основная масса подстилочных и гумусовых грибов, в том числе и симбиотрофов, была собрана нами в нагорных дубравах на темно-серых лесных почвах. По данным А. И. Иванова (1987), урожай симбиотрофов на темно-серой лесной почве был наименьшим по сравнению с карбонатами и солонцами. Как указывает ряд авторов (цит. по: Иванов, 1987), деревья дуба на богатых гумусом темно-серых лесных почвах не испытывают недостатка влаги и элементов минерального питания, что ослабляет процесс микоризообразования. На обедненность видового состава микоризообразующих макромицетов для древесных пород, растущих на первой надпойменной террасе в лесах Окского заповедника в условиях полной обеспеченности элементами почвенного минерального питания, указывала также Л. Г. Бурова (1988). И хотя дуб является высокомикотрофной породой, выявленный нами видовой состав симбиотрофов невелик и значительно меньше, чем приведенная цифра по Пензенским дубравам (115 видов).

Частично это можно объяснить худшими почвенными условиями для симбиотрофов, лучше всего развивающихся, согласно приведенным выше данным, при ухудшении условий минерального питания, а также более засушливым климатом юго-восточной лесостепи по сравнению с северо-восточной ее частью. Влажные годы в нашем регионе, благоприятствующие росту подстилочных, гумусовых и прочих грибов в дубравах, повторяются не так уж часто. Влияние

влагообеспеченности как главного лимитирующего фактора, по данным В. В. Мамаева (2000), четко прослеживается при анализе годичной динамики прироста микоризных поглощающих корней. Мы предполагаем, что видовой состав и количество грибов-микоризообразователей, по всей вероятности, могут быть тесно связаны с ростовой активностью микоризных поглощающих корней дуба, однако эти процессы еще требуют своего изучения.

Количество микоризных корней в свою очередь зависит от состояния дерева, что хорошо показано в работе польских исследователей (Przybyl, Pukacka, 1995), по данным которых с ухудшением жизненности дерева процент микоризных корней резко уменьшается.

По ряду причин из общего урожая собранных нами грибов не удалось выделить урожай симбиотрофов. Однако была сделана попытка определить урожай всех агариковых грибов, собранных на трансекте в течение сезона 1993 г., который составил в пересчете на сухой вес 463,4 г на 1000 м^2 (см. табл. 1).

Если принять условно, что грибы-симбиотрофы по количеству и весу учтенных видов составили примерно одну четверть от полученного урожая, то наши цифры близки к средней урожайности плодовых тел микоризообразующих грибов на пробной площади липо-дубняк снытево-осоковый на темно-серой лесной почве (88 г сух. вещества с 1000 м^2), приведенной А. И. Ивановым (1987). Как указывает данный автор, количество плодоносящих видов и их урожайность по годам сильно варьируют, и адекватную характеристику урожайности грибов, в том числе и микоризных, на каждом определенном участке леса можно дать лишь на основе усредненных данных не менее чем за 3 года, а в наших условиях еще надо, чтобы эти годы были благоприятными для роста грибов.

Следовательно, пока мы впервые представляем общий список грибов в систематическом порядке, собранных не только на трансекте грибов, но и на всей территории Теллермановского опытного лесничества за ряд лет. Чтобы получить более точные данные по урожайности отдельных видов, в частности, симбиотрофов, эту работу следует продолжить с закладкой специальных пробных площадей или трансект.

В классе *Gasteromycetes*, порядка *Gasteromycetales,* семейства *Lycoperdaceae* приводятся два распространенных вида дождевиков — грушевидный и настоящий шиповатый, а также не так часто встречающийся (впрочем, в разные годы по-разному) вполне съедобный в молодом возрасте дождевик гигантский (головач), белый снаружи, с плотной белой мякотью, который мог появляться как в лесу

в нагорной части, так и на полянах в пойме, даже на кордоне вблизи дома. Сюда же относится редкая в наших дубравах звездчатка гигрометрическая (сем. *Galostomataceae*), было всего два случая обнаружения этого гриба.

Грибы из классов *Ascomycetes* и *Deuteromycetes* очень немногочисленны. В табл. 4 приведены лишь основные, наиболее распространенные на дубе виды. *Clithris quercina* встречается на сухих ветвях каждого дуба, вызывая некрозы, отмирание коры на сухих и живых ослабленных ветвях. *Cytospora intermedia* имеет почти такое же распространение на ветвях и веточках дуба, как *C. quercina*, в отличие от *Daldinia concentrica,* встречающегося редко и в осенний период. Возбудитель мучнистой росы облигатный паразит *Microsphaera alphitoides* является постоянным консументом дубовых лесов всех возрастов и типов леса (Селочник и др., 1994), причем даже в засушливые сезоны, так как он распространяется по межклетникам листа, и для его развития не обязательна капельно-жидкая влага.

Из пятнистостей на листьях дуба наиболее распространен *Gloeosporium quercinum*. Надо сказать, что этим грибом не исчерпывается количество возбудителей пятнистости на листве дуба, но из-за повышенной сухости воздуха пятнистость развивается, как правило, уже на опавшей листве, а изучение видового состава грибов на опаде не входило в нашу задачу.

Ряд грибов-микромицетов из этих классов мы получили путем изоляции их из древесины на питательные среды, но эти данные будут являться предметом отдельного сообщения.

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова Т. Н. Ксилотрофные грибы Центрально-черноземного биосферного заповедника // Микол. и фитопатол. 2000. Т. 34, вып. 5. С. 1–7.

Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. 1986. Вып. 1. 192 с.

Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. 1998. Вып. 2. 391 с.

Бурова Л. Г. Распределение микоризообразующих грибов в лесах Окского заповедника // Микол. и фитопатол. 1988. Т. 22, вып. 3. С. 199–202.

Вакин А. Т. Грибные повреждения древесины лиственных пород в Теллермановском лесу // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1950. Т. 3. С. 107–132.

Вакин А. Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 50–109

Гарибова Л. Грибы или пленники тихой охоты. М., 2001. 111 с.

Гранатов Л. Б. Фаутность дуба в средневозрастных дубравах Тульских засек // Науч. тр. МЛТИ. 1974. Вып. 50. С. 146–157.

Гусейнов Э. С. Сосудистое усыхание дуба в Азербайджане. 1 // Микол. и фитопатол. 1984. Т. 18, вып. 2. С. 144–149.

Гаршина Т. Д., Прибылова М. В. Санитарное состояние дубрав Северного Кавказа и пути их оздоровления // Состояние и перспективы дальнейшего улучшения воспроизводства и повышения продуктивности дубрав европейской части СССР. М., 1978. С. 61–65.

Иванов А. И. Макромицеты дубрав Пензенской области. II. Симбиотрофы // Микол. и фитопатол. 1987. Т. 21, вып. 5. С. 419–424.

Имнадзе Т. Ш., Шавлиашвили З. И. Этиология усыхания дуба имеретинского в Грузии // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения. Минск, 1985. С. 32.

Крангауз Р. А. Усыхание лиственных пород от болезней и меры борьбы с ними // Защита лесов от вредителей и болезней. М., 1961. С. 206–222.

Крюкова Е. А., Плотникова Т. С. Рекомендации по диагностике и мерам борьбы с сосудистым микозом дуба на юго-востоке европейской части РСФСР. М., 1985. 29 с.

Лесные биогеоценозы зеленой зоны Воронежа и берегов Воронежского водохранилища. Воронеж, 1985. 132 с.

Мамаев В. В. Сезонные изменения биомассы молодых поглощающих корней дуба в южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 4. С. 44–50.

Мир растений. Т. 2. Грибы / Под ред. М. В. Горленко. М., 1991. 475 с.

Оганова Э. А. Естественное разрушение древесины дуба // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 124–144.

Онофраш Л. Ф., Простакова Ж. Г., Тинку В. Л. и др. К этиологии усыхания дуба в Молдавии // Болезни растений в Молдавии. Кишинев, 1978. С. 58–71.

Осипов В. В., Селочник Н. Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи по рекогносцировочной оценке в экспедиционных маршрутах 1984–1987 гг. // Состояние дубрав лесостепи. М., 1989. С. 199–205.

Переведенцева Л. Г., Переведенцев В. М. Грибы России. Пермь, 1995. Кн. 1. 190 с.

Радзиевская М. Г. Структура комплекса *Armillaria mellea sensu lato*: Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1989. 23 с.

Саввин И. М. О диагностике состояния и устойчивости к грибным болезням дуба // Лесн. хоз-во. 1981. № 10. С. 54–58.

Сарычева Л. А. Грибы и миксомицеты заповедника «Галичья гора». Воронеж, 1999. 150 с.

Селочник Н. Н. Трахеомикоз дуба // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32, вып. 4. С. 63–73.

Селочник Н. Н. Трахеомикоз в дубовых лесах Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 207–223.

Селочник Н. Н., Кондрашова Н. К. Роль болезней в ослаблении и усыхании дубрав // Состояние дубрав лесостепи. М., 1989. С. 137–188.

Селочник Н. Н., Кондрашова Н. К. Распространенность и вредоносность *Armillaria mellea* в дубравах Теллермановского леса // Микол. и фитопатол. 1991. Т. 25, вып. 3. С. 226–232.

Селочник Н. Н., Кондрашова Н. К. Armillaria – комплекс в дубравах лесостепи // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 2002. С. 211–215.

Селочник Н. Н., Ильюшенко А. Ф., Кондрашова Н. К. Мучнистая роса дуба и распределение ее в пологе насаждения // Лесоведение. 1994. № 4. С. 61–68.

Семенкова И. Г. Гнилевые и раковые болезни дуба в Московской области // Науч. тр. МЛТИ. 1981. Вып. 120. С. 123–126.

Сержанина Г. И. Некоторые итоги изучения высших грибов в дубравах Белоруссии // Микол. и фитопатол. 1982. Т. 16, вып. 5. С. 399–402.

Соколова Э. С. Грибные болезни полезащитных насаждений Ростовской области // Вопр. защиты леса. М., 1974. Вып. 50. С. 142–145.

Соловьев Ф. А. Грибные болезни дубрав Шипова леса и Теллермановской рощи // Тр. Лесотехн. акад. 1938. Вып. 49. С. 78–125.

Спирин В. А. Афиллофороидные макромицеты дубрав Нижегородской области // Микол. и фитопатол. 2002. Т. 36, вып. 2. С. 43–49.

Сподарев Н. Н., Егоров В. Н. Фитопатологическая характеристика насаждений Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронеж. заповедника. 1972. Вып. 18. С. 3–7.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауты коренных лесов Русской равнины. М., 2002. 156. с.

Тараненко П. Х., Гордиенко М. И., Порицкий Г. А. Грибные болезни дуба в Молдавии // Защита растений от вредителей и болезней. Киев, 1976. Вып. 161. С. 134–136.

Фатеев А. И. Количественная оценка грибов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М., 1975. С. 154–158.

Федоров Н. И. Фитопатологическое состояние дубрав Беларуси // Дуб – порода третьего тысячелетия. Гомель, 1998. Вып. 48. С. 295–301.

Федоров Ф. В. Грибы. М., 1994. 366 с.

Цилюрик А. В., Падий Н. Л., Корниенко В. П., Червонный А. Е. Белая заболонная гниль дуба черешчатого в лесостепной и степной зонах УССР // Повышение продуктивности лесов и эффективность защитного лесоразведения. Киев, 1985. С. 198–208.

Частухин В. Я. Микофлора дубрав и лесных полос Воронежской области // Тр. комплексной науч. экспед. по вопросам полезащ. лесоразведения. 1952. Т. 2, вып. 2. С. 54–67.

Черемисинов Н. А. Место и значение грибов в лесном биогеоценозе. Общие сведения о грибах Теллермановского опытного лесничества. Грибы – активные разрушители лесного опада и подстилки // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М., 1975. С. 148–154.

Чураков Б. П. Взаимоотношения патогенных грибов с древесными растениями. М., 1993. 194 с.

Чураков Б. П. Фитопатогенные грибы дубовых лесов // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 292–316.

Шавлиашвили И. А., Чапидзе Ф. Е., Имнадзе Ф. Е., Тодуа Б. Г. Вредители, болезни и причины усыхания дубрав в Аржаметском заповеднике // Защита лесов от вредителей и болезней. Тбилиси, 1980. Вып. 1. С. 5–31.

Шуманов Е. А. Некоторые результаты фитопатологических исследований в дубняках // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. М., 1954. Вып. 3. С. 46–53.

Яковлев А. С., Яковлев И. А. Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола, 1999. 351 с.

Ainsworth J., H. Bisby's Dictionary of the Fungi // 9th ed. by P. M. Kirk, P. F. Cannon, J. C. David, J. A. Stalpers. CABI Bioscience. 2001. 624 p.

Przybyl K., Pukacka S. Root characterization of declining *Quercus robur* L. trees. // Phytopathologia polonica. 10 (XXII). Polish Academy of Sciences. Poznan, 1995. P. 125–132.

Selochnik N. N. Complex diseases as a contributory factor of oak decline in Russia. // Disease /environment interactions in forest decline. Proc. IUFRO Workshop. Vienna, 1998. P. 133–140.

Selochnik N. N. Oak decline in the forest-steppe region in Russia // Recent advances on oak health in Europe. Warsaw. 2000a. P. 83–89.

Selochnik N. N. Some problems of the *Armillaria* complex in Russian forest-steppe oak stands // Methodology of forest insect and disease survey in Central Europe. Busteni, 2000b.

Selochnik N. N. Monitoring of phytosanitary situation in the Tellerman forest (South forest-steppe of Europian Russia) over the period of 1983–1999 // J. of Forest Science. N 47. 2001. P. 156–158.

Svrcek M., Vancura B. Houby. Praza, 1987. 308 p.

Trappe J. M. Fungus associates of ectotrophic mycorrhisae // Botanical Review. Oregon, 1962. Vol. 28. P. 538–606.

Дереворазрушительная способность грибов: методы определения, эскизные модели и их параметры

В. А. Соловьев, О. Н. Малышева

Введение

Процесс микогенного разложения древесины, или ксилолиза, состоит из нескольких стадий. Важнейшей из них является собственно ксилолиз. Ранее скорость ксилолиза мало интересовала исследователей. Например, при изучении развития грибных пороков в растущих деревьях или заготовленной древесине уделялось большое внимание скорости распространения грибных окрасок и гнилей, но не скорости разложения древесинного вещества (ограничивались определением так называемых стадий гнили). Большим стимулом для изучения кинетических характеристик ксилолиза явилась практическая необходимость влажного хранения круглого леса и защиты древесины в деревянных конструкциях и сооружениях. В связи с этим изучались начальные стадии поражения древесины на складах (Вакин, 1964) и разрабатывались методы токсикологических испытаний антисептиков (Рыкачев, 1967). В настоящее время интерес исследователей сместился на использование ксилотрофов в биотехнологиях (в целлюлозно-бумажной промышленности, для выращивания съедобных грибов, получения древесных композитов и т. д.) и на количественную оценку функциональной роли ксилотрофов в лесных экосистемах (Соловьев, 2003). Во всех этих направлениях возникает задача количественной оценки скорости собственно ксилолиза.

Скорость ксилолиза определяется, с одной стороны, дереворазрушительной (ксилолитической) способностью директивного ксилотрофа (в чистых культурах) или ассоциации организмов в ксилобиоценозе (в природных условиях); с другой – условиями среды, прежде всего температурой и особенностями древесного субстрата. В данной работе представлены материалы по анализу потенциальной ксилолитической способности некоторых грибов – количественной оценке скорости собственно ксилолиза в определенных условиях (в частности, при температуре 26...27 °С).

Меры воздействия грибов на древесину

Как известно, с развитием ксилолиза изменяются многие физические, механические и химические свойства древесного субстрата: уменьшается базисная плотность и механическая прочность, изменяются цвет, гигроскопичность и электропроводность, увеличиваются водопроницаемость, кислотность и др. Любое из этих изменений в принципе можно использовать как меру воздействия на субстрат (Hartley, 1958). Из механических свойств твердость и сопротивление ударному изгибу (вязкость) считаются лучшими индикаторами изменения структуры древесины (Рипачек, 1967). Модули упругости могут быть значительно снижены еще до того, как может быть зафиксирована потеря массы (Wilcox, 1978).

Практически все предложенные меры интегральны, так как они отражают суммарный результат воздействия гриба на древесный субстрат по прошествии определенного периода времени. Кроме того, большинство из них применимы для описания только начальных стадий ксилолиза или определенного типа ксилолиза (в основном для деструкции). Приспособления и методы, применяемые для оценки степени разложения древесины, в основном начальных стадий, описаны в книге Р. Забела и Дж. Моррелла (Zabel, Morrell, 1992).

Потеря массы древесины как мера воздействия грибов

Наиболее полно отражает химические и физические изменения по всем стадиям ксилолиза потеря массы субстрата:

$\delta = 1 - m/m_0$,

где m_0 – начальная абсолютно сухая масса субстрата; m – абсолютно сухая масса субстрата после воздействия гриба.

Потерю массы удобно определять в экспериментальной работе и использовать для связи и сравнения всех других изменений.

Полное разложение органической части древесины соответствует следующим стехиометрическим уравнениям (Соловьев, 2002):

а) для коррозии (белая гниль):

$4C_6H_9O_4 + 25O_2 \rightarrow 24CO_2 + 18H_2O + 11{,}53 \cdot 10^3$ кДж;

б) для деструкции (бурая гниль):

$C_6H_{10}O_5 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 5H_2O + 2{,}83 \cdot 10^3$ кДж;

$C_5H_8O_4 + 5O_2 \rightarrow 5CO_2 + 4H_2O + 2{,}34 \cdot 10^3$ кДж.

Эти уравнения показывают количественную связь потери массы древесины, поглощенного кислорода (O_2), выделившейся двуокиси

углерода (CO_2), образовавшейся воды и выделившегося тепла. Они дают возможность в сочетании с принятой моделью ксилолиза рассчитать дифференциальные (мгновенные в данный момент) меры воздействия ксилотрофа по скорости изменения любого из слагаемых.

Потерю массы наиболее удобно изучать в культуре, когда абсолютно сухая масса каждого образца определяется до опыта и после воздействия чистой культуры гриба в течение определенного времени в контролируемых условиях. По потере массы судят о стойкости древесины, токсичности антисептика или другого защитного средства и ксилолитической способности гриба. Однако потеря массы за один определенный срок (обычно за два месяца) не может служить надежной характеристикой названных свойств древесины, антисептика или гриба. Действительно, процесс ксилолиза может задержаться на длительное время в начале опыта, скорость процесса может существенно изменяться в течение опыта или, наконец, процесс может прекратиться задолго до того, как опыт считается законченным и будет учтена потеря массы. При установлении потери массы в несколько сроков можно построить соответствующую кинетическую кривую и выяснить количественную зависимость потери массы от времени.

Количественный анализ кинетики ксилолиза разработан недостаточно для решения прикладных задач. Интересная попытка количественного анализа принадлежит П. И. Рыкачеву (1967), показавшему пригодность пробитирования не только для обработки результатов токсикологических испытаний антисептиков, но и для преобразования кинетических кривых деструкции в прямую линию. Предложенные имитационные модели разложения лигноцеллюлоз (Мануковский и др., 1990; Болобова и др., 2002) описывают сложный ферментативный механизм биоконверсии или биотрансформации древесного сырья.

В нашем случае желательна эскизная (в понимании В. В. Налимова, 1971) модель ксилолиза. Достаточно, чтобы модель имела как можно меньше переменных (нас интересует только зависимость потери массы от времени) и параметров (чем меньше параметров, тем ближе к закону). Необходимо, чтобы параметры модели имели биологический смысл, а уравнения допускали аналитическое решение.

Эскизная модель может быть задана одним или несколькими дифференциальными уравнениями, причем выбор одной из возможных моделей определяется не только ее содержательностью, но и «уровнем интеллектуального эстетизма» (Налимов, 1971, с. 15). Примеры такого рода моделей представлены в химической (например, Эмануэль,

Кнорре, 1969) и биологической (например, Варфоломеев, Гуревич, 1999) кинетике и теории разложения гетерогенных субстратов, таких как лесная подстилка (Ågren, Bosatta, 1999). Можно использовать в качестве моделей функции ростовых процессов, хорошо изученных в экологии многими авторами (Соловьев, 1985). Наиболее полно эти функции представлены и проанализированы А. К. Кивисте (1987). Одно из них, уравнение Ферхюльста, использовано для описания кинетики разложения древесины и основных ее химических компонентов (Soloviev, 1981). В большинстве работ ксилолиз описывается как процесс первого порядка (экспоненциальной моделью).

В последнее время большое внимание уделяется скорости ксилолиза в различных природных условиях в связи с выяснением функциональной роли древесного детрита в лесных экосистемах, исследованием баланса углерода в атмосфере планеты и значения лесов в стабилизации климата. Начало было положено работой М. Е. Хармона и др. (Harmon et al., 1986), а в России – В. Г. Стороженко (2000). К настоящему времени разработана методика определения скорости ксилолиза детрита (Harmon, Sexton, 1996; Тарасов, 2002) и выполнен огромный объем работы по ее оценке в различных регионах умеренной зоны (Yin, 1999), в том числе в России (Krankina, Harmon, 1995; Krankina, Harmon, Griazkin, 1999; Тарасов, 2000). В подобных исследованиях оценивается скорость в целом, без анализа роли отдельных видов ксилотрофных грибов в этом процессе в различных экологических условиях.

Интенсивность выделения CO_2 как мера скорости ксилолиза

До сих пор авторы связывали интенсивность выделения CO_2 с изменением базисной плотности или потерей массы не аналитически, а с помощью регрессионных уравнений (Boddy, 1983; Christensen, 1984; Yoneda, 1985; Temnuhin, 1996). Между тем приведенные выше стехиометрические уравнения ксилолиза, знание интенсивности выделения CO_2 при известной потере массы или базисной плотности детрита в сочетании с кинетической моделью открывают возможности выяснения кинетических параметров всего процесса ксилолиза (Соловьев, 1992, 2002).

Стадии ксилолиза

Ксилолиз можно представить как множество взаимозависимых и взаимоперекрывающихся во времени биохимических реакций, образующих в конечном итоге линейный континуум последовательных

стадий, представляющих ксилолиз как непрерывный детерминированный процесс потери массы. По аналогии со стадиями роста микробных популяций на интегральной кривой ксилолиза можно различать следующие стадии (фазы):

1. Индукционная стадия (лаг-фаза). Инокулюм находится в контакте с субстратом, но субстрат временно недоступен для освоения.

2. Начальная (латентная) стадия. Она включает время от начала роста грибницы в субстрат до полного его обрастания. Длительность стадии зависит от способности грибницы адаптироваться к условиям субстрата и адекватности этих условий оптимуму для гриба. В этой стадии можно различить две фазы. Фаза прорастания субстрата обнаруживается в виде «скрытого заражения» (Вакин, 1957), а в культуре на агаровой пластинке – в виде «ростовой зоны» (Nobles, 1948). Тонкие прозрачные маловетвящиеся ростовые гифы первоначально почти не разрушают субстрат, проникая из клетки в клетку через поры или образуемые отверстия в клеточной стенке. В фазе освоения гифы утолщаются, обильно ветвясь и выделяя экзоферменты. Потеря массы вначале не наблюдается или происходит локально и при пересчете на всю массу субстрата в значительной степени маскируется.

3. Стадия регулярного ксилолиза. С началом ксилолиза по всему объему субстрата начинается стадия собственно ксилолиза, или регулярного ксилолиза. Она состоит из времени положительного ускорения (экспоненциальной фазы) и времени отрицательного ускорения (фазы замедления). В некоторых случаях промежуточный участок кривой до точки перегиба и после нее можно аппроксимировать линейной функцией (линейная фаза). В других случаях фаза замедления наступает почти с начала регулярного ксилолиза. Вероятно, замедление обусловлено исчерпанием легкодоступных питательных веществ, накоплением в грибной зоне ретардантов, старением мицелия. Гифы обычно окрашиваются в разные оттенки бурого цвета, иногда инкрустируются.

4. Стационарная стадия. В конечном итоге наступает время исчерпания питательных веществ в субстрате и достижения максимальной потери массы. Оно соответствует выходу кинетической кривой на плато.

Для характеристики ксилолитической способности гриба наиболее важна стадия регулярного ксилолиза. Однако необходимо учесть трудно определяемую экспериментально продолжительность индукционной и начальной стадий.

Кинетические модели

Рассмотрим две кинетические схемы, включающие несколько последовательных стадий.

1. $A \xrightarrow[\text{захват древесины грибницей}]{k'} P \xrightarrow[\text{ксилолиз}]{k_2} D \xrightarrow[\text{удаление продуктов ксилолиза}]{}$

2. $A \xrightarrow[\text{захват древесины грибницей}]{k'} P_1 \xrightarrow[\text{ускорение ксилолиза}]{k_1} P_2 \xrightarrow[\text{замедление ксилолиза}]{k_2} D \xrightarrow[\text{удаление продуктов ксилолиза}]{}$

В схемах использованы следующие обозначения.

Субстрат: A – свободный от грибницы;

P – захваченный грибницей;

P_1 – захваченный разлагаемый с ускорением;

P_2 – захваченный и разлагаемый с замедлением;

D – продукты ксилолиза (в основном CO_2 и H_2O);

k', k_1, k_2 – константы, равные удельным скоростям соответствующих процессов.

Количества (массы) A, P, P_1, P_2, D связаны между собой соотношениями:

$A + B + D = A_0$ и $A + P_1 + P_2 + D = A_0$,

где A_0 – начальное количество древесины.

Массой внедрившейся в субстрат грибницы можно пренебречь. Ошибки за счет пренебрежения значительно ниже точности обычных аналитических методов (Rypácek, Navrátilová, 1971).

Введем безразмерные переменные:

$A/A_0 = \alpha$; $P/A_0 = \beta$; $P_1/A_0 = \gamma_1$; $P_2/A_0 = \gamma_2$; $D/A_0 = \delta$.

При этом справедливы уравнения:

$\alpha + \beta + \delta = 1$; $\alpha + \gamma_1 + \gamma_2 + \delta = 1$.

Количество продуктов разложения, или потеря массы, выражается в относительных единицах от максимальной потери массы δ_{max}. При коррозии некоторыми видами ксилотрофных грибов, таких, например, как *Ganoderma lipsiense*, *Bjerkandera adusta*, *Trametes ochracea*, $\delta_{max} = 1$, то есть органическая часть древесины может полностью разложиться под их воздействием так, что в культуральном сосуде от нее остается только зольный «скелет». При деструкции – величина δ_{max}

ограничена в основном количеством углеводов и для таких грибов, как *Coniophora puteana*, *Fomitopsis pinicola*, *Piptoporus betulinus*, составляет около 0,70...0,75. Для некоторых грибов – слабых разрушителей или специфического действия на древесину – величина δ_{max} может быть значительно меньше. Кроме того, она зависит от благоприятности для гриба экологических факторов. Таким образом, величина δ_{max} зависит от типа ксилолиза, ксилолитической способности гриба и некоторых других условий, и поэтому ее необходимо определять экспериментально для каждого сочетания породы древесины и вида гриба в оптимальных для гриба условиях.

Предполагаем, что на всех стадиях происходят процессы первого порядка. Тогда ксилолиз по схеме (1) описывается следующими дифференциальными уравнениями:

$d\alpha/dt = -k'\alpha$,

$d\beta/dt = k'a - k_2\beta$.

Первоначальная задача состоит в том, чтобы найти количество продуктов разложения, или потерю массы d, в любой момент времени. Опуская математический формализм (в основном изложенный в книге Эмануэль, Кнорре, 1969), приводим окончательный результат:

$$\delta = \delta_{max}\{k'[1 - \exp(-k_2t)] - k_2[1-\exp(-k't)]\} / (k' - k_2), \quad (1)$$

откуда скорость ксилолиза равна:

$$d\delta/dt = \delta_{max}\, k'k_2[\exp(-k_2t) - \exp(-k't)] / (k' - k_2). \quad (2)$$

Уравнение (1) описывает зависимость потери массы от времени. При $t\to0$ $\delta\to0$, при $t\to\infty$ $\delta\to\delta_{max}$. Так как при $t = 0$ $d\delta/dt = 0$ и $d^2\delta/dt^2 > 0$, то кривая (1) со временем возрастает и вогнута вверх в некотором интервале. Так как $d^3\delta/dt^3 < 0$ при $t = 0$, то кривая (1) имеет точку перегиба в момент времени $t_{пер} = (\ln k'/k_2)/(k' - k_2)$. В этот момент потеря массы равна:

$$\delta_{пер} = 1 - (k_2/k')^{k'/(k'-k_2)} - (k_2/k')^{k_2/(k'-k_2)}.$$

Как видим, соотношение k' и k_2 имеет важное значение в описании процесса. В частности, $\delta_{пер}$ зависит только от соотношения скоростей, а не от их абсолютных значений. С увеличением k_2/k' от 0 до ∞ $t_{пер}$ изменяется от ∞ до 0; иначе говоря, с ростом k_2/k' уменьшается время достижения точки перегиба на кривой (1), и точка сдвигается к началу координат. Если величина k_2/k' сравнительно мала, то кривая сначала лежит вблизи оси абсцисс и потеря массы некоторое время почти не обнаруживается. Эти особенности точки перегиба выгодно отличают уравнение (1) от уравнений Ферхюльста и Гомпертца, где она постоянна и зависит от величины δ_{max}.

Скорость захвата субстрата грибом в направлении вдоль волокон сравнима со скоростью линейного роста грибницы. Специальными экспериментами установлено, что гифы растут вдоль трахеальных элементов древесины приблизительно с такой же скоростью, как на солодовом агаре (Jurášek, 1960; Rypácek, Navrátilová, 1971). Это дает возможность вычислить приближенную величину k' для тех экспериментов, где используется образец с малым размером вдоль волокон. При полном захвате образца $k' = 1 / t$. Если линейная скорость роста гиф равна v мм·сут$^{-1}$, то образец толщиной h будет захвачен за h / v суток и тогда $k' = v / h$. Для наиболее распространенных ксилотрофных грибов значение k' для температуры 26...27 °С и толщины образца 5 мм, рассчитанное по данным В. Рипачека (1967), укладывается в пределы от 0,1 до 2,6 сут$^{-1}$, а по нашим измерениям скорости роста 50 штаммов 25 видов – от 0,24 до 1,26 сут$^{-1}$. Таким образом, $k_2 / k' \ll 1$, то есть скорость захвата субстрата грибом намного превышает скорость ксилолиза. При этом условии из уравнения (2) следует

$$d\beta/dt \approx k' \exp(-k't),$$
$$d\delta/dt \approx \delta_{max} k_2 \exp(-k_2 t). \quad (3)$$

Как видим, весь процесс состоит из двух стадий: быстрого захвата субстрата и медленного последующего его разложения, причем каждая из этих стадий подчиняется кинетике первого порядка, а процесс в целом определяется лимитирующей медленно протекающей второй стадией.

Интегрируя уравнение (3), из условия $\delta = 0$ при $t = 0$ получаем

$$\delta = \delta_{max} [1 - \exp(-k_2 t)]. \quad (4)$$

Определяя $\exp(-k_2 t)$ из формулы (4) и подставляя в выражение (3), получаем

$$d\delta/dt = k_2 (\delta_{max} - \delta). \quad (5)$$

Из формулы (4) находим время ксилолиза до заданной потери массы. Наиболее наглядными кажутся время потери массы наполовину от максимальной ($t_{0,5}$) и время потери массы на 95% от максимальной ($t_{0,05}$):

$$t_{0,5} = (-\ln 0,5) / k_2 = (\ln 2) / k_2,$$
$$t_{0,05} = (-\ln 0,05) / k_2 = (\ln 20) / k_2.$$

Сравнительно быстрая стадия захвата при этом не учитывается. Можно хотя бы частично учесть ее следующим образом. Предположим, что весь субстрат захватывается грибом за конечное время в процессе нулевого порядка. Тогда

$$\delta = \delta_{max} \{1 - (k' / k_2) [\exp(k_2 / k') - 1] \exp(-k_2 t)\}, \; t > 1 / k'. \quad (6)$$

Возвращаясь к схеме (2), учитываем фазу ускорения ксилолиза с константой k_1 и фазу замедления с константой k_2 и, игнорируя латентную фазу, получаем аналогично формулам (1) и (2):

$$\delta = \delta_{max} \{k_1 [1 - \exp(-k_2 t)] - k_2 [1 - \exp(-k_1 t)]\} / (k_1 - k_2), \quad (7)$$

$$d\delta/dt = \delta_{max} k_1 k_2 [\exp(-k_2 t) - \exp(-k_1 t)] / (k_1 - k_2). \quad (8)$$

Из теории кинетики последовательных процессов известно, что по мере увеличения числа стадий возрастает число возможных типов кинетических кривых. В случае двух промежуточных состояний субстрата участок начального ускорения на кривой потери массы может быть выражен отчетливее. Исходя из этого рассмотрим один частный случай, когда k' и k_1 близки по величине, то есть происходит быстрый захват и разложение легкодоступных питательных веществ и дальнейшее медленное разложение клеточных оболочек древесины. Опуская математический формализм, приводим окончательные формулы:

$$\delta = \delta_{max}\{1 + [k_1(k_1 - k_2)t + 2k_1 - k_2]\, k_2 \exp(-k_1 t) / (k_1 - k_2)^2 - [k_1/(k_1 - k_2)]^2 \exp(-k_2 t)\},$$

$$\delta/dt = \delta_{max} k_1^2 k_2 \{\exp(-k_2 t) - [1 + (k_1 - k_2)t] \exp(-k_1 t)\} / (k_1 - k_2)^2. \quad (9)$$

Если предположить, что $k_2 / k' \ll 1$, то уравнение (9) приблизительно сводится к уравнению (3).

Рассмотрим далее связь скорости ксилолиза с интенсивностью выделения CO_2. В простейшем случае считаем, что скорость ксилолиза пропорциональна интенсивности выделения CO_2:

$$dd/dt = k_0 Q, \quad (10)$$

где k_0 – коэффициент, показывающий, каким потерям древесины соответствует выделение единицы массы CO_2 в процессе ксилолиза, по стехиометрическому уравнению $k_0 = 0{,}55$ для деструкции и $k_0 = 0{,}61$ для коррозии.

Тогда, принимая во внимание уравнение (5), имеем

$$k_2 = k_0 Q / (\delta_{max} - \delta). \quad (11)$$

В лабораторных экспериментах, когда известна начальная масса образца и потеря массы после воздействия грибной культуры, k_2 сразу вычисляем по формуле (11). В лесных условиях начальная масса неизвестна. Воспользуемся определением базисной плотности

$$\rho = m_0/V_{max},$$

где V_{max} – объем образца при влажности выше предела гигроскопичности. Считая V_{max} инвариантой в процессе ксилолиза, что более соответствует условиям бурой гнили при малых потерях массы или белой гнили при всех потерях массы, вычисляем потерю массы по формуле:

$\delta = 1 - \rho/\rho_0$,

где ρ_0 – начальная базисная плотность; ее можно определить по древесине, не пораженной грибом в том же объекте или по справочным материалам, например, по книге О. И. Полубояринова (1976).

Из последнего уравнения скорость ксилолиза равна

$d\delta/dt = - d\rho/\rho_0\, dt$.

С другой стороны, приняв во внимание экспоненциальную модель ксилолиза

$$d\rho/dt = - k_2\, \rho, \qquad (12)$$

следовательно,

$$k_2 = k_0 \rho_0 Q/\rho. \qquad (13)$$

Удельная скорость ксилолиза k_2 является константой. При известной величине k_2 далее можно рассчитать:

1) базисную плотность в любой момент времени:

$\rho = \rho_0 \exp(- k_2 t)$;

2) скорость изменения базисной плотности по уравнению (12) или по уравнению:

$d\rho/dt = - k_0 \rho_0 Q$;

3) потерю массы детрита в любой момент времени:

$\delta = \delta_{max}[1 - \exp(- k_2 t)]$;

4) скорость потери массы по уравнению (10).

Изложенную теорию необходимо проверить на нескольких уровнях изучения кинетики ксилолиза. С учетом методических подходов можно выделить следующие уровни: 1) малые чистые[1] образцы в чистой культуре; 2) малые чистые образцы, взятые из древесного детрита, разлагаемого различными грибами; 3) малые чистые образцы, взятые из объекта (однородного очага поражения в отдельном кряже, бревне, валеже и т. п.) и принадлежащие к одному временному ряду; 4) усредненные образцы из древесного детрита лесного массива, без идентификации возбудителя ксилолиза. При подобии математических моделей ксилолиза на всех этих уровнях интерпретация параметров моделей несколько различается. В данной работе ограничимся двумя первыми уровнями.

Ксилолиз малых образцов в чистой культуре

Методика

Чтобы определить параметры регулярного ксилолиза, необходимо максимально исключить индукционную стадию и сократить начальную (латентную) стадию.

[1] Чистый образец однороден по пораженности грибом и не содержит других пороков (признаков поражения другими грибами, сучков, ходов насекомых и пр.).

Образцы древесины размером 30 (тангентальный размер) × 20 × 5 (размер вдоль волокон) мм в большинстве случаев получены из заболони осины 50...60 лет. После достижения равновесной влажности в комнатных условиях образцы взвешивали, и на двадцати из них определяли среднюю влажность для последующего расчета абсолютно сухой массы каждого из опытных образцов. Все опытные образцы пропитывали дистиллированной водой вакуум-инфильтрацией, раскладывали на мокрую фильтровальную бумагу в чашках Петри и стерилизовали текучим паром три раза по 1 часу через сутки.

В качестве среды использована фракция 2...5 мм вермикулита. В стеклянные банки объемом 200 мл насыпали вермикулит на 1/3 объема и заливали его суслом, разведенным водой в соотношении 1:3. Банки со средой стерилизовали сначала текучим паром 20 мин., затем при давлении 1 ати 15 мин. Среду заражали осиновыми кубиками, проросшими грибницей тест-организма. Приблизительно через три недели на разросшуюся грибницу помещали по одному образцу в каждую банку. Опытные банки выдерживали в термостатной комнате при температуре 26...27 °С. В определенный срок образец вынимали из банки, тщательно удаляли грибницу с его поверхности, взвешивали для последующего вычисления влажности, сушили при температуре 100...104 °С и взвешивали для определения его абсолютно сухой массы. Потеря массы для каждого срока вычислялась как средняя арифметическая из 12 или 20 образцов.

Культуры грибов, изолированные из трамы базидиом, содержались на косом агаре с суслом при комнатной температуре. Цифры после видового названия являются номером штамма микотеки СПбГЛТА.

Параметры моделей рассчитывали системой STATGRAPHICS-Plus 5.0 в режиме нелинейной регрессии. Применяли следующие модели:

1. $\delta = \delta_{max} \{1 - (k' / k_2) [\exp(k_2 / k') - 1] \exp(- k_2 t)\}, t > 1 / k'$.
2. $\delta = \delta_{max} \{k_1 [1 - \exp(- k_2 t)] - k_2 [1 - \exp(- k_1 t)]\} / (k_1 - k_2)$.
3. $\delta = \delta_{max} [1 - \exp(- k_2 t)]$.
4. $\delta = \delta_{max}\{1 + [k_1(k_1 - k_2)t + 2k_1 - k_2] k_2 \exp(- k_1 t) / (k_1 - k_2)^2 - [k_1/(k_1 - k_2)]^2 \exp(- k_2 t)\}$.

Во всех моделях начальное значение потери массы не задавали, а вычисляли. Индукционное время t_0 рассчитывали, а в некоторых случаях (в моделях деструкции) исключали время, когда потери массы были равны 0. Отрицательное значение t_0 означает, что $\delta = 0$ при $t = - t_0$, то есть при $t = 0$ уже наблюдается некоторая потеря массы («операционные» потери). Максимальные потери либо задавали как 100% (в некоторых моделях коррозии), либо вычисляли. Соответствующие принятые или рассчитанные в моделях значения t_0 и δ_{max} отражены в табл. 1.

Таблица 1

Модели кинетики ксилолиза под воздействием грибов бурой и белой гнили

Вид и штамм гриба	Древесина	Модель	t_0, сутки	δ_{max}, %	$k_1 \times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	$k_2 \times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	R^2, %
1	2	3	4	5	6	7	8
Деструкция (бурая гниль)							
Coniophora puteana[1]	Заболонь сосны	1	–48,1	90,4	11,185	18,444	98,4
		3	**5,2**	**76,3**	–	**27,999**	**99,2**
Fomitopsis pinicola[2]	Заболонь березы	1	1,4	73,0	46,631	30,200	99,7
		3	**12,7**	**73,0**	–	**30,140**	**99,7**
		3	0	75,1	–	21,089	97,3
		4	–	73,0	166,705	30,403	99,7
Gloeophyllum sepiarium[3]	Заболонь ели	2	–6,7	84,7	6,509	3263,9	99,8
		3	**–6,4**	**84,7**	–	**6,508**	**99,8**
	Спелая древесина ели	2	–29,6	84,6	34,126	7,628	98,8
		3	**–7,1**	**87,1**	–	**6,571**	**99,0**
Piptoporus betulinus[3]	Заболонь березы	1	–1,3	74,6	16,294	22,733	97,0
		2	**33,3**	**70,7**	**54,268**	**56,082**	**99,4**
		3	32,9	74,6	–	22,729	97,0
Коррозия (белая гниль)							
Bjerkandera adusta 16–88	Заболонь осины	1	6,5	100	38,668	7,355	96,7
		2	**3,2**	**100**	**16,635**	**13,579**	**99,4**
		3	19,6	100	–	7,355	96,7
		4	–	100	47,022	10,323	99,2
Bjerkandera adusta 1–87	Заболонь осины	**2**	**1,7**	**77,0**	**781,725**	**27,524**	**96,3**
		3	3,1	77,0	–	27,526	96,3
Funalia trogii 38–65	Заболонь осины	**4**	–	**100**	**40,368**	**40,650**	**95,2**
Ganoderma lipsiense 25–86	Заболонь осины	1	–25,2	96,3	14,783	18,805	98,9
		2	**4,2**	**92,6**	**58,409**	**27,488**	**99,2**
		3	12,2	96,3	–	18,782	98,9
		4	–	92,9	105,710	25,291	99,2
Ganoderma lipsiense 77–70	Заболонь осины	1	4,1	100	49,352	14,905	95,4
		2	**4,0**	**100**	**28,527**	**28,480**	**97,8**
		2	–	100	26,365	26,810	97,5
		3	14,5	100	–	14,906	95,4
		4	–	100	65,985	22,993	97,6
Inonotus rheades 38–68	Заболонь осины	1	22,6	100	3,571	19,662	99,3
		2	**30,0**	**100**	**9,292**	**9,349**	**99,4**
		4	–	100	12,691	12,804	99,4
Inonotus rheades 71–70	Заболонь осины	2	33,1	100	8,190	8,207	99,0
		4	–	**100**	**11,300**	**11,340**	**99,5**
Inonotus weirii 32–88	Заболонь лиственницы	**1**	**–35,9**	**55,6**	**6,112**	**13,064**	**99,9**
		2	–20,6	100	12,545	5,798	99,5
		3	10,5	100	–	3,824	97,9
		4	–	100	126,476	4,031	98,2

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7	8
Lenzites betulina 4–77	Заболонь осины	1	2,7	95,1	99,855	11,372	99,4
		2	–4,9	90,3	14,012	54,020	99,3
		3	**7,7**	**95,1**	–	**11,373**	**99,4**
		4	–	100	31,319	10,171	99,3
Phanerochaete chrysosporium BMK-F-1767	Заболонь осины	**2**	**–3,2**	**100**	**13,839**	**13,886**	**99,2**
Phanerochaete sanguinea 16–65	Заболонь осины	1	1,7	100	20,237	6,661	98,1
		2	**17,6**	**73,5**	**21,576**	**21,310**	**99,5**
		3	27,1	100	–	6,660	98,1
		4	–	100	46,764	8,561	99,3
		4	–	72,9	27,781	27,902	99,5
Pleurotus ostreatus 48–77	Заболонь осины	**2**	**19,6**	**100**	**16,558**	15,686	95,1
		4	–	100	20,990	22,661	95,3
Pycnoporus cinnabarinus 5–80	Заболонь осины	**2**	–	**100**	**26,113**	**25,889**	**99,4**
		3	14,1	100	–	14,610	98,5
		3	–	100	–	11,122	92,4
		4	–	100	92,163	17,465	99,2
Schizophyllum commune	Заболонь осины	**2**	**5,1**	**100**	**7,899**	**7,886**	**99,8**
		4	–	100	7,957	167,57	99,8
Skeletocutis lenis 15–85	Заболонь осины	**3**	**62,4**	**100**	–	**0,76**	**98,8**
Spongipellis delectans 1–79	Заболонь осины	**2**	**–18,0**	**100**	**12,226**	**12,372**	**99,4**
		2	–	100	366,814	51,670	98,9
		4	–	100	123,258	7,113	98,7
Trametes ochracea 14–77	Заболонь осины	1	10,6	80,6	–1275,7	19,291	95,7
		2	**–1,7**	**78,0**	**36,693**	**32,526**	**96,4**
		2	–	77,6	39,997	32,381	96,3
		3	10,2	80,6	–	19,279	95,7
		3	–	85,7	–	13,987	93,3
		4	–	79,2	144,255	21,988	95,8
Trametes hirsuta 8–77	Заболонь осины	1	–29,8	95,8	16,144	16,065	96,3
		2	–14,1	93,8	42,487	19,434	95,1
		3	**3,7**	**95,8**	–	**16,060**	**96,3**
		4	–	95,9	559,358	15,992	96,3
Trametes versicolor 9-S	Заболонь осины	1	–20,8	100	17,421	14,333	98,7
		3	**9,8**	**100**	–	**14,333**	**98,7**
		3	–	100	–	12,292	96,5
Trametes vilosus 0276 LE	Заболонь осины	1	–17,3	100	16,204	10,026	97,6
		2	**–3,9**	**100**	**18,273**	**18,236**	**98,7**
		3	15,2	100	–	10,025	97,6
		4	–	100	87,265	11,472	98,0

[1] Рыкачев (1967). Метод земля – древесина (ГОСТ 11540-65), температура 22 °С.
[2] Henningsson (1965). Метод земля – древесина, температура 22 °С. Расчет без двух первых точек (сдвиг на 30 суток для Fomitopsis pinicola и на 45 суток для Piptoporus betulinus).
[3] Метод земля – древесина (ГОСТ 11540-65), температура 27 °С.

Интенсивность выделения CO_2 определяли титрометрическим методом (Klingström, 1965; Соловьев, 1983). Для этого в колбы Эрленмейера емкостью 250 мл разливали по 25 мл 0,05 нормального раствора гидроксида калия. Образцы после удаления с них грибницы накалывали на иглы, воткнутые в нижнюю сторону резиновой пробки. Колбы закрывали пробкой и выдерживали в термостатной комнате при температуре 26...27 °С около двух суток. Одновременно ставили 10 контрольных (без образца) колб. После экспозиции в колбу добавляли несколько капель насыщенного раствора хлористого бария и титровали раствор в колбе 0,05 нормальным раствором соляной кислоты при индикаторе фенолфталеине. Интенсивность выделения CO_2 (мг CO_2 за одни сутки на 1г сухой массы) вычисляли исходя из стехиометрического соотношения поглощения CO_2 щелочью по формуле:

$Q = 22 \cdot 24(A - X)N/m_0t$,

где 22 – масса CO_2, соответствующая 1 мл одного нормального раствора, мг; 24 – количество часов в сутках; N – нормальность раствора соляной кислоты; t – продолжительность экспозиции, часы; m_0 – абсолютно сухая масса образца, г; A и X – количество раствора соляной кислоты, затраченное на титрование щелочи соответственно в контрольной и в опытной колбе, мл.

При N = 0,05 формула приобретает вид:

$Q = 26{,}4(A - X)/m_0t$.

Результаты

Все рассмотренные модели удовлетворительно описывают ксилолиз (величина R^2, показывающая, какой процент изменчивости модель объясняет, составляет не менее 93...95%). В качестве примера на рис. 1 представлена кинетика ксилолиза под воздействием *Ganoderma lipsiense*, для которого оказались приемлемы все предложенные модели.

Параметры моделей, наиболее точно описывающих ксилолиз, представлены в табл. 1. Отбор моделей для таблицы определялся не только величиной R^2, но и характером расположения экспериментальных точек относительно кривой. Наиболее точные и адекватные экспериментальным данным модели для каждого гриба (штамма) выделены в таблице жирным шрифтом. При сравнении параметров необходимо иметь в виду, что сравнивать их можно только в пределах идентичных моделей (с учетом t_0 и δ_{max}).

Как и следовало ожидать, параметры моделей 1 и 3 оказались близки между собой. Однако модель 3 имеет то несомненное преимущество, что включает в себя только один характерный параметр – k_2. Другие параметры – t_0 и δ_{max} – можно приблизительно задать исходя из условий опыта.

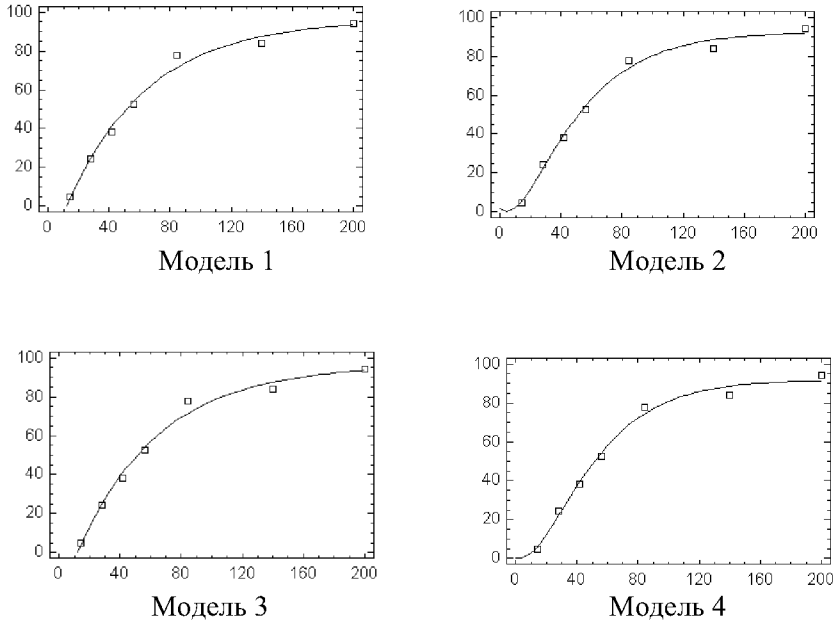


Рис. 1. **Кинетика ксилолиза под воздействием Ganoderma lipsiense 25–86:** по оси абсцисс – время (сутки), по оси ординат – потеря массы (%)

В большинстве случаев деструкция происходит по модели 3, а коррозия – по модели 2. Отмеченное различие подтверждает более раннее заключение (Wilcox, 1968; цит. по: Zabel, Morrell, 1992), основанное на качественном описании результатов нескольких экспериментов. Для описания коррозии модель 2 обычно более точна, чем модель 3. К модели 2 близка модель 4. В тех случаях, когда для описания ксилолиза наиболее подходит модель 2, константа k_1 больше или приблизительно равна k_2. Расчет показал, что потеря массы в точке перегиба, когда масса захваченного грибом и разлагаемого с ускорением субстрата достигает максимума, после чего начинается фаза замедления ксилолиза, равна примерно 26%.

Параметры k_1, k_2, t_0 и $д_{max}$ очень чувствительны к условиям опыта и могут изменяться в широких пределах в зависимости от штамма гриба, температуры культивирования и других факторов. В табл. 2 показаны параметры ксилолиза под воздействием *Lenzites betulina* при разных температурах. Константа k_2 (сут$^{-1}$) изменяется мало: она равна

0,0100 при 27°С, 0,0078 при 17°С и 0,0070 при 6°С. Константа k_1 (сут$^{-1}$) изменяется значительно: 0,0269 при 27°С, 0,0169 при 17°С и 0,0071 при 6°С. Температурный коэффициент Вант-Гоффа равен 1,59 в интервале 17...27°С и 2,19 в интервале 6...17°С, что несколько ниже известных значений коэффициента для разных биологических процессов (2,0 в интервале 20...30 °С и 2,5 в интервале 10...20 °С).

Таблица 2

Влияние температуры на кинетику ксилолиза заболони осины под воздействием *Lenzites betulina* 4–77

Температура, °С	Модель	t_0, сутки	δ_{max}, %	$k_1 \times 10^{-3}$, сутки^{1}	$k_2 \times 10^{-3}$, сутки^{1}	R^2, %
27	1	–2,1	100	27,336	7,408	98,2
	2	**0**	**100**	**26,859**	**10,008**	**99,6**
	3	16,6	100	–	7,408	98,2
	4	–	100	87,824	8,285	98,9
17	1	–90,3	100	5,007	4,783	98,3
	2	**–5,9**	**100**	**16,903**	**7,763**	**99,4**
	3	17,5	100	–	4,783	98,3
6	**2**	**–3,5**	**100**	**7,148**	**7,043**	**97,9**
	4	–	100	49,939	3,106	96,7

В табл. 3 представлены значения k_2, вычисленные различным способом и при различных предположениях относительно t_0 и δ_{max}. Как видим, контрольные (без воздействия гриба) образцы ели первоначально потеряли 0,4...0,5% массы (операционные потери), но после 97 суток приобрели привес 2,5...3,2%, по-видимому, за счет окисления восстановленных веществ древесины кислородом (Соловьев, 1983). Эти изменения в массе обычно не учитываются при определении ее потери за счет ксилолиза.

В течение опыта увлажненные до опыта образцы немного подсохли, но под воздействием гриба влажность образцов поддерживалась за счет метаболической воды. Пересчет количества воды на все меньшую массу приводит к росту величины влажности.

Константа k_2 наиболее точно вычисляется, если известны все параметры модели 3 (различия не более 5%). Если же принять во внимание время без поправки на латентный период и максимальные потери за год, полученные в эксперименте, то различия составляют 30...40%. Величина k_2, вычисленная по интенсивности выделения CO_2, занимает промежуточное положение, отличаясь от модельной на 5...20%.

В табл. 4 представлены значения k_2 при ксилолизе некоторыми грибами белой гнили. Здесь различия велики, они обусловлены прежде

Таблица 3

Сравнение константы k_2 модели 3 (t = 27°C), вычисленной различным способом, при ксилолизе под воздействием *Gloeophyllum sepiarium* (k_0 = 0,61)

Древесина и параметры модели 3	t, сутки	δ, %	Q, мг CO_2 / г·сутки	w, %	k_2 (1) $\times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	k_2 (2) $\times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	k_2 (3) $\times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$
Заболонь ели							
Контроль	0	0,4	–	205	Без воздействия гриба		
	97	–02,5	–	178			
t_0 = –6,4 суток	14	9,5	10,2	170	5,83	9,38	8,27
δ_{max} = 84,7%	28	17,5	11,1	226	6,73	9,18	10,08
$\delta_{за\ год}$ = 77,2%	43	25,0	8,6	237	7,08	9,10	8,79
$k_2 = 6{,}51 \cdot 10^{-3}$ сутки$^{-1}$	69	32,4	6,3	237	6,39	6,99	7,35
$t_{0,5}$ = 106,5 суток	83	36,3	3,4	240	6,26	7,67	4,29
В среднем					6,46	8,46	7,76
$t_{0,5}$, сутки					107,3	81,9	89,3
Спелая древесина ели							
Контроль	0	0,5	–	214	Без воздействия гриба		
	97	–3,2	–	168			
t_0 = –7,1 суток	14	9,4	11,3	224	5,41	8,95	8,87
δ_{max} = 87,1 %	28	18,8	10,0	243	6,93	9,59	8,93
$\delta_{за\ год}$ = 79,8 %	43	25,4	8,6	247	6,88	8,91	8,50
$k_2 = 6{,}57 \cdot 10^{-3}$ сутки$^{-1}$	69	37,7	7,7	265	7,45	9,27	9,51
$t_{0,5}$ = 105,5 суток	83	38,8	3,2	272	6,54	8,02	4,04
В среднем					6,64	9,15	7,97
$t_{0,5}$, сутки					104,4	75,8	87,0

Формулы вычислений:

$k_2(1) = -(1/(t - t_0)) \ln(1 - \delta/\delta_{max})$, δ_{max} и t_0 по модели 3;

$k_2(2) = -(1/t) \ln(1 - \delta/\delta_{max})$;

δ_{max} = 77,2 % для заболони, δ_{max} = 79,8 % для спелой древесины;

$k_2(3) = k_0 Q/(\delta_{max} - \delta)$, δ_{max} по модели 3.

всего меньшей пригодностью модели 3 по сравнению с моделью 2. В некоторые сроки величины k_2 различаются в несколько раз. Для некоторых грибов, например для *Ganoderma lipsiense*, вычисляемая по выделению CO_2 величина k_2 весьма близка к модельной. Вероятно, наибольшее влияние на величины k_2 (1), k_2 (2) и особенно k_2 (3), вычисляемые различным способом, оказывают различия в степени удаления грибницы с образца после воздействия чистой культуры. Тем не менее из представленных материалов можно заключить, что выделение CO_2 удовлетворительно характеризует ксилолитическую активность гриба.

Таблица 4

Сравнение константы k_2 модели 3 (t = 27°C), вычисленной различным способом[1], при ксилолизе заболони осины под воздействием грибов белой гнили (k_0 = 0,55)

Вид гриба и параметры модели 3	t, сутки	δ, %	Q, мг CO_2 / г·сутки	w, %	k_2 (1) $\times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	k_2 (2) $\times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	k_2 (3) $\times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$
Ganoderma	14	2,34	8,6	164	–	1,69	4,84[2]
lipsiense 77–70:	28	21,74	13,8	225	18,16	8,75	9,70
t_0 = 14,5 суток	42	23,73	10,6	249	9,85	6,45	7,64
δ_{max} = 100%	56	43,00	22,9	345	13,55	10,04	22,10
$k_2 = 14{,}91 \cdot 10^{-3}$ сутки$^{-1}$	84	64,70	6,1	498	14,98	12,40	9,50
$t_{0,5}$ = 46,5 суток	112	86,04	5,8	550	20,19	17,58	22,85
				Среднее значение	15,35	11,04	14,36
				$t_{0,5}$, сутки	45,2	62,8	48,3
Trametes	14	9,2	16,0	192	9,80	6,89	10,16
hirsuta 8–77:	28	36,3	16,9	287	19,60	16,11	15,62
t_0 = 3,7 суток	42	53,4	16,6	129	21,28	18,18	21,53
δ_{max} = 95,8%	56	53,8	14,0	404	15,77	13,79	18,33
$k_2 = 16{,}06 \cdot 10^{-3}$ сутки$^{-1}$	84	69,4	20,4	617	16,05	14,10	42,50
$t_{0,5}$ = 43,2 суток	112	75,3	21,8	1468	14,24	12,49	58,49
				Среднее значение	16,12	13,59	27,77
				$t_{0,5}$, сутки	43,0	51,0	25,0
Trametes	14	5,5	9,2	188	13,47	4,04	5,35
versicolor 9-S:	28	20,1	17,6	214	12,33	8,01	12,12
t_0 = 9,8 суток	42	38,8	29,6	230	15,25	11,69	26,60
δ_{max} = 100%	56	52,1	9,1	375	15,93	13,14	10,45
$k_2 = 14{,}33 \cdot 10^{-3}$ сутки$^{-1}$	84	67,2	2,8	609	15,02	12,27	4,70
$t_{0,5}$ = 48,4 суток	112	71,8	4,8	547	12,39	11,30	9,36
	168	94,5	0,24	–	18,33	17,26	2,40
				Среднее значение	14,67	11,10	10,14
				$t_{0,5}$, сутки	47,2	62,4	68,4

1 Формулы вычислений см. в табл. 3.
2 Значения не учитывались при вычислении средней величины k_2.

Ксилолиз малых образцов из природных объектов

Методика

Определяли скорость разложения древесины сухостойных осин, появившихся после кольцевания (снятия коры до древесины) деревьев в апреле 1998 года. Исследование проведено в сентябре 2003 года.

Диски толщиной 4...5 см, выпиленные у основания ствола, в середине бессучковой части и под кроной, заворачивали в полиэтиленовую пленку и хранили не более двух суток в холодном помещении.

Из дисков выкалывали образцы неправильной формы, но приближающиеся по форме к цилиндру с диаметром около 2,5 см. Интенсивность выделения CO_2 определяли титрометрическим методом, описанным для образцов после воздействия чистых культур. Образцы экспонировали над 0,2 нормальным раствором гидроксида калия в течение 141 часа при температуре 10...14°С, в среднем 12°С (температуру регистрировали термографом). Интенсивность Q в мг CO_2 на 1 г сухой массы в сутки вычисляли по формуле

$Q = 0,75\ (A - X)/m_0$.

Базисная плотность не пораженной грибами заболонной древесины принята равной 426 кг·м$^{-3}$. Период полуразложения $t_{0,5}$ (годы) и время $t_{0,05}$ (годы) потери массы на 95% от максимальной, принятой за 100%, вычисляли по формулам:

$t_{0,5} = (\ln 2) / 365k_2$,

$t_{0,05} = (\ln 20) / 365k_2$.

Результаты

Потеря массы образцов древесины спустя 5 лет после кольцевания деревьев, вычисленная по изменению базисной плотности, показана в табл. 5. Несмотря на малое количество образцов, можно сделать предварительные выводы.

Некоторые образцы побурения, как результат раневой реакции, имеют прибавку массы (до 14%), другие – такую же потерю массы, по-видимому, за счет поселения слабых разрушителей и развития скрытого подпара. Засиневшие образцы потеряли 8,5%. *Phellinus tremulae* вызвал потерю массы захваченных им (после отмирания дерева) водослоя и заболони от 13 до 60%, а такие сильные разрушители, как *Fomes fomentarius*, *Bjerkandera adusta* и *Funalia trogii*, разложили захваченную ими древесину в среднем примерно на 30...40%, но местами она потеряла до 50...70% первоначальной массы и почти полностью механическую прочность.

В табл. 5 представлены также параметры ксилолиза при температуре 12°С. Пересчет на любую другую температуру (в температурных пределах биохимических процессов) возможен по уравнению Вант-Гоффа. Мы ограничились температурой, при которой определяли интенсивность выделения CO_2.

Если бы все другие условия, в том числе видовая потенциальная способность гриба к разрушению в любом месте объекта (дерева), а также влажность древесины были бы одинаковы, то удельная скорость k_2 была бы одинаковой независимо от достигнутой степени развития ксилолиза. Как видно из табл. 5, различия в образцах велики. Это означает, что условия ксилолиза были различны.

Таблица 5

Параметры ксилолиза в сухостое осины при температуре 12°С: базисная плотность (ρ), потеря массы (δ), интенсивность выделения CO_2 (Q), удельная скорость ксилолиза (k_2), время разложения древесины на 50% ($t_{0,5}$) и 95% ($t_{0,05}$)

Состояние древесины	ρ, кг·м$^{-3}$	δ, %	Q, мг CO_2 за одни сутки на 1 г сух. массы	$k_2 \times 10^{-3}$, сутки$^{-1}$	$t_{0,5}$, годы	$t_{0,05}$, годы
Заболонь	405	4,9	0,019	0,011	173	746
	447	–4,9	0,013	0,007	271	1172
Ядро («ржавое»)	408	4,2	0,070	0,040	47	205
Побурение	485	–13,8	0,052	0,025	76	328
	428	–0,5	0	0	∞	∞
	371	12,9	0	0	∞	∞
	361	14,6	0,012	0,008	237	1026
Синева	390	8,5	0,020	0,012	158	684
Phellinus tremulae	371	12,9	0,042	0,027	70	304
	347	18,5	0,028	0,019	100	432
	199	53,3	1,221	1,438	1,3	6
	168	60,6	0,040	0,056	34	147
Fomes fomentarius	322	24,4	0,156	0,114	17	72
	280	34,3	0,140	0,117	16	70
Bjerkandera adusta	264	38,0	0,766	0,680	2,8	12
	259	39,2	0,939	0,849	2,2	10
	212	50,2	1,724	1,905	1,0	4
Funalia trogii	366	14,1	> 8	> 5	<0,4	< 2
	329	22,8	0,204	0,145	13	57
	307	27,9	0,142	0,108	18	76
	264	38,0	0,394	0,350	5,4	23
	242	43,2	0,742	0,718	2,6	11
	242	43,2	0,916	0,887	2,1	9
	169	60,3	0,252	0,349	5,4	24
	127	70,2	> 8	>15	< 0,1	<0,5
	122	71,4	0,134	0,257	7,4	32

Формулы вычислений:

$k_2 = k_0 \rho_0 Q \cdot 10^{-3} / \rho$, сутки$^{-1}$;

$t_{0,5} = \ln 2 / 365 \cdot k_2$, годы; $t_{0,05} = \ln 20 / 365 \cdot k_2$, годы.

Второе замечание относится к прогнозу развития ксилолиза с учетом состояния древесины как субстрата и сукцессии грибов. Из заболони CO_2 выделяется вследствие остаточных процессов жизнедеятельности паренхимных клеток, в ядре возможна жизнедеятельность уже поселившихся еще в живом дереве грибов. Побурение является

результатом раневой реакции, при которой все процессы жизнедеятельности прекращаются. В дальнейшем побурение развивается в подпар и гниль, и выделение CO_2 зависит от поселяющихся грибов в стадии побурения. Поэтому реальный смысл имеют только параметры, описывающие развитие ксилолиза под воздействием ксилотрофных грибов, когда выделение CO_2 происходит за счет разложения клеточных оболочек древесины.

Из табл. 5 видно, что в отдельных образцах максимальная активность грибов весьма велика и время разложения древесины очень мало. Например, *Bjerkandera adusta* способен локально разложить древесину наполовину приблизительно за 1...3 года. Различия образцов, находящихся под воздействием *Funalia trogii*, особенно велики. Иногда скорость ксилолиза достигает такой величины, что древесина разлагается почти полностью за один сезон. Считая, что биологическая активность грибов при средней температуре 12°С продолжается около полугода, получаем, что ксилотрофные грибы могут разложить древесину наполовину примерно за 6...16 календарных лет, а на 95% – ориентировочно за 20...150 лет. За такой или меньший период времени ствол сломается, и крупные древесные остатки в виде валежа будут разлагаться еще быстрее. Более точные результаты могут быть получены, если использовать данные по ходу температуры в течение года. Приведенные весьма приблизительные оценки получены на основе измерения интенсивности выделения CO_2 и не требуют знания продолжительности ксилолиза. Они совпадают с более точными усредненными результатами массовых измерений скорости ксилолиза крупного древесного детрита.

Заключение

Потенциальную ксилолитическую способность дереворазрушающих грибов определяли по потере массы древесины в благоприятных для них условиях чистой культуры при температуре 26...27°С. Ксилолиз представлен как последовательность нескольких стадий – процессов первого порядка. В кинетике ксилолиза выяснено различие между грибами бурой и белой гнили. Стадия регулярной деструкции (под воздействием грибов бурой гнили) состоит из фазы замедления ксилолиза, а коррозии (под воздействием грибов белой гнили) – из фазы ускорения ксилолиза (до потери массы приблизительно 26%) и фазы замедления ксилолиза. В первом приближении ксилолиз можно описать математической моделью, учитывающей только фазу замедления ксилолиза. Важнейший параметр модели –

удельная скорость потери массы древесины под воздействием гриба. Знание удельной скорости позволяет вычислить скорость ксилолиза и потерю массы в любой момент времени.

Измерение титрометрическим методом интенсивности выделения CO_2 из образцов древесины после определенного времени воздействия на них грибной культуры при известной потере массы дает возможность вычислить удельную скорость ксилолиза. Ее можно вычислить таким же образом для образцов, взятых из древесного детрита, приняв во внимание базисную плотность древесины, пораженной грибом, и контрольной из тех же объектов. Повышение точности измерения интенсивности выделения CO_2 представляет собой приоритетную и важнейшую задачу в совершенствовании предложенной методики.

Разработанная кинетическая модель и методика определения удельной скорости регулярного ксилолиза открывает новые возможности для количественной оценки биостойкости древесины, эффективности защитных средств и ксилолитической способности грибов, прогноза длительности службы пораженной грибами древесины в конструкциях и сооружениях, расчета биотехнологических процессов с использованием лигноцеллюлозного сырья и ксилотрофных грибов. Развитый в данной статье методический подход особенно перспективен для оценки функциональной роли в лесных экосистемах ксилотрофных грибов, поскольку дает возможность измерить их активность в любых объектах древесного детрита, сравнить активность грибов в чистой культуре и в природных ксилобиоценозах. Мы уверены, что в будущем лесные исследователи будут изучать не только эдификаторную синузию – древостой, но также синузию ксилотрофов как важнейшую функциональную часть лесной экосистемы, обеспечивающую ее устойчивость.

Выражаем искреннюю признательность С. В. Николаеву за компьютерные расчеты и М. А. Бондарцевой за идентификацию некоторых видов грибов.

ЛИТЕРАТУРА

Болобова А. В., Аскадский А. А., Кондращенко В. И., Рабинович М. Л. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов // Ферменты, модели, процессы. М., 2002. Кн. 2. 343 с.

Вакин А. Т. Успехи лесной фитопатологии // Достижения науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. М.; Л., 1957.

Вакин А. Т. Хранение круглого леса. М., 1964. 428 с.

Варфоломеев С. Д., Гуревич К. Г. Биокинетика: практический курс. М., 1999. 720 с.

Кивисте А. К. Функции роста леса. Тарту, 1987. 108 с. Приложение 171 с.

Мануковский Н. С., Абросов Н. С., Косолапова Л. Г. Кинетика биоконверсии лигноцеллюлоз. Новосибирск, 1990. 112 с.

Налимов В. В. Теория эксперимента. М., 1971. 208 с.

Полубояринов О. И. Плотность древесины. М., 1976. 160 с.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М., 1967. 276 с.

Рыкачев П. И. Анализ динамики деструкции древесины с помощью метода пробитов // Науч. труды ЦНИИМОД. Архангельск, 1967. Вып. 21. С. 201–223.

Соловьев В. А. Дыхательный газообмен древесины. Л., 1983. 300 с.

Соловьев В. А. Популяция и биоценоз: учебное пособие. Л., 1985. 92 с.

Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Науч. основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / Под ред. В. Г. Стороженко и др. М., 1992. С. 140–171.

Соловьев В. А. Ксилобиология: основные проблемы и концепции // Мат. 5-й междунар. конф. «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (7–10 (13) октября 2002 г., Москва). М., 2002. С. 216–219.

Соловьев В. А. Ксилобиология: история, основные достижения и перспективы развития // Ксилобиология и биологическое древесиноведение. СПб., 2003. С. 24–37.

Стороженко В. Г. Длительность разложения древесного отпада в древостоях южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 3. С. 36–39.

Тарасов М. Е. Оценка скорости разложения детрита в лесах Ленинградской области // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 2000. Вып. 1. С. 31–45.

Тарасов М. Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.

Эмануэль Н. М., Кнорре Д. Г. Курс химической кинетики. Изд. 2-е. М., 1969. 432 с.

Egren G., Bosatta E. Theoretical Ecosystem Ecology: Understanding Element Cycles. Cambridge University Press, 1999. 236 p.

Boddy L. Carbon dioxide release from decomposing wood: effect of water content and temperature // Soil Biol. Biochem. 1983. Vol. 15, N 5. P. 501–510.

Christensen O. The states of decay of woody litter determined by relative density // Oikos. 1984. Vol. 42. P. 211–219.

Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J. et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // Adv. Eco. Res. 1986. Vol. 15. P. 133–302.

Harmon M. E., Sexton J. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems // Seattle. 1996. Publ. N 20. 73 p.

Hartley C. Evaluation of wood decay in experimental work // U. S. D. A. Forest Products Laboratory General Techn. Report 2119. Madison, 1958. 57 p.

Henningsson B. Physiology and decay activity of the birch conk fungus *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. // Studia Forest. Suec. 1965. N 34. 77 p.

Jurášek L. Biologické zmeny ve skáceném bukovém drevu a jejich úcast na vzniku zapareni // Biolog. Práce SAV Bratislava. 1960. Vol. 6 (10). 68 s.

Klingström A. CO_2 production as a measure of decay activity in wood blocks // Studia Forest. Suec. 1965. N 26. 20 p.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in the northwestern Russian boreal forest // Water Air Soil Pollut. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Krankina O. N., Harmon M. E., Griazkin A. V. Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level // Can. J. For. Res. 1999. Vol. 29. P. 20–32.

Nobles M. K. Identification of cultures of wood-rotting fungi // Can. J. Res., Sec. C. 1948. Vol. 26. P. 281–431.

Rypácek V., Navrátilová Z. Rùst hub ve dreve // Drevársky vyskum. 1971. R. XVI. C. 1–2. S. 115–122.

Soloviev V. A. Kinetics of decomposition of wood by wood-destroying fungi // Proc. XVII IUFRO World Congr. Tokyo, Division 5. 1981. P. 301–309.

Temnuhin V. B. Preliminary quantitative estimation of wood decomposition by fungi in a Russian temperate pine forest // Forest Ecology and Management. 1996. Vol. 81. P. 249–257.

Wilcox W. W. Review of the literature on the effects of early stages of decay on wood strength // Wood and Fiber. 1978. Vol. 9 (4). P. 252–257.

Yin X. The decay of forest woody debris: numerical modeling and implications based on some 300 data cases from North America // Oecologia. 1999. Vol. 121. P. 81–98.

Yoneda T. Relation of wood diameter to the rates of dry weight loss and CO_2 evolution of wood litter in evergreen oak forests (Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor, V) // Jap. J. Ecol. 1985. Vol. 35. P. 57–66.

Zabel R. A., Morrell J. J. Wood Microbiology: Decay and Its Prevention. Acad. Press, 1992. 476 p.

Показатели древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины

В. Г. Стороженко

Древесный отпад как структура лесных сообществ в последнее время привлекает все большее внимание специалистов различных направлений исследований. Здесь следует отметить прежде всего изучение процессов накопления и разложения древесного отпада, которые, надо признать, не слишком обширны. Особенно это касается лесов, не затронутых антропогенным воздействием или какими-либо катастрофическими абиотическими или биотическими факторами разрушения, лесов, развивающихся эволюционным путем, девственных, находящихся на разных стадиях естественного формирования. В определенном объеме эти сведения можно почерпнуть из наших работ (Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2002), работ других авторов (Шорохова, Соловьев, 2002; Тарасов, 1999 и др.), таблиц хода роста (Третьяков и др., 1952 и др.) и таблиц древесного отпада (Воропанов, 1973; Швиденко и др., 1997). Последние две группы источников, однако, могут быть применимы только к лесам простых структур, нормальным, одновозрастным или условно-одновозрастным. В разновозрастных лесах динамика накопления и разложения древесного отпада в значительной степени отличается от таковой в нормальных лесах.

Между тем такие исследования крайне важны, что подтверждается всевозрастающим интересом к этой проблеме ученых различных стран. Важны они по нескольким причинам, среди которых наиболее значительными являются: 1) стремительное сокращение площадей девственных коренных лесов и трансформация их в производные с измененными функциональными характеристиками; 2) необходимость изучения структур и закономерностей их развития для задач восстановления планетарной функции лесных экосистем в условиях нарастающих антропогенных воздействий; 3) далеко неполная изученность количественных и функциональных характеристик составляющих такие экосистемы организмов, групп организмов, ценотических структур, консортивных взаимоотношений разных уровней, баланса веществ и энергии и т. д.

В то же время исследований процессов накопления и разложения древесного отпада, охватывающих обширные регионы таежной зоны Русской равнины, вообще нет. До сих пор неясно, какие объемы древесного отпада характерны для модальных лесов на просторах от южной до северной тайги.

Объекты и методики исследований

Исследования проводились в девственных разновозрастных коренных лесах еловых формаций различных динамических характеристик в древостоях Центрально-лесного биосферного государственного заповедника в Тверской обл. (граница зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги), резервате «Кологривский лес» в Костромской обл. (подзона южной тайги), резервате «Вепсский лес» в Ленинградской обл. и национальном парке «Водлозерский» в Карелии (подзона средней тайги), национальном парке «Паанаярви» в Карелии, Мурманской и Архангельской обл. и национальном парке «Югыд-Ва» в Коми (подзона северной тайги). В каждом пункте закладывались постоянные пробные площади в наиболее распространенных и типичных для региона условиях произрастания ели. Всего было заложено около 40 постоянных пробных площадей и столько же временных. На пробных площадях проводились бурение стволов у шейки корня для анализа возрастных структур и динамических характеристик древостоев, определение состояния деревьев по расширенной шкале «Санитарных правил в лесах Российской Федерации» (1992) и количества сухостойных экземпляров, учет древесного отпада по стадиям разложения (Стороженко, 1990; Шорохова и др., 1999), параметров поражения древостоев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса с определением характеристик и возбудителей гнилей, в том числе объемов гнилей. По линейным параметрам деревьев вычисляли запасы стволовой древесины в пересчете на 1 гектар, объемы древесного отпада по стадиям разложения. Объемы депонированного углерода вычисляли по конверсионным отношениям для древесины хвойных пород (стволы + ветви + пни и корни + хвоя) – средняя величина 0,363±0,015 (Уткин и др., 2001). Для определения объемов и динамики стока С рассчитывали биомассу древесных остатков и сухостоя для разных периодов их образования и динамику общего стока за длительный ретроспективный период по разработанной ранее методике (Стороженко, 2002).

Все расчеты велись для древостоев конкретных пробных площадей, которые тем не менее отражают средние показатели структур

и древесного отпада коренных разновозрастных ельников изучаемых регионов, имеющих естественные величины объемов валежа. В табл. 1 приведены значения средних квадратических отклонений и ошибки средних для запасов древостоев и древесного отпада 1–5-й стадий разложения лесов упомянутых регионов (при малой выборке). При этом следует представлять себе, что динамика накопления древесного отпада в древостоях различных динамических характеристик и различной степени деструкции в результате воздействия всевозможных факторов в одном регионе может быть настолько различной, что величины средних значений и их ошибки не будут информативными, хотя минимальные значения могут соответствовать средним достоверным величинам. Очень показательными в этом отношении являются ельники Центрально-лесного биосферного заповедника, в которых периодически проходят ветровалы и буреломы различной интенсивности, и разброс значений объемов древесного отпада в еловых выделах в зависимости от степени их сохранности огромен. Поэтому в настоящей статье мы не распространяем полученные выводы на все ельники изучаемых регионов, но, повторимся, рассматриваем древостои средних характеристик естественных величин древесного отпада.

Одновременно можно отметить, что приведенные в таблицах и тексте настоящего сообщения характеристики коренных лесов еловых формаций отвечают всем перечисленным в нашем вышеприведенном сообщении (Теоретические исследования, с. 9) условиям устойчивых лесных сообществ и являются, на наш взгляд, эталонами естественно развивающихся девственных лесов.

В дальнейшей работе при составлении таблиц древесного отпада будет привлечено значительно большее количество учетных единиц и проведена более глубокая статобработка материала.

Результаты исследований

Для изучения динамики накопления и разложения древесного отпада коренных ельников нами отбирались только не затронутые катастрофическими факторами разрушения девственные древостои.

Общим для ельников всех изученных регионов является характер усыхания деревьев и обеспеченность естественным возобновлением. Факторами отпада в таких древостоях являются естественное изреживание в результате отмирания деревьев различных поколений, конкурентные отношения, осложняющиеся колебаниями гидрометеоусловий, поражение грибными возбудителями, вызывающими гнили стволов и корней.

По нашим данным, более 85% деревьев валежа в таких лесах имеют гнили стволов и корней, которые в большинстве случаев являются причиной их усыхания или вывала. Усохшие деревья распределены по площади древостоев, как правило, диффузно, отдельными деревьями или мелкими группами.

Таблица 1

Статистики средних показателей запасов древостоев и древесного отпада для коренных ельников тайги

Зона растительности	Статистики запасов древостоев		Статистики запасов отпада	
	$\bar{x}$	$M_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$M_{\bar{x}}$
Граница зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги (Центрально-лесной биосферный заповедник)	423	57	98	12
Подзона южной тайги (резерват «Кологривский лес»)	400	16	126	13
Подзона средней тайги (резерват «Вепсский лес»)	354	15	81	2
Подзона северной тайги (Карелия, Архангельская обл., Коми)	176	12	47	3

В Центрально-лесном биосферном заповеднике отобраны пробные площади, заложенные в оптимальных для произрастания ели условиях: дренированные ельники кисличные, кислично-черничные и черничные наивысших бонитетов, имеющие в составе до 9 единиц ели. Все они абсолютно разновозрастные (до 6 возрастных поколений), близки к климаксовым характеристикам. В подлеске – рябина, шиповник иглистый, жимолость, липа, клен остролистный, осина; в покрове – кислица, черника, седмичник, ожика волосистая, зеленые мхи, папоротники.

Ельники резервата «Кологривский лес» – типичные южно-таежные сообщества, тяготеющие к восточным регионам Русской равнины, имеющие в составе основного полога и подроста пихту и 1–2 единицы лиственных пород (береза, липа, осина). Наиболее представленными здесь являются ельники кисличные и кислично-щитовниковые на водоразделах и ровных склонах. Отобраны для анализа абсолютно разновозрастные древостои, в основном климаксовые и близкие к ним структуры. Возрастной ряд этих лесов на 1–2 поколения больше, чем ельников Центрально-лесного заповедника. В подлеске преобладают рябина, липа, малина, жимолость

лесная, черемуха, шиповник иглистый; в покрове – кислица, голокучник, майник, линнея, папоротники: щитовник австрийский, кочедыжник женский, орляк.

Наиболее типичные для средней тайги коренные ельники резервата «Вепсский лес» и национального парка «Водлозерский» представлены свежими черничниками на дренированных местоположениях III бонитета и чернично-сфагновыми древостоями IV бонитета на выровненных участках. Менее представлены ельники майниково-черничные II бонитета с присутствием кислицы в покрове. Примесь лиственных пород составляет 1–2 единицы. В подлеске преобладают рябина, ива козья, в покрове – черника, брусника, мхи, майник, вейник, голокучник; в более влажных условиях – сфагнум, кукушкин лен, багульник.

Коренные ельники северной тайги различаются по величине возрастного ряда в зависимости от долготы региона обследования. В западных регионах возраст деревьев первого поколения достигает 360 лет, в восточных (предгорья Урала) – не превышает 240 лет. В составе пород кроме основной породы присутствуют 1–2 единицы березы, в западных регионах – сосна, в восточных – пихта, кедр, лиственница. Наиболее представленными типами леса можно признать ельники чернично-морошковые, чернично-багульниковые, чернично-брусничные, чернично-мшистые. Примесь березы может достигать 4 единиц. В подлеске – береза, можжевельник, шиповник иглистый, иногда ива козья. В покрове – черника, брусника, голубика, багульник, мхи, морошка, лишайники. Бонитет – IV–V. Северные ельники менее подвержены влиянию факторов разрушения и имеют в составе больше древостоев климаксовых и близких к ним структур.

Древесный отпад складывается из стоящих в древостое деревьев сухостоя и стволов валежа разных стадий разложения. Запас сухостоя и валежа по стадиям разложения, запас древостоя и некоторые характеристики биогеоценозов на пробных площадях приводятся в табл. 2.

Запасы углерода, рассчитанные по конверсионным отношениям, как это принято, определяются для древесной биомассы фитоценоза, не затронутой деструктивными процессами, то есть для запасов древостоя, исключая запасы сухостоя и объемы гнилей растущих деревьев. Живая древесина содержит весь объем биомассы и весь объем углерода, который и рассчитывается по конверсионным отношениям. Та часть биомассы фитоценоза, которая по разным причинам отмерла, сразу вовлекается в процессы разложения, сопровождающиеся высвобождением из нее продуктов ксилолиза, в том числе CO_2. Поэтому любой фрагмент древесного отпада, вовлеченный в процессы

Таблица 2

Характеристика древостоев, запасы древесины, объемы гнилей, сухостоя и валежа ($м^3 \cdot га^{-1}$, числитель) и запасы углерода ($тСм^{-3}$, знаменатель) коренных разновозрастных ельников различных зон растительности на Русской равнине

№ п/п	Характеристика древостоя				Характеристика древесного отпада								Проценты запасов валежа от древостоев
	Состав, тип леса, полнота, бонитет, средний возраст	Фаза дина-мики	Запас	Объем гнилей	Сухо-стой	Валеж	В том числе по стадиям разложения, $м^3/га^{-1}$						
							1-я	2-я	3-я	Сумма 1–3-й	4-я	5-я	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Граница зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги. Центрально-лесной биосферный заповедник													
1	8Е1Ос1Б; кисл., 0,7; 1; 132	Кл	463 168,1	5 1,8	13,5 4,9	136 49,4	5 1,8	23 8,3	51 18,5	79 28,6	29 10,5	28 10,3	29,3
2	9Е1Б+Ос; кисл.-черн.; 0,8; 1; 156	Кл	554 201,1	5 1,8	16,1 5,8	177 64,3	17 6,2	26 9,5	45 16,3	88 32,0	59 21,4	30 10,9	31,9
3	9Е1Б+Ос; черн.; 0,7; 1; 158	Кл	345 125,2	5 1,8	37,2 13,5	86 31,3	30 10,9	20 7,3	6 2,2	56 20,4	22 8,0	8 2,9	24,9
Подзона южной тайги. Резерват «Кологривский лес»													
4	8Е1Б1Лп+Пх; кисл.; 0,8; 1; 139	Дм- дг	344 124,9	6 2,2	23,0 8,3	100 36,3	2 0,7	39 14,2	17 6,2	58 21,1	18 6,5	24 8,7	30,0
5	8Е2Б+Пх,Лп; кисл.-щит.; 0,8;1; 122	Кл	355 128,9	5 1,8	28,0 10,2	156 56,6	3 1,1	26 9,4	18 6,5	47 17,0	26 9,5	83 30,1	44,0
6	8Е1Б1Пх; кисл.-черн.; 0,7; 1; 134	Дм	320 116,2	4 1,5	22,4 8,1	134 48,6	13 4,7	44 16,0	8 2,9	65 23,6	25 9,1	44 16,0	41,8
Подзона средней тайги. Резерват «Вепсский лес» (7–9), национальный парк «Водлозерский (10)													
7	10Е+Ос; майн.-черн.; 0,8; П; 121	Дм	391 141,9	1 0,4	20,4 7,4	82 29,4	31 11,3	13 4,7	34 12,3	78 28,3	4 1,5	–	20,9
8	9Е1Б+Ос; черн.; 0,8; Ш; 157	Дм	380 137,9	1 0,4	14,5 5,3	75 27,2	7 2,5	28 10,2	7 2,5	42 15,2	10 3,6	23 8,3	19,7

9	10Е+Б; черн.-сф; 0,7; IV; 158.	Дм	355 128,9	1 0,4	13,8 5,0	76 27,6	7 2,5	25 9,1	13 4,7	45 16,3	20 7,7	11 4,0	21,4
10	9У1С+Б; черн.-мш; 0,7; IV; 163.	Кл	240 8 7,1	2 0,7	12,0 4,4	48 17,4	3 1,1	20 7,3	6 2,2	29 10,5	10 3,6	9 3,3	20,0
Подзона северной тайги. Национальный парк «Паанаярви» (11), Мурманская обл. (12), Архангельская обл. (13), национальный парк «Югыд-Ва», Коми (14)													
11	8Е1Б1С; черн.-мш; 0,6; V; 176.	Кл	155 56,3	1 0,4	3,7 1,3	50 18,1	–	18 6,5	20 7,3	38 13,8	4 1,5	8 2,9	32,3
12	8Е2Б+С; черн.-морош.; 0,6; V; 170	Кл	172 62,4	1 0,4	1,0 0,4	47 17,1	1 0,4	17 6,2	15 5,4	33 12,0	7 2,5	7 2,5	27,3
13	9Е1Б+С; черн.-мш; 0,5; IV; 220	Кл	168 61,0	2 0,7	5,8 2,1	45 16,3	2 0,7	12 4,3	11 4,0	25 9,0	10 3,6	10 3,6	26,7
14	8Е2Б+К,Пх; черн.-мш; 0,6; IV; 144	Кл	220 79,9	1 0,4	4,2 1,5	43 1 5,6	2 0,7	13 4,7	13 4,7	28 10,1	7 2,5	8 2,9	19,5

Обозначения. Типы леса: кисл. – кисличник; черн. – черничник; майн. – майниковый; морош. – морошковый; мш – мшистый; сф – сфагновый. Фазы динамики древостоев: Кл – климаксовый; Дм – демутационный; Дг – дигрессивный.

разложения, будет содержать углерода меньше той величины, которая рассчитывается по конверсионным отношениям. В этом случае важным является представить динамику разложения древесных остатков и динамику выделения углерода на протяжении всего периода разложения.

Те величины запасов углерода древесного отпада, которые приведены в таблице, соответствуют только факту и количеству древесного отпада, но отнюдь не отражают процесс его разложения.

Процесы разложения древесного отпада в последнее время являются объектом повышенного внимания в связи с актуализацией проблем изучения углеродных потоков в биологических, в том числе лесных, экосистемах.

Некоторые сведения о величине отпада в коренных лесах приводятся в работах L. Karjalainen и T. Kuulivainen (1999), Е. В. Шороховой, А. А. Шорохова (1999), М. Е. Тарасова (1999) и некоторых др. Наши исследования по изучению древесного отпада начаты в 1988 году (Стороженко, 1990).

Большое внимание исследователей привлекают вопросы датировки процесса разложения древесного отпада в его динамике. Изучением этих процессов в естественных условиях занимались многие авторы: П. Ф. Еленев (1923), С. И. Ванин (1931), В. Я. Частухин (1948), Н. Т. Картавенко, Б. П. Колесников (1962), И. М. Вересова (1968), В. А. Мухин (1990), Е. В. Скворцова и др. (1983), В. А. Соловьев (1992), O. N. Krankina, M. E. Harmon (1995), А. А. Шорохов, Е. В. Шорохова (1999), М. Е. Тарасов (1999), Стороженко и др. (1992), В. Г. Стороженко (1990, 2000, 2001, 2002) и др.

Нами разработана шкала разложения валежа для ельников южной тайги, включающая 5 стадий (Стороженко, 1990). Время между 3-й и 4-й стадиями разложения можно рассматривать как период почти полного окончания процесса деструкции древесины в естественных условиях и перехода ее в другое качество. Некоторые характеристики которого описаны в работах В. Я. Частухина, но, на наш взгляд, еще не полностью освещены. Существуют шкалы, разработанные другими авторами (Шорохова, Шорохов, 1999; Тарасов, 1999 и др.). Таким образом, важным при попытках расчета массы продуктов ксилолиза является определение периода, в течение которого древесина превращается в бурую гниль и выделение CO_2 почти прекращается (именно поэтому в табл. 1 приводится сумма объемов валежа 1–3-й стадий разложения). Здесь следует отметить важное обстоятельство: гниль 3-й стадии может быть различной по типу – волокнистой, коррозионной, деструктивной. Время и харктеристики

процесса трансформации этих гнилей в бурую гниль еще далеко не полностью изучены, но несомненно то, что это время составляет существенную величину.

Динамика разложения древесного отпада в естественных природных экотопах тесно связана с рядом условий, определяющих длительность этого разложения. К числу таких условий относятся, например, размер древесных остатков и отношение их к определенной группе пород – твердо- или мягколиственным, положение их относительно земли, что во многом определяет температурный и влажностный режимы процесса разложения, зона растительности, лесоводственные характеристики древостоя и т. д.

Период разложения древесины до 3-й стадии у разных авторов определяется по-разному. Мы определяем его в 30–40 лет для древостоев зоны смешаннных лесов, южной и средней тайги и стволов со средним диаметром около 30 см. Близкие данные приводят Е. А. Шорохова и А. А. Шорохов (1999). На наш взгляд, значительно (в два, а для некоторых диаметров в три раза) завышены показатели у М. Тарасова (1999). Наши сведения основаны на учете древесного отпада, точно датированного по времени его образования, данные Е. А. и А. А. Шороховых – на опытах по потере веса датированной древесиной, взятой в естественных условиях, которые подтверждают и наши выводы.

Таким образом, для древостоев ели приведенных зон растительности приблизительно можно определить следующие периоды длительности разложения древесного отпада со средним диаметром 30 см до 3-й стадии гнили: для северной подзоны зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги – 30 (35) лет; для подзоны средней тайги – 35 (40) лет; для подзоны северной тайги – 45 (50) лет. Понятно, что стволы малых диаметров разлагаются быстрее, чем больших. Существенную поправку в длительность разложения стволов вносит положение их в древостое. Известно, что стволы сухостоя могут находиться в составе древостоя (не падая на землю) длительное время, иногда до 10–15 лет, из-за чего значительно увеличивается общий период их разложения. По данным В. А. Мухина (1993), ветви и вершины стволов разлагаются за 11–15 лет. По А. А. Молчанову (1947), стволы сосны северной тайги диаметром до 16 см разлагаются полностью за 15 лет, до 24 см – за 40–45 лет.

Сам процесс ксилолиза для любых фракций древесного отпада неравномерен во времени. В естественных условиях интенсивность протекания его от начала разложения фрагмента до полного разложения описан весьма скудно. По некоторым данным, процесс ксилолиза можно аппроксимировать кривой нормального распределения

(Кузнецов, 1998; Тарасов, 1999). Интенсивность процесса разложения древесного отпада дереворазрушающими грибами нарастает постепенно, по мере освоения ими массива древесины, и также постепенно затухает, по мере использования субстрата.

Имея распределение древесного отпада по стадиям разложения, годам его образования и период разложения по среднему модельному дереву, можно рассчитать динамику поступления углерода за весь период разложения всего объема древесного отпада, который можно зафиксировать на период его учета в любом участке леса.

Очевидно, что разделение процесса разложения каждого фрагмента древесного отпада на определенные периоды весьма условно, но суммарные величины массы углерода, полученные от сложения дискретных объемов по годам, будут, на наш взгляд, близки к фактическим с некоторым увеличением ошибки в сторону занижения результата по мере углубления в ретроспективу учета древесных остатков, так как стволы небольших диаметров, разлагаясь, не входят в учеты отпада 3–5-й стадий разложения.

В табл. 3 приведены рассчеты массы углерода, выделяющегося при разложении всего объема древесного отпада, учтенного в древостоях некоторых пробных площадей (табл. 2). Для первой пробной площади (граница зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги, Центрально-лесной биосферный заповедник) мы приводим полный расчет выделения углерода при разложении древесных остатков разных стадий. Для пробных площадей 4, 7 и 11 по тем же методикам рассчитаны суммарные значения выделения углерода.

Погодичные объемы выделения углерода при разложении древесного отпада для каждой стадии разложения рассчитываются по следующей формуле:

$V_i = [(V_C \cdot 2^{-1}) \cdot N_A^{-1}] \cdot (7,5)^{-1} \cdot (n_1 + n_2 +...+. n_i(-N_A \cdot 2^{-1}) + n_1 + n_2 +...+n_i)$,

где V_i– погодичное выделение углерода; V_C – объем углерода от объема древесного отпада каждой стадии разложения; N_A – число лет периода разложения древесного отпада для определенной зоны (подзоны) растительности; $n_1, n_2 ... n_i$ – каждый из годов периода разложения древесного отпада от среднего значения ($N_A \cdot 2^{-1}$).

Шкала периода разложения всего древесного отпада ели, отмеченного на пробной площади в пересчете на 1 гектар в зависимости от зоны растительности, может вмещать в себя от настоящего периода, обозначенного 0, до 65 лет в ретроспективу (–) и до 40 лет в перспективу (+).

Таблица 3

Динамика выделения углерода при разложении древесного отпада в древостоях пробных площадей 1, 4, 7, 11 (тСм$^{-3}$)

Годы	Объемы выделения углерода по стадиям разложения древесного отпада для Центрально-лесного заповедника (пр. пл. 1)					Суммарная величина по годам для пробных площадей:			
	1+ сух.	2	3	4	5	1	4	7	11
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
64	–	–	–	–	–	–	–	–	0,006
63	–	–	–	–	–	–	–	–	0,012
62	–	–	–	–	–	–	–	–	0,018
61	–	–	–	–	–	–	–	–	0,024
60	–	–	–	–	–	–	–	–	0,031
59	–	–	–	–	–	–	–	–	0,037
58	–	–	–	–	–	–	–	–	0,043
57	–	–	–	–	–	–		–	0,049
56	–	–	–	–	–	–	0	–	0,055
55	–	–	–	–	–	–	0,028	–	0,062
54	–	–	–	–	–	–	0,056		0,074
53	–	–	–	–	–	–	0,084		0,086
52	–	–	–	–	–	–	0,112		0,098
51	–	–	–	–	–	–	0,14	0	0,110
50	–	–	–	–	0	0	0,168	0,004	0,124
49	–	–	–	–	0,044	0,044	0,196	0,008	0,136
48	–	–	–	–	0,088	0,088	0,224	0,012	0,148
47	–	–	–	–	0,132	0,132	0,252	0,016	0,160
46	–	–	–	–	0,176	0,176	0,28	0,02	0,172
45	–	–	–	–	0,220	0,220	0,329	0,024	0,187
44	–	–	–	–	0,264	0,264	0,378	0,028	0,185
43	–	–	–	–	0,308	0,308	0,427	0,032	0,185
42	–	–	–	–	0,352	0,352	0,476	0,036	0,185
41	–	–	–	–	0,396	0,396	0,525	0,04	0,185
40	–	–	–	0	0,44	0,44	0,623	0,044	0,179
39	–	–	–	0,044	0,484	0,528	0,616	0,048	0,198
38	–	–	–	0,088	0,528	0,616	0,616	0,052	0,212
37	–	–	–	0,132	0,572	0,704	0,609	0,056	0,225
36	–	–	–	0,176	0,616	0,792	0,602	0,096	0,239
35	–	–	–	0,220	0,66	0,88	0,595	0,136	0,254
34	–	–	–	0,264	0,616	0,88	0,608	0,176	0,253
33	–	–	–	0,308	0,572	0,88	0,622	0,216	0,254
32	–	–	–	0,352	0,528	0,88	0,636	0,248	0,256
31	–	–	–	0,396	0,484	0,88	0,65	0,28	0,257
30	–	–	0	0,44	0,44	0,88	0,664	0,3312	0,259
29	–	–	0,081	0,484	0,396	0,961	0,678	0,344	0,258

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
28	–	–	0,182	0,528	0,352	1,062	0,65	0,376	0,260
27	–	–	0,243	0,572	0,308	1,123	0,622	0,408	0,261
26	–	–	0,324	0,616	0,264	1,204	0,594	0,44	0,263
25	–	–	0,405	0,66	0,220	1,285	0,566	0,472	0,264
24	–	–	0,486	0,616	0,176	1,278	0,537	0,504	0,271
23	–	–	0,567	0,572	0,132	1,271	0,509	0,536	0,278
22	–	–	0,648	0,528	0,088	1,26	0,481	0,568	0,286
21	–	–	0,729	0,484	0,044	1,257	0,481	0,6	0,293
20	–	–	0,81	0,44	0	1,25	0,481	0,632	0,3
19	–	–	0,891	0,396	–	1,287	0,481	0,664	0,296
18	–	–	0,972	0,352	–	1,324	0,481	0,637	0,293
17	–	–	1,053	0,308	–	1,361	0,488	0,61	0,286
16	–	–	1,134	0,264	–	1,398	0,495	0,583	0,282
15		0	1,215	0,220	–	1,435	0,502	0,556	0,277
14	–	0,035	1,134	0,176	–	1,345	0,509	0,533	0,279
13	–	0,07	1,053	0,132	–	1,255	0,516	0,51	0,280
12	–	0,105	0,972	0,088	–	1,165	0,523	0,487	0,282
11	–	0,14	0,891	0,044	–	1,075	0,552	0,464	0,283
10	–	0,175	0,81	0	–	0,985	0,58	0,441	0,285
9	–	0,21	0,729	–	–	0,939	0,608	0,418	0,286
8	–	0,245	0,648	–	–	0,893	0,636	0,395	0,288
7	–	0,28	0,567	–	–	0,847	0,664	0,372	0,289
6	–	0,315	0,486	–	–	0,801	0,692	0,349	0,291
5	–	0,35	0,405	–	–	0,735	0,72	0,326	0,292
4	–	0,385	0,324	–	–	0,709	0,748	0,303	0,294
3	–	0,42	0,243	–	–	0,663	0,776	0,280	0,295
2	–	0,455	0,162	–	–	0,617	0,804	0,257	0,297
1 –	–	0,49	0,081	–	–	0,571	0,833	0,235	0,298
0	0	0,525	0	–	–	0,525	0,815	0,277	0,3
1 +	0,02	0,49	–	–	–	0,518	0,797	0,32	0,287
2	0,056	0,455	–	–	–	0,511	0,779	0,363	0,274
3	0,084	0,42	–	–	–	0,504	0,761	0,406	0,261
4	0,112	0,385	–	–	–	0,497	0,743	0,449	0,248
5	0,14	0,35	–	–	–	0,49	0,725	0,492	0,235
6	0,168	0,315	–	–	–	0,483	0,707	0,535	0,222
7	0,196	0,28	–	–	–	0,476	0,689	0,578	0,209
8	0,224	0,245	–	–	–	0,469	0,671	0,621	0,196
9	0,252	0,21	–	–	–	0,462	0,653	0,664	0,183
10	0,28	0,175	–	–	–	0,455	0,635	0,707	0,170
11	0,308	0,14	–	–	–	0,448	0,617	0,75	0,157
12	0,336	0,105	–	–	–	0,441	0,599	0,793	0,144
13	0,364	0,07	–	–	–	0,434	0,581	0,836	0,131
14	0,392	0,035	–	–	–	0,427	0,563	0,879	0,118

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
15	0,42	0	–	–	–	0,42	0,545	0,922	0,105
16	0,392	–	–	–	–	0,392	0,527	0,965	0,092
17	0,364	–	–	–	–	0,364	0,496	1,008	0,079
18	0,336	–	–	–	–	0,336	0,465	0,952	0,066
19	0,308	–	–	–	–	0,308	0,434	0,896	0,053
20	0,28	–	–	–	–	0,28	0,403	0,84	0,040
21	0,252	–	–	–	–	0,252	0,372	0,784	0,038
22	0,224	–	–	–	–	0,224	0,341	0,728	0,036
23	0,196	–	–	–	–	0,196	0,310	0,672	0,034
24	0,168	–	–	–	–	0,168	0,279	0,616	0,032
25	0,14	–	–	–	–	0,14	0,248	0,56	0,03
26	0,112	–	–	–	–	0,112	0,217	0,504	0,028
27	0,084	–	–	–	–	0,084	0,186	0,448	0,026
28	0,056	–	–	–	–	0,056	0,155	0,392	0,024
29	0,028	–	–	–	–	0,028	0,124	0,336	0,022
30	0	–	–	–	–	0	0,093	0,28	0,02
31	–	–	–	–	–	–	0,062	0,224	0,018
33	–	–	–	–	–	–	0,031	0,168	0,016
34	–	–	–	–	–	–	0	0,112	0,014
35	–	–	–	–	–	–		0,056	0,012
36	–	–	–	–	–	–		0	0,10
37									0,008
38									0,006
39									0,004
40									0,002

Суммы погодичных значений объемов углерода, полученных от погодичных значений объемов древесного отпада, отражают динамику выделения углерода за весь возможный период учета древесного отпада в древостоях принятых пробных площадей (графы 7–10 табл. 3). Те значения объемов углерода, которые приводятся на будущий период (от 0 + и ниже), естественно, рассчитаны из объемов только существующего на данный период древесного отпада и будут дополняться объемами древесного отпада последующих годов.

Одновременно с этим следует отметить, что с углублением в ретроспективу ошибка реальных значений объемов выделившегося углерода будет увеличиваться в область их уменьшения, поскольку из учетов будут уходить разложившиеся стволы древесного отпада все более крупных диаметров.

В качестве иллюстрации можно привести данные учетов древесного отпада на пробной площади, заложенной в абсолютно разновозрастном древостое, где в 1969 году, то есть 33 года назад, прошел сплошной

вывал деревьев. На день учета от всего количества деревьев разных диаметров сохранились стволы диаметром от 24 до 46 см. Все они от 3,5 до 5-й стадии разложения и прослеживаются от 2/3 до 1/2 длины ствола, верхние части стволов уже не фиксируются. Плодовых тел трутовиков нет, древесина разложена до 3-й стадии, процесс ксилолиза подходит к заключительной фазе. На месте вывала сформировался условно-одновозрастный еловый древостой.

В табл. 4 также в качестве примера приводится распределение древесного отпада по диаметрам и стадиям разложения в разновозрастном древостое пробной площади 1. Как видим, в любой стадии разложения присутствуют стволы любых диаметров.

Таблица 4

Распределение стволов древесного отпада по стадиям разложения и диаметрам в древостое пробной площади 1 ($м^3га^{-1}$/%)

Стадии разложения	Группы диаметров стволов древесного отпада, см						Объемы валежа, $м^3га^{-1}$/%
	До 16	17–24	25–32	33–40	41–48	49–56 и более	
1-я	–	–	–	–	4,7 / 3,6	–	4,7 / 3,6
2-я	1,6 / 1,2	1,7 / 1,3	8,8 / 6,4	5,8 / 4,3	4,7 / 3,6	6,5 / 4,8	29,2 / 21,6
3-я	0,9 / 0,7	6,2 / 4,6	8,8 / 6,5	20,6 / 15,2	7,8 / 5,7	–	44,4 / 32,7
4-я	0,9 / 0,7	2,2 / 1,6	3,2 / 2,3	18,9 / 13,9	3,9 / 2,9	11,5 / 8,4	40,7 / 29,8
5-я	0,8 / 0,6	1,7 / 1,2	5,1 / 3,7	9,3 / 6,8	–	–	16,9 / 12,3
Всего, $м^3га^{-1}$/ %	4,3 / 3,2	11,0 / 8,7	24,9 / 19,1	54,6 / 40,2	21,2 / 15,6	18,0 / 13,2	136,0 / 100

Здесь же следует оговориться, что при измерении диаметров стволов древесного отпада 4-й и 5-й стадии разложения также неизбежна некоторая ошибка из-за частичной потери формы стволов в результате обрастания их поверхности растениями напочвенного покрова и деструкции древесины.

Возвращаясь к табл. 3, можно видеть, что в каждой колонке рассчитанных суммарных значений объемов выделяемого углерода для всех объектов исследований (древостои определенных пробных площадей) выделяется временной период, когда эти значения имеют колебания вокруг средней величины, не опускаясь ниже определенного предела. Так как существуют конечные и начальные периоды отсчета значений величины, то существуют и области возрастания и убывания до нулевых величин.

В табл. 5 приводятся значения средних погодичных объемов углерода и их статистики за периоды, когда фактические значения массы выделяемого углерода выходят из зон возрастания и убывания от нулевых отметок.

Таблица 5

Средние величины погодичной массы углерода, выделяющегося при разложении древесного отпада в древостоях пробных площадей, и их статистики (тСм$^{-3}$га$^{-1}$)

№ пробной площади	Среднее погодичное значение массы С, х	Период расчета средних значений, лет	σ	$м_х$
1	0,983	41	0,272	0,042
4	0,604	50	0,083	0,012
7	0,542	43	0,192	0,029
11	0,291	32	0,016	0,003

Погодичные колебания значений массы углерода здесь связаны только с различной суммарной массой древесного отпада разных стадий разложения. При этом надо учитывать, что фактические погодичные значения массы углерода будут отличаться от вычисленных в большую сторону, поскольку, как упоминалось выше, в учеты не вошла часть разложившегося древесного отпада, имевшего диаметры меньше, чем стволы, вошедшие в 4-ю и 5-ю стадии.

Наглядно видно, что от зоны смешанных лесов к подзоне северной тайги средние величины массы выделяемого при разложении древесного отпада углерода уменьшаются. Понятно, что это происходит из-за общего снижения объемов древесного отпада по мере снижения производительности древостоев и абсолютных величин валежа в них. Относительные величины объемов древесного отпада, представляющие собой отношения объемов древесного отпада к запасам древостоев (см. табл. 2) и соответственно выделяемого при его разложении углерода, соизмеримы во всех зонах растительности. Колебание этих величин зависит только от фазы динамики древостоев.

Таким образом, можно предположить, что в лесах естественного происхождения, развивающихся эволюционным путем и не подверженных каким-либо стрессовым ситуациям, влияющим на резкое увеличение объемов древесного отпада, погодичные величины массы выделяемого при его разложении углерода будут близки к приведенным в табл. 5. Эти значения были бы более точными, если бы удалось восстановить объемы разложившегося древесного отпада в ретроспективе от 10 и более лет.

Принимая во внимание то, что значительная часть лесов таежной зоны Русской равнины может удовлетворять этим условиям или иметь близкие характеристики, можно рассчитать (с определенной ошибкой) и массовые значения выделяемого углерода по зонам растительности. Основная трудность при этом заключается в определении площадей таких лесов.

В естественных условиях формирования разновозрастных еловых лесов отпад деревьев из состава древостоя и, следовательно, накопление валежа определяются закономерностями эволюционного развития биогеоценоза, балансовыми процессами накопления и утилизации биомассы и связаны с рядом лесоводственных и патологических факторов, в том числе и с грибным поражением деревьев. Для коренных древостоев принятых зон растительности рассчитаны средние показатели состояния с распределением деревьев по категориям состояния (табл. 6)

Таблица 6

Средние показатели состояния абсолютно разновозрастных ельников

Зона растительности	Распределение деревьев по категориям состояния, %						Средний балл состояния
	1	2	3	4	5	6	
Граница зоны смешанных лесов и южной тайги	53	30	11	1	Ед.	5	1,8
Южная тайга	59	25	7	2	Ед.	7	1,8
Средняя тайга	50	23	15	2	1	9	2,1
Северная тайга:							
Карелия	44	35	11	1	Ед.	9	2,0
Архангельская обл.	38	37	14	5	Ед.	6	2,1
Коми	55	28	13	1	Ед.	3	1,7

Обозначения. 1 – здоровые; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – свежий сухостой; 6 – старый сухостой. Ошибка средней – в пределах 10%.

Процессы отпада в общем для всех зон растительности протекают приблизительно с одинаковой интенсивностью и показатели состояния древостоев близки. Именно поэтому относительные величины древесного отпада в разновозрастных ельниках различных зон растительности сопоставимы.

Ближайшей задачей является определение более статистически обоснованных величин древесного отпада по зонам растительности и фазам динамики древостоев.

Заключение

Подводя итог проведенным исследованиям, можно сформулировать следующие выводы.

1. Древесный отпад в коренных девственных, близких к климаксовым лесах, не подверженных разрушительным воздействиям, составляет в среднем 27,5 ± 1,9 % от сырорастущего леса.

2. Абсолютные величины объемов древесного отпада уменьшаются от зоны смешанных лесов к северным границам подзоны северной тайги в соответствии с общим снижением запасов древостоев. Однако относительные величины древесного отпада во всех подзонах соизмеримы, и их значения зависят лишь от фазы динамики самих древостоев. Это говорит о том, что процессы накопления и разложения биомассы в коренных лесах независимо от зоны растительности сбалансированы в определенных, близких к вычисленным соотношениях.

3. Средние погодичные значения массы углерода, выделяющегося при разложении древесного отпада различных стадий разложения, в разновозрастных коренных ельниках уменьшаются от северной подзоны зоны смешанных лесов к подзоне северной тайги более чем в 3 раза.

4. Показатели ослабления древостоев разновозрастных ельников, близких к климаксовым структурам, сопоставимы по зонам растительности, что определяет и сопоставимые суммарные величины валежа разных стадий разложения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ по проектам № 03-04-48363 и № 03-04-63028.

ЛИТЕРАТУРА

Ванин С. И. Гниль дерева, ее причины и меры борьбы. М.; Л., 1931. 160 с.

Вересова И. М. Исследования микофлоры измельченной древесины в естественных условиях // Науч. труды ЛТА. 1968. № 10. С. 35.

Воропанов П. В. Таблицы древесного отпада насаждений основных лесообразующих прод СССР. М., 1973. 110 с.

Еленев П. Ф. Попытки дифференциации различных растительных остатков в связи с их микофлорой // Тр. секции микологии и фитопатологии Русского ботанического сада. 1923. Т. 1. С. 81–100.

Картавенко Н. Т., Колесников Б. П. К вопросу о скорости разложения порубочных остатков на сплошных вырубках // Тр. ин-та биологии Ур. фил. АН СССР. 1962. Вып. 28. С. 23.

Кузнецов Л. М. Дыхательный газообмен древесного детрита в таежном лесу: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 19 с.

Молчанов А. А. Быстрота разложения соснового и елового отпада // Вест. АН СССР. 1947. Вып. 56. № 8. С. 869–872.

Мухин В. А. Экологические закономерности формирования и структура биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 1990. 32 с.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 231 с.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М., 1992. 20 с.

Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровала. М., 1983. 187 с.

Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М., 1992. С. 140–171.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г. Структура грибных дереворазрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 224–251.

Стороженко В. Г. Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон // Лесоведение. 2001. № 1. С. 49–53.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауты коренных лесов Русской равнины. М., 2002. 156 с.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М., 1992. 220 с.

Тарасов М. Е. Роль крупного древесного детрита в балансе углерода лесных экосистем Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 21 с.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.; Л., 1952. 853 с

Уткин А. И., Замолодчиков Д. Г., Честных О. В. и др. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. 2001. № 5. С. 8–23.

Частухин В. Я. Распад растительных остатков в еловых лесах // Биология почв. 1948. Вып. 1. С. 13–91.

Швиденко А. З., Веневский В. С., Нильссон С. Обобщенная оценка прироста и отпада в лесах России // Труды VII ежегодной конф. МАИБЛ. М., 1997. С. 191–197.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. СПб., 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Шорохова Е. В., Соловьев В. А. Динамика углерода древостоев коренных ельников средней тайги (резерват «Вепсский лес») // Лесоведение. 2002. № 1. С. 10–17.

Karjalainen L, Kuuluvainen T. Amount, quality and variability of course woody debris within pine-dominated forest landscape // Abstract of Nordic Symposium «Ecology Course Wood Debris in Boreal Forests». Umta, 1999. P. 12.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in Northwestern Russia boreal forests // Water, Air and Soil Pollution. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Смоляной рак сосны обыкновенной в лесах Беларуси

Н. И. Федоров, В. А. Ярмолович

Смоляной рак сосны является одной из наиболее распространенных и вредоносных болезней в лесах Восточной Европы, в том числе и в сосновых насаждениях России и Беларуси. Вызывается заболевание двумя облигатными паразитами из порядка ржавчинных грибов – *Cronartium flaccidum* Wint. и *Peridermium pini* (Willd.) Lév. et Kleb.

Интерес к изучению смоляного рака сосны проявляется на протяжении более чем векового периода. Отечественными исследователями проведено значительное количество работ по изучению болезни (Керн, 1886; Политаев, 1894; Яницкий 1895; Матулянис, 1897; Конаржевский, 1898; Трошанин, 1929; Власов, 1929; Соловьев, 1929; Ковригин, 1936; Сокановский, 1932; Гусева, 1957; Воронцов, Сергеева, 1958; Федоров, 1964; Федоров и др. 1970; Воронцов 1971; Романовский и др., 1971; Рожков, 1975; Конев, 1979; Чураков, 1983, 1988; Панарина, 1985; Пауль, 1991 и др.). Во многих странах Западной Европы также проводилось и проводится изучение возбудителей смоляного рака (Haak, 1914; Klebahn, 1918; Liese, 1930; True, 1938; Mülder, 1953; Pawsey, 1964; Hiratsuka, 1968, 1969; Van der Kamp, 1968, 1969, 1970; Klingström, 1963; Raddi, Ragazzi, 1982; Martinsson, Nilsson, 1987; Pei, Pawsey, 1990; Moricca, Ragazzi, 1996, 2000; Kaitera, Jalkanen, 1995 и др.).

Несмотря на множество проведенных исследований, до настоящего времени распространенность и вредоносность болезни в целом были изучены недостаточно. Не полностью были выяснены вопросы влияния эколого-лесоводственных показателей на степень поражения сосняков болезнью, особенности патогенеза болезни и биологии ее возбудителей, до сих пор не определен вид ржавчинного гриба, преобладающего в сосняках Восточной Европы, недостаточно обоснованы лесозащитные мероприятия, что и послужило предпосылкой для проведения данной работы.

В лесах Восточной Европы сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) занимает ведущее место. Так, к примеру, в Беларуси леса с господством данной породы произрастают на территории около 3,9 млн га (52,9% покрытой лесом площади) и имеют запас древесины свыше 600 млн м^3. Они занимают разнообразные условия произрастания,

однако основная часть сосновых лесов (67%) произрастает на песчаных почвах недостаточного и неустойчивого увлажнения. Наибольшую площадь имеют молодые (41,5%) и средневозрастные (40,2%) сосняки. Половина общего запаса сосновых древостоев (49,8%) сосредоточена в средневозрастной группе. В целом по Беларуси преобладают сосняки мшистые (40,4%), вересковые (20,2%) и черничные (12,5%).

Распространенность смоляного рака сосны

Среди факторов, оказывающих влияние на лесопатологическое состояние древостоев, фитопатогенные организмы занимают ведущее место. В сосняках Беларуси наиболее часто встречаются следующие болезни, вызываемые патогенными грибами: сосновый вертун (*Melampsora pinitorqua* (d By) Rostr.), обыкновенное шютте (виды рода *Lophodermium*), снежное шютте (*Phacidium infestans* Karst.), пузырчатая ржавчина хвои сосны (виды рода *Coleosporium*), пестрая ситовая гниль корней (виды рода *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), белая заболонная гниль корней (*Armillaria*), пестрая ядровая гниль сосны (*Phellinus pini* (Thore et Fr.) Pil.), а также смоляной рак (*Cronartium flaccidum* и *Peridermium pini*).

В результате выборочного обследования сосняков было установлено (табл. 1), что наибольшую распространенность смоляной рак получил в сосняках подзоны дубово-темнохвойных лесов (28,2%), наименьшее – в подзоне грабовых дубрав (9,4%). Среди зараженных болезнью сосняков (88,3%) преобладают насаждения со слабой степенью поражения (до 5%), что обусловлено интенсивной хозяйственной деятельностью, и только около двух процентов поражено в сильной степени.

Таблица 1

Распространенность смоляного рака в сосняках Беларуси

Лесорастительная подзона	Обследовано, га	Площадь сосняков, в которых отмечено заболевание	
		га	%
I. Дубово-темнохвойных (широколиственно-еловых) лесов	4889	1380	28,2
II. Грабово-дубово-темнохвойных лесов (елово-грабовых дубрав)	3720	685	18,4
III. Широколиственно-сосновых лесов (грабовых дубрав)	3340	315	9,4
Итого	11949	2380	19,9

Встречаемость пораженных болезнью сосняков растет по мере повышения возраста насаждений за счет накопления зараженных деревьев и сухостоя, погибшего от развития серянки. В молодняках I класса возраста, особенно до 10 лет, наблюдается наименьшая степень поражения (до 1%). Одной из причин этого является сложная визуальная диагностика болезни на молодых деревьях.

В условиях республики наименьшей пораженностью характеризовались сосняки, произрастающие в крайних по увлажнению условиях, – как очень сухих (1), так и мокрых (5). С уменьшением плодородия лесных почв постепенно снижается и зараженность смоляным раком. Средняя пораженность сосновых насаждений на высокопродуктивных почвах (I–Iа классы бонитета) при отсутствии хозяйственной деятельности достигает 15%, в насаждениях с низкой продуктивностью (Vа-б классы бонитета) – только 5–9% деревьев.

Низкая полнота насаждений в большинстве случаев указывает на довольно высокую степень пораженности насаждений смоляным раком. Наиболее высокий процент поражения сосняков, составляющий в среднем 24%, зафиксирован при полноте насаждения 0,3–0,4. В сильно разреженных высоковозрастных композициях из деревьев сосны, произрастающих в условиях городской среды, в некоторых случаях болезнью были охвачены все деревья. В смешанных хвойно-лиственных насаждениях с участием сосны только в виде примеси отмечена наименьшая степень поражения смоляным раком (до 3%). Напротив, в чистых по составу сосновых насаждениях зараженность болезнью в среднем превышает 15%-ный уровень. Снижение степени пораженности сосняков серянкой происходит при повышении доли участия в составе других пород – березы, ели, ольхи, осины, однако дуб оказывает наибольшее положительное влияние.

Статистическая обработка экспериментального материала показала, что значения возраста, полноты, состава, бонитета, трофотопа, гигротопа по отдельности не имеют тесной корреляционной связи со степенью пораженности сосняков смоляным раком ($r < 0,5$). Поэтому для оценки выборки и установления формы связи были использованы методы множественной регрессии. В результате анализа была получена следующая формула связи:

$$Y = 0,10 + 0,13\,A - 5,19\,B + 5,70\,A\,B - 11,53\,P^3 + 2,41\,\mathrm{Ln}\,S, \qquad (1)$$

где Y – % пораженных деревьев в насаждении; A – возраст насаждения, лет; B – показатель класса бонитета (табл. 2); P – полнота (0,1–1,0); S – доля участия сосны в составе насаждения (1–10).

Таблица 2

Значения классов бонитета, используемых в формуле 1

Класс бонитета	Ia	I	II	III	IV	V	Va
Значение	0	1	2	3	4	5	6

Уравнение имеет следующие параметры: коэффициент корреляции r = 0,82; критерий Фишера F = 22,7. Анализ остатков уравнения проводился путем сравнения вычисленного критерия Дарбина-Уотсона (d = 1,798) с табличными значениями и подтвердил значимость уравнения. Уравнение показывает среднюю корреляционную зависимость степени поражения насаждения смоляным раком от комплекса факторов: возраста, бонитета, полноты и состава насаждения. Добиться более высокой корреляционной зависимости не удалось в связи с тем, что трудно учесть множество других факторов, влияющих на процесс распространения и развития заболевания в насаждениях, произрастающих в различных экологических условиях.

Вредоносность смоляного рака в сосняках

Анализ модельных деревьев показал, что заражению подвергаются деревья практически всех классов возраста, однако наиболее часто (в 74% случаев) болезнь начинала развиваться на деревьях в возрасте 31–80 лет. Минимальный возраст, в котором происходит заражение, составляет 1–2 года. Максимальный возраст – около 111 лет, вероятно, этот предел обусловлен только лишь верхней границей возраста срубленных моделей. Максимальная продолжительность болезни на момент рубки наших модельных деревьев составила 52 года. На большинстве срубленных моделей размеры раковых язв еще не достигали своего максимального значения. В соответствии со средней скоростью роста раны по периметру ствола были вычислены прогнозные значения продолжительности болезни. Они показали, что при заражении дерева в возрасте 30 и более лет наиболее часто болезнь может развиваться на дереве в течение 20–40 лет. При медленном течении болезни прогнозируемый срок ее развития может достигать 140 лет. По окружности ствола мицелий распространяется в среднем со скоростью 2,3 см в год. Это примерно в 5 раз медленнее, чем рост раны по длине ствола, который в среднем за год составляет 10,6 см (примерно поровну вверх и вниз). Наибольшая скорость роста язвы наблюдается в начальный момент ее развития.

В подавляющем большинстве случаев на пораженных деревьях встречалась одна раковая язва (80%), реже – две (17%). Максимальное

количество язв на стволе, отмеченное нами, – 5, однако часто встречаются деревья, у которых кроме ствола поражены и некоторые ветви в кроне. Большинство раковых ран на обследованных деревьях располагалось в средней части кроны (43%), далее по убыванию: в верхней (25%), нижней (22%) и реже – под кроной (10%). Наибольшее число зараженных деревьев без признаков ослабления обычно имели язву под кроной, либо в нижней части ее, так как в этих частях с момента заражения и до появления видимых признаков ослабления язвой дерева проходит значительный промежуток времени в связи с большим периметром ствола.

Влияние раковой язвы на состояние дерева начинает сказываться при окольцованности ствола более 1/2 его периметра. В категории «ослабленные» таких деревьев большинство. Начиная с категории «сильно ослабленные» и до категории «старый сухостой» преобладают уже деревья с кольцевой язвой. В категорию «сильно ослабленные» преимущественно входят деревья с язвой в верхней части кроны, то есть суховершинные, нижние ветви которых не утратили жизнеспособность; полностью усохшие деревья наиболее часто имеют язву в нижней половине кроны. В целом следует отметить, что значительная доля пораженных смоляным раком деревьев не имеет внешних признаков ослабления. Так, при перечете на пробных площадях к I категории состояния (без признаков ослабления) было отнесено примерно 29% пораженных деревьев. В результате накопления усохших от болезни деревьев их доля также велика (21%). Наименьшее количество в пораженных насаждениях (примерно 3%) имеют деревья, ежегодно отмирающие от смоляного рака.

Анализируя распределение деревьев по диаметру в целом на всех заложенных нами пробных площадях, следует отметить, что пораженные смоляным раком деревья относятся к средним ступеням толщины. Однако при рассмотрении распределения зараженных деревьев по ступеням толщины в каждом отдельно взятом древостое выяснилось, что пораженные деревья несколько превосходят по диаметру основную массу деревьев, но на незначительную величину (до 6%). Значит, облигатные патогены заражают хорошо развитые деревья, но в результате многолетнего развития болезни возраст этих деревьев постепенно снижается.

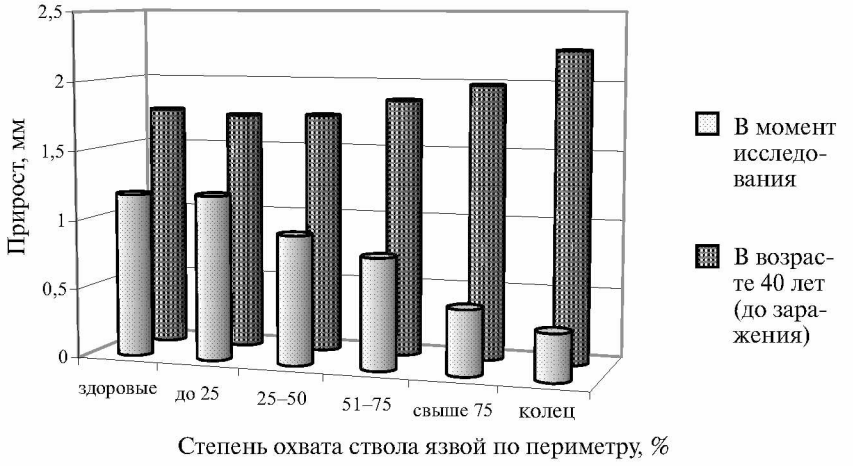
Исследования показали, что развивающаяся на стволе раковая рана влияет на распределение влаги в древесном стволе. Влажность как ядровой древесины, так и заболонной в центре раковой язвы оказалась гораздо ниже по сравнению с древесиной, находящейся за пределами раны. Причем, чем больше была степень охвата ствола язвой,

тем меньшей была влажность древесины. Причина этого заключается в том, что при более полном охвате ствола язвой происходит сильное засмоление заболони в центре поражения болезнью, которое блокирует продвижение влаги. Кроме того, снижение влажности древесины в районе расположения раковой язвы также вызвано потреблением ее мицелием патогена, развивающегося в заболонной древесине ствола и вызывающего разрушение смоляных ходов.

Практически во всех случаях влажность заболони, находящейся выше язвы и имеющей такую же экспозицию на стволе, оказывалась на 5–20% ниже по сравнению с заболонью противоположной стороны ствола. Значительных различий в плотности древесины (при 12%-ной влажности) в центре раковой язвы и за ее пределами нами не отмечено.

Несмотря на значительное влияние смоляного рака на водный режим и ассимиляционные процессы деревьев сосны семена, собранные с пораженных болезнью деревьев, по своим качественным показателям, а также по содержанию в них основных макроэлементов – азота, фосфора и калия – практически не отличались от здоровых, а иногда даже превосходили их.

Под воздействием болезни у зараженных деревьев наблюдается снижение текущего прироста (см. рис.). Во всех обследованных типах леса максимальное падение прироста, в 3–4 раза по сравнению со



Радиальный прирост здоровых и пораженных смоляным раком деревьев сосны

здоровыми деревьями, отмечено на пораженных смоляным раком суховершинных деревьях. Причем в более богатых условиях произрастания (сосняк кисличный) зараженное дерево слабее реагирует на интенсивность развития раковой язвы и охвата ею ствола по сравнению с деревьями, растущими на бедных песчаных почвах. На большинстве обследованных деревьев отмечено некоторое повышение радиального прироста сосны на начальном этапе развития язвы на стволе (охват до 25% периметра ствола). По мере увеличения размеров раковых язв и степени окольцованности ими ствола наблюдается снижение радиального прироста. Так, в категориях деревьев с охватом ствола язвой 50–75% и более его значение по сравнению со здоровыми деревьями падает до 40 и 70% соответственно. Кроме того, по сравнению со здоровыми у пораженных смоляным раком деревьев наблюдается снижение процента поздней древесины в годичных слоях на 10–15%.

Анализ радиального прироста деревьев по кернам древесины до момента заражения показал, что чаще поражаются деревья, имеющие в этом возрасте наиболее высокие показатели роста. Причем, чем выше оказывается прирост, тем больше вероятность, что в дальнейшем дерево будет поражено патогенами. Высокий прирост зараженных деревьев в начальной стадии поражения под влиянием растущей на стволе язвы с течением времени постепенно снижается – сначала до уровня средних показателей здоровых деревьев, а затем и ниже.

Смоляной рак сосны обыкновенной снижает выход деловой древесины из пораженных деревьев. Наибольшее влияние при этом оказывает протяженность раковой язвы. Максимальные потери в деловой древесине наблюдаются на деревьях с крупными раковыми ранами. Степень снижения выхода деловой древесины зависит также от места расположения раковой язвы по высоте ствола. Раковая рана в области кроны чаще оказывает влияние на выход тонкомерных сортиментов (балансы и др.), а язва под кроной снижает выход пиловочника. Сильная степень охвата язвой ствола по периметру, особенно в нижней части кроны и под ней, приводит к усыханию дерева, что значительно снижает ценность заготавливаемой древесины. Нами установлено, что при 20%-ной пораженности смоляным раком 80-летнего сосняка мшистого выход деловой древесины с 1 га снижается примерно на 9%. Стоимость заготовленных лесоматериалов (франколесосека) в этих условиях падает примерно на 8%. От развития смоляного рака в сосняках при рубках главного пользования лесохозяйственные предприятия Беларуси теряют примерно 265,6 млн руб., или 212,4 тыс. дол. США ежегодно.

Особенности биологии возбудителей смоляного рака

Возбудители смоляного рака относятся к ржавчинным грибам, характеризующимся сложным циклом развития, состоящим из нескольких типов спороношений. Эциальное (весеннее) спороношение, появляющееся на деревьях сосны обыкновенной, является основной вредящей стадией возбудителей болезни. В этой стадии оба патогена, *Cronartium flaccidum* и *Peridermium pini,* практически не отличаются друг от друга. Эции часто можно обнаружить на стволах и ветвях пораженных деревьев в конце весны – начале лета. В течение нескольких лет (1998–2001 гг.) в центральной части Беларуси нами проводилось наблюдение за сроками образования эциального спороношения (табл. 3). Продолжительность спороношения в зависимости от погодных условий и других факторов изменяется от двух до четырех недель. Интенсивность спороношения зависит от его продолжительности, количества и размеров образовавшихся на деревьях эций.

Таблица 3

Сроки эциального спороношения гриба *Peridermium pini*

Год	Сроки спороношения		Продолжительность спороношения, дни	Обильность спороношения
	начало	окончание		
1998	22 мая	15 июня	25	Средняя
1999	26 мая	20 июня	26	Высокая
2000	30 мая	11 июня	13	Низкая
2001	28 мая	24 июня	18	Средняя

Наши наблюдения также показывают, что минимальный возраст побега с эциями составляет, как правило, три, а иногда и два года. При способности патогена заражать однолетние побеги это может указывать на одно-, двухлетний срок его инкубационного периода. Минимальный возраст дерева, на котором нами было обнаружено спороношение, 5, максимальный – 105 лет, однако вряд ли это является предельным возрастом, так как болезнь способна развиваться на сосне значительно дольше.

Размеры эций грибов в условиях республики в среднем составляют 5,4×3,8×2,1 мм, а эциоспор – 22,1±2,0×16,9±1,7 мкм. В разных районах Беларуси по этому признаку значительных различий не отмечено. Отношение длины к ширине в среднем варьирует незначительно и составляет 1,32±0,2, то есть споры по форме почти округлые или слабоэллиптические. По нашим данным, в одном эции может содержаться от 7500 до 125000 спор (в зависимости от размера эция), в среднем составляя примерно 60 тыс. спор.

Эциальное спороношение нами было отмечено на стволе или ветвях на различной высоте, как в верхней, так и средней, реже в нижней части кроны. Под кроной, на стволе в области грубой коры, эции не наблюдались. Длина участка, занятого эциями, колеблется в широких пределах– от 0,5 до 40 см, в среднем составляя примерно 5 см. Ширина зоны с эциями (протяженность по периметру) составляет 1–8 см. Этот участок может быть кольцевым (чаще при развитии болезни на молодых побегах или ветвях сосны) или односторонним (на стволах деревьев, особенно в средней и нижней части кроны), располагаться в области мутовок или между ними. Нередко наблюдаются два-три участка ствола с эциями по разные стороны ствола с раковой язвой.

Наши исследования по изучению условий прорастания эциоспор показали, что они слабо прорастают в воде и на водном агаре. Добавление питательных элементов в среду приводило к увеличению числа проросших спор, наиболее успешно они прорастали на среде сусло-агар со следующими элементами (на 1 л среды): $CaNO_3 \cdot 4H_2O$, 500 mg; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 73 mg; $(NH_4)_2SO_4$, 25 mg; $Fe_2(SO_4)_3 \cdot 7H_2O$, 250 mg; KH_2PO_4, 140 mg; $MnSO_4 \cdot 3H_2O$, 14 mg. Однако добавление питательных элементов приводило к проблеме заражения среды посторонней быстрорастущей микофлорой, в основном плесневыми грибами. Поэтому основная часть опытов была проведена на стандартной среде сусло-агар (табл. 4). В целом следует отметить, что способность спор к прорастанию в опытах в большой степени зависела от условий погоды во время их сбора. Если споры были собраны в дождливую погоду или при высокой относительной влажности воздуха, то их способность прорастать была очень низкой (прорастало до 5% от обследуемого количества).

Таблица 4

Интенсивность прорастания эциоспор *Peridermium pini* на сусло-агаре

Номер образца	Местоположение образца	% проросших спор	% спор с одной ростковой трубкой	Средняя длина ростковых трубок после инкубации, мк	
				24 часа	72 часа
2	Березинский ГЗ	49	93	90	156
3	Бегомльский лесхоз	24	77	50	92
4	Минский леспаркхоз	35	82	45	83
8	Негорельский лесхоз	32	86	33	40
Среднее		**35**	**85**	**55**	**93**

Начальная стадия прорастания занимает значительный промежуток времени. По нашим наблюдениям, 6–7 часов при оптимальной температуре (+20 – +25°С) не приводят к заметной активности, после чего наступает быстрый рост гифы. Рассматривая процесс заражения эциоспорами in vivo, следует отметить, что данный сравнительно длительный период является критическим. Изменение условий внешней среды, и прежде всего снижение влажности, влечет за собой гибель патогена. Относительно низкая температура 15–17°С в опытах приводила к увеличению периода прорастания и снижению числа проросших спор.

Большинство проросших в наших опытах спор (около 85%) имели одну ростковую трубку, остальные – две. Ростки простирались чаще без ветвления, однако иногда имели неправильное дихотомическое ветвление. Их длина редко достигала 160 мкм даже после 96 часов инкубации. Ширина чаще была одинаковой на всем протяжении трубки (2,7–5,1 мкм) или слабо снижалась к вершине. Септирования в ростковых трубках нами не отмечено.

Замер на стволах раковых язв различных экспозиций показал, что совокупность таких условий, как хорошая освещенность и прогреваемость ствола, более тонкая кора, частое попадание спор и периодическое увлажнение, делают юго-западную сторону дерева местом более частого возникновения раковых язв.

На основании анализа результатов проведенных исследований по биологии патогена, характера поражения сосны, наличия возможных промежуточных растений-хозяев патогена, а также опытов по искусственному заражению следует, что в условиях Беларуси основным возбудителем смоляного рака является ржавчинный гриб *Peridermium pini (Willd.)* Lév. et Kleb.

Мероприятия по ограничению развития смоляного рака

В настоящее время вопросам надзора за появлением и развитием смоляного рака в республике уделяется довольно мало внимания, несмотря на то, что болезнь является распространенной и вредоносной и довольно хорошо визуально заметна на деревьях в насаждении при образовании засмоленных раковых язв. С целью своевременного выявления болезни рекогносцировочный надзор следует проводить в первую очередь в следующих типах сосняков: кисличном, черничном, орляковом и мшистом начиная с III класса возраста и старше, в насаждениях с полнотой 0,4 и выше, обращая особое внимание на состояние деревьев, растущих вдоль опушек и по границам выделов.

Проведение надзора за появлением смоляного рака в молодняках следует приурочивать к срокам эциального спороношения патогенов, так как раковые язвы на тонких стволиках трудноразличимы, развиваются очень быстро и зачастую трудно определить, по какой причине произошло усыхание дерева.

В зараженных насаждениях при наличии признаков поражения смоляным раком не менее чем на 5% деревьев следует проводить детальный надзор для уточнения характера протекания болезни. С этой целью на специально подобранных участках необходимо закладывать пробные площади, на которых следует производить сплошной перечет деревьев с подразделением их на категории состояния согласно «Санитарным правилам в лесах Республики Беларусь». Ввиду того, что раковые язвы чаще располагаются с южной (юго-западной) стороны ствола, при перечете на пробной площади рекомендуется двигаться в направлении с юга на север.

В Беларуси в настоящее время разработана и развивается система оперативного многоуровневого контроля за лесопатологическим состоянием лесов на основе аэрокосмической информации. В связи с установкой и вводом в эксплуатацию станции приема космической информации со спутников имеется возможность производить аналого-компьютерную обработку спектрозональных снимков для изучения и картирования лесопатологических явлений в лесах, в том числе своевременного выявления очагов смоляного рака. Такие работы уже проводятся в некоторых зарубежных странах, поэтому после предварительных испытаний и адаптации методику ранней диагностики смоляного рака в лесах можно рекомендовать и в условиях республики.

Одним из действенных методов селекции сосны на устойчивость к болезням является метод прямого отбора высокоустойчивых к заболеванию отдельных форм. Выращивание посадочного материала для создания культур сосны следует производить только из семян, собранных с узкокронных деревьев из шишек с бугристым и крючковатым апофизом.

Основным лесохозяйственным приемом борьбы со смоляным раком является своевременное проведение рубок ухода и выборочных санитарных рубок. При средней и сильной степени поражения болезнью рубки следует проводить в несколько приемов, не допуская значительного изреживания насаждений. При этом в первую очередь необходимо вырубать суховершинные и с крупными язвами на стволе под кроной и в ее нижней части деревья, а также заселенные стволовыми вредителями. Следует формировать высокополнотные сосняки с лиственными породами в их составе.

Из проверенных нами средств защиты растущих деревьев от поражения смоляным раком можно рекомендовать биологические препараты – гризиовиридин и флавесцин, а также химический – фундазол (0,5%-ный водный раствор). Препараты следует наносить непосредственно на поверхность раковой раны. Однако вследствие трудоемкости такой обработки, индивидуальному лечению препаратами рекомендуется подвергать только особо ценные деревья.

Заключение

1. Смоляной рак является одной из наиболее распространенных и вредоносных болезней в сосняках Беларуси, так как условия роста сосны в целом благоприятствуют развитию и распространению данной болезни. Болезнью поражено около 20% сосняков, большинство зараженных насаждений имеет слабую степень поражения. Наибольшему поражению в условиях Беларуси подвергаются чистые низкополнотные сосняки мшистого, орлякового, черничного и кисличного типов леса. При отсутствии мер ухода за лесом в насаждениях IV класса возраста и выше наблюдается накопление пораженных смоляным раком деревьев, а также сухостоя. Возраст (A), полнота (P), доля участия сосны в составе насаждения (S) влияют на степень поражения сосновых насаждений болезнью (Y). Влияние этих факторов можно выразить следующим уравнением:

$$Y = 0{,}10 + 0{,}13A - 5{,}19B + 5{,}70A \cdot B - 11{,}53P^3 + 2{,}41LnS.$$

2. На основании проведенных исследований биологии патогена, характера поражения сосны, наличия возможных промежуточных растений-хозяев патогена, а также опытов по искусственному заражению следует, что в условиях Беларуси основным возбудителем смоляного рака является ржавчинный гриб *Peridermium pini (Willd.)* Lév. et Kleb. с неполным циклом развития.

3. Наиболее часто, особенно в высоковозрастных насаждениях, смоляной рак развивается на дереве в течение нескольких десятков лет, образуя при этом раковые язвы, увеличивающиеся в размерах (вдоль и поперек ствола) и оказывая влияние на весь ход ростовых процессов деревьев. Состояние зараженных деревьев зависит от степени окольцованности ствола язвой. Признаки ослабления дерева визуально наблюдаются при охвате ствола раной по периметру более чем наполовину. Наиболее сильное влияние на состояние деревьев оказывают раковые язвы, расположенные в средней и нижней частях кроны. В лучших условиях произрастания (сосняк кисличный) влияние раковой язвы на ростовые процессы дерева

проявляется слабее. Раковая язва, постепенно окольцовывая ствол, препятствует нормальному транспорту воды в крону. При степени охвата ствола язвой более 75–80% снижение радиального прироста дерева происходит на 45–70%, у суховершинных деревьев – в 3–5 раз. Поражение растущих деревьев смоляным раком не оказывает существенного влияния на качественные показатели семян, однако использовать их для выращивания посадочного материала нежелательно.

4. Смоляным раком чаще поражаются хорошо развитые деревья, обладающие повышенным приростом. Они образуют хорошо прогреваемый верхний полог насаждения и наиболее доступны для заражения путем переноса спор облигатного паразита воздушными течениями. На начальных этапах развития болезни у зараженных деревьев наблюдается незначительная стимуляция ростовых процессов, которую можно рассматривать как ответную реакцию дерева на вторжение и развитие патогена.

5. Смоляной рак сосны снижает выход деловой древесины из пораженных деревьев. Степень снижения ее выхода зависит от длины и места расположения раковой язвы на стволе. Максимальная степень снижения наблюдается на деревьях с крупной язвой (более 2 м) под кроной или в ее нижней части. При 20% пораженности насаждения смоляным раком в возрасте главной рубки выход деловой древесины снижается примерно на 9%. Стоимость заготовленных лесоматериалов (франко-лесосека) в этих условиях падает примерно на 8%. Прогноз показывает, что от развития смоляного рака в сосняках при рубках главного пользования лесохозяйственные предприятия Беларуси будут терять примерно 265,6 млн руб., или 212,4 тыс. дол. США ежегодно.

6. С целью ограничения вредоносности болезни посадочный материал для создания культур должен выращиваться из семян, собранных с узкокронных деревьев из шишек с бугристым и крючковатым апофизом. Необходимо формировать высокополнотные смешанные разновозрастные сосняки. Для индивидуального лечения ценных деревьев сосны рекомендуются биологические препараты – гризиовиридин и флавесцин, а также химический – фундазол (0,5%-ный водный раствор). Основным лесохозяйственным приемом борьбы с болезнью следует считать проведение рубок ухода и выборочных санитарных рубок. Своевременное выявление болезни в сосновых насаждениях республики при этом должно производиться на основании материалов рекогносцировочного и детального надзора.

ЛИТЕРАТУРА

Власов А. А. Поражение сосновых насаждений пузырчатой ржавчиной в Присурском лесном массиве // Изв. Казанского ин-та с. -х. и лесн. х-ва. Казань, 1929. Вып. 2. С. 21–23.

Воронцов А. И., Сергеева В. Г. Роль смоляного рака в усыхании сосновых насаждений // Науч. докл. высшей школы. Лесоинженерное дело. 1958. № 2. С. 14–17.

Воронцов А. И. Смоляной рак в лесах Приокско-Террасного заповедника // Тр. Приокско-Террасного государственного заповедника. М., 1971. Вып. 5. С. 29–50.

Гусева А. Н. Пузырчатая ржавчина в сосняках Южной Якутии // Лесное хоз-во. 1957. № 3. С. 39–41.

Керн Э. Э. Несколько слов о *Peridermium pini* – сосновом ржавчиннике // Лесной журн. 1886. Вып. 5. С. 503–505.

Ковригин С. А. Зараженность деревьев *Peridermium pini* в Брянском лесном массиве на различных почвообразующих породах // Тр. Брянского лесн. ин-та. Брянск, 1936. Т. 1. С. 15–17.

Конаржевский С. Опыт борьбы с ржавчинником // Лесной журн. 1898. Вып. 4. С. 348–349.

Конев Г. И. Сосновая губка и серянка – опасные заболевания сосны в Забайкалье // Лесное хоз-во. 1979. № 11. С. 51–53.

Матулянис П. С. К вопросу о повреждении сосны ржавчинником // Лесной журн. 1897. Вып 2. С. 255–256.

Минкевич И. И. Математические методы в фитопатологии. Л., 1977. 48 с.

Панарина А. Д. Влияние рекреационного воздействия на распространение корневой губки и смоляного рака в сосновых насаждениях Нарочанского лесничества Мядельского лесхоза // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения. Минск, 1985. С. 145–146.

Пауль Э. Э. Смоляной рак сосны и прочность древесного ствола // Тез. докл. Второй Всесоюз. науч.-тех. конференции «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов». М., 1991. Ч. 1. С. 179–180.

Политаев В. К. К вопросу об эксплуатации сосновых насаждений, поврежденных грибком *Aecidium pini* // Лесной журн. 1894. Вып. 1. С. 31–32.

Рожков А. А. Смоляной рак (К борьбе с вредителями леса) // Защита растений. 1975. № 1. С. 44–45.

Романовский В. П., Кочановский С. Б., Михалевич П. К. Лесопатологическое состояние сосновых древостоев Беловежской пущи // Беловежская пуща (исследования) / Минск, 1971. Вып. 4. С. 9–38.

Соковский Б. В. Peridermium pini f. corticola Rabh. и его влияние на массовое размножение лесных вредителей // Защита растений. 1932. № 3. С. 9–15.

Соловьев Ф. А. Пузырчатая ржавчина сосны // Зап. лесн. оп. станция. Л., 1929. Вып 6, ч. 1. С. 35–36.

Трошанин П. Г. Исследование зараженности сосновых насаждений пузырчатой ржавчиной // Лесн. опыт. станция. Бюл. № 2. Казань, 1929. С. 27–28.

Федоров Н. И. Влияние смоляного рака на содержание хлорофилла в хвое и водный режим деревьев сосны // Ботаника (исследования). Минск, 1964. Вып. 6. С. 255–258.

Федоров Н. И., Раптунович Е. С., Воронкова Н. Г. Влияние смоляного рака на интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов сосны // Микол. и фитопат. 1970. Т. 4, вып. 1. С. 44–50.

Чураков Б. П. Грибы и грибные болезни сосны обыкновенной в ленточных борах Алтайского края. Иркутск, 1983. С. 68–73.

Чураков Б. П. Влияние фитопатогенных грибов на дифференциацию деревьев сосны обыкновенной // Изв. вузов. Лесной журн. 1988. № 2. С. 7–10.

Яницкий И. О. О повреждениях сосновых насаждений пузырчатой ржавчиной // Лесной журн. 1895. Вып. 6. С. 525–526.

Haak O. Der Kienzopf (Peridermium pini (Willd.) Kleb.). Seine Ubertragung von Kiefer zu Kiefer ohnz Zwischenwirt. f. // Forst Jagdwesen. 1914. Bd. 46. S. 3–46.

Hiratsuka Y. Morphology and cytology of aeciospores and aeciospores germ tubes of host-alternating and pine-to-pine races of *Cronartium flaccidum* in northern Europe // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46. P. 1119–1126.

Hiratsuka Y. Endocronartium, a new genus for autoecious pine stem rusts // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. P. 1493–1495.

Kaitera J., Jalkanen R. Distribution of *Endocronartium pini* in Northern Finland // Proc. 4th IUFRO Rusts of Pines. Working Party Conf. Tsucuba. 1995. P. 115–118.

Klebahn H. *Peridermium pini* (Willd.) Kleb. und seine Ubertragung von Kiefer zu Kiefer // Flora. 1918. Bd. 11. S. 194–207.

Klingström A. Germination of aeciospores of *Peridermium pini* (Pers.) Lev // Svensk Botan. Tidscr. 1963. Vol. 57. P 277–282.

Liese J. Der Kienzopf und der Choriner Provenienzfläche // Z. Forst- und Jagdwesen. 1930. Prod. 62. S. 23–45.

Martinsson O., Nilsson B. The impact of *Cronartium flaccidum* on the growth of *Pinus sylvestri.* // Scand. J. Forest Res. 1987. Vol. 2. № 3. P. 349–357.

Moricca S., Ragazzi A. Culture characteristics and variation of *Cronartium flaccidum* isolates // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 6. P. 924–933.

Moricca S., Ragazzi A. Antagonism of two-needle pine stem rust fungi *Cronartium flaccidum* and *Peridermium pini* by *Cladosporium tenuissimum* in vitro and in planta // Phytopathology. 2000. Vol. 91. N 1. P. 122–132.

Mülder D. Die disposition der Kiefer fьr den Kiensophbefall als Kernproblem waldbautechnischer Abwehr // Schriftreihe der Forstl. Fak. der Universität Göttingen und Mitteilungen der Niedersächsischen Forstl. 1953. Bd. 10. S. 1–35.

Pawsey R. G. Resin-top disease of Scots pine (*Peridermium pini*) // For. Comm. Leaf. 1964. Vol. 49. 8 p.

Pei M. H., Pawsey R. G. Axenic culture of *Peridermium pini* // Mycol. Res. 1990. Vol. 95 (1). P. 108–115.

Raddi P., Ragazzi A. Italian studies on resistance to pine blister rust (*Cronartium flaccidum*) // Resistance to Diseases and Pests in Forest Trees. Wageningen. Pudoc. 1982. P. 236–242.

True R. Gall development on *Pinus sylvestris* attacked by the Woodgate *Peridermium* and morphology of the parasite // Phytopathology. 1938. Vol. 28. P. 24–26.

Van der Kamp B. J. Peridermium pini (Pers.). Lev. and resin-top disease of Scots pine. I. A review of the literature // Forestry. 1968. Vol. 41. P. 190–198.

Van Der Kamp B. J. Peridermium pini (Pers.) Lev. and the resin-top disease of Scots pine. II. Lesion anatomy // Forestry. 1969. Vol. 42. P. 185–201.

Van Der Kamp B. J. Peridermium pini (Pers.) Lev. and the resin-top disease of Scots pine. III. Infection and lesion development // Forestry. 1970. Vol. 43. P. 73–88.

Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках

Е. В. Шорохова, М. И. Гирфанов

Подбор крупных древесных остатков разной давности отмирания позволил получить некоторые характеристики микогенного ксилолиза в естественных условиях. Экспериментальный материал был получен на постоянных пробных площадях, заложенных в коренных ельниках резервата «Вепсский лес». Выявлены закономерности и предложены модели ксилолиза основных лесообразующих пород различных категорий субстрата (сухостоя, валежа, зависших деревьев и пней) и фракций фитомассы (стволовой части, корней и прикрепленных ветвей) в биогеоценозах различного сукцессионного состояния, приуроченных к различным лесорастительным условиям.

Введение

Процесс биологического разложения древесины, или микогенного ксилолиза (ферментативного разложения древесного вещества клеточных стенок, окисления его в метаболизме мицелия до CO_2 и H_2O с освобождением энергии), наряду с горением имеет решающее значение по сравнению с другими процессами изменения и разрушения древесины: созревания, естественного усыхания, старения, вымывания или выщелачивания, выветривания, фоссилизации и метаморфоза, фрагментации, транспорта за пределы биогеоценоза (Соловьев, 1992; Harmon et al., 1986). Скорость микогенного ксилолиза в лесных экосистемах определяет интенсивность биологических круговоротов и потоков энергии, влияет на скорость и характер микросукцессий различных организмов, связанных с древесиной на всех этапах ее разложения.

Слабая изученность этого процесса в таежных лесах обусловлена недостаточным вниманием исследователей к экологической роли древесных остатков в лесных экосистемах и методическими трудностями. Существует несколько основных подходов к изучению процесса ксилолиза в естественных условиях. Первый подход связан с наблюдением за потерей массы, изменением базисной плотности, объема и других характеристик одного и того же объекта. Это сложно из-за длительности периода разложения (несколько десятков лет),

вариабельности процесса и, следовательно, необходимости закладки большого числа объектов. Второй подход предполагает расчет параметров ксилолиза по уравнению В. А. Соловьева (1992, 2002). Особый интерес представляет возможность расчета потери массы крупных древесных остатков по интенсивности выделения CO_2. Третий методический подход используется для изучения многих динамических процессов. Он основан на замене временных рядов пространственными, в нашем случае на подборе объектов разной давности отмирания. Однако для того чтобы избежать неопределенностей и ошибок, возникающих при изучении скорости разложения крупных древесных остатков, необходимо ответить на ряд вопросов. Действительно ли изучаемые объекты принадлежат к одному временному ряду? Или какие факторы оказывают решающее влияние на скорость микогенного ксилолиза в естественных условиях? И, следовательно, насколько правомерно объединять выборки объектов из разных типов леса, различных категорий субстрата, видов отпада, размеров и т. д.? Если факторы микогенного ксилолиза в лабораторных условиях известны (Рипачек, 1967; Степанова, Мухин, 1979; Harmon et al., 1986), то для естественных условий вопрос остается открытым. Несколько работ посвящено количественному описанию процесса микогенного ксилолиза в таежных лесах с использованием первого (Морозов, 1993), второго (Стороженко, 2002) и третьего (Krankina, Harmon, 1995; Тарасов, 2000; Tarasov, Birdsey, 2001) методических подходов. Однако полученные результаты характеризуют в основном эксплуатируемые древостои, не учитывают влияние на процесс микогенного ксилолиза таких факторов, как тип леса, возраст и породный состав древостоя и т. д. Изучалось лишь разложение валежа, который, как известно, отличается по скорости разложения от зависших деревьев, пней и сухостоя (Shorohova, Shorohov, 2001; Шорохова, Соловьев, 2002), не учитывался тот факт, что разложение дерева может начинаться задолго до его отмирания (Boddy, 2001). Рассматривалась лишь стволовая часть, и лишь частично – корни и ветви, которые могут составлять до 30–40% фитомассы. Таким образом, очевидна необходимость продолжения изучения процесса микогенного ксилолиза в коренных и эксплуатируемых лесах таежной зоны.

Объект исследований и условия ксилолиза

Объект наших исследований – коренные ельники резервата «Вепсский лес», расположенного на востоке Ленинградской области в подзоне средней тайги. Сбор экспериментального материала проводили на шести постоянных пробных площадях (ППП) (см. табл.).

Характеристика пробных площадей

№ п/п	Год закладки	Серия типов леса	Возрастная структура	Возраст основного поколения, лет	Фаза динамики	Состав	Запас, $м^3$/га
8	1977	ЧЕРП	Ор	100	3б	10Е+Б	391
9	1977	СФЧ	Ар	(160)	3б–1	9Е1Б	275
10	1977	ЧЕРГ+ДОЛЧ	Ор	200	2а	9Е1Б	201
98	1973	СФЧ	Ар	(160)	1	9Е1Б	214
100	1973	ЧЕРГ	Уо	140	1	3Е2С 1Б4Ос	502
103	1973	ЧЕРГ	Уо	180	3а	9Е1Б	224

Древесные породы: С – сосна, Е – ель, Б – береза, Ос – осина.

Серии типов леса: ЧЕРП – черничная на дренированных песках и супесях; ЧЕРГ – черничная на дренированных суглинках и двучленных наносах; ДОЛЧ – долгомошно-черничная на недостаточно дренированных местообитаниях; СФЧ – сфагново-черничная на слабо дренированных местообитаниях и переходных торфах.

Варианты возрастной структуры: Ар – абсолютно разновозрастные древостои; Ор – относительно разновозрастные древостои; Уо – условно-одновозрастные древостои (по: Дыренков, 1984).

Фазы возрастной динамики: 1 – фаза зрелости; 2 – фаза дигрессии запаса и активного возобновления ели: а) подфаза дигрессии запаса, б) подфаза формирования нового поколения древостоя; 3 – фаза нарастания запаса древостоя: а) подфаза начального роста древостоя, б) подфаза устойчивого нарастания запаса (по: Федорчук и др., 1998).

Все факторы, влияющие на рост грибов и разложение древесины, можно объединить в несколько групп: факторы внешней среды, физическое состояние древесины и различные организмы (Рипачек, 1967; Степанова, Мухин, 1979; Harmon et al., 1986). К факторам внешней среды относятся температура воздуха, влажность и pH среды. Мы попытались проанализировать погодные условия, влияющие на скорость ксилолиза, используя базу данных по метеостанции Винницы (Razuvaev et al., 1998). Поскольку известно, что дереворазрушающие грибы начинают функционировать примерно от +5 °С (Рипачек, 1967), мы рассчитали гидротермический коэффициент (ГТК) как отношение суммы осадков за вегетационный период к сумме температур выше +5 °С, умноженной на 0,1 (рис. 1).

Продолжительность периода дереворазрушающей активности грибов варьировала от 157 до 218 дней в году. Изменчивость ГТК объясняется изменчивостью количества осадков при довольно стабильной сумме температур выше +5 °С. Так, за вегетационный период 1979 года сумма осадков составила 1966 мм (минимальная величина за изучаемый период), а в 1980-м – 5813 мм (максимальная величина за изучаемый

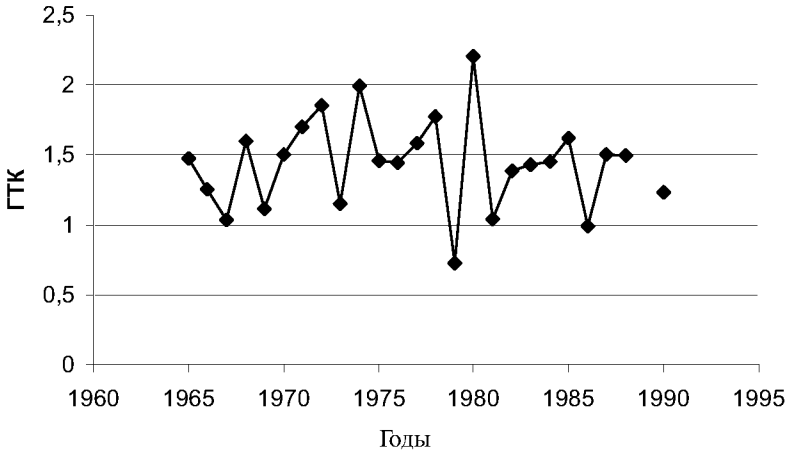


Рис. 1. **Изменчивость ГТК в районе исследований**

период). В эти годы наблюдались минимальные и максимальные величины ГТК соответственно. В климатическом отношении ландшафт резервата «Вепсский лес» отличается от других ландшафтов Северо-Запада меньшей теплообеспеченностью и большим увлажнением.

Состояние древесины характеризуется ее плотностью, влажностью и воздухосодержанием, а также химическим составом, содержанием минеральных элементов, экстрактивных веществ и др. Размер крупных древесных остатков также влияет на скорость ксилолиза. Все эти характеристики в той или иной степени определяются лесорастительными условиями и динамическим состоянием экосистемы.

Основную роль в разложении древесины играют грибы (Частухин, Николаевская, 1969). По данным, полученным И. Змитровичем (Zmitrovich, 2003), и нашим наблюдениям, среди ксилотрофных грибов, приуроченных к таким категориям субстрата хвойных и лиственных пород, как усыхающие живые деревья, сухостой, валеж и зависшие стволы разного диаметра и различной степени разложения, пни разной высоты, а также прикрепленные ветви, на территории резервата «Вепсский лес» доминировали *Fomitopsis pinicola, Fomitopsis rosea, Fomes fomentarius, Gloeophyllum sepiarium, Gloeophyllum odoratum, Porodaedalea chrysoloma, Trichaptum abietinum, Trametes ochracea, Pycnoporellus fulgens, Postia tephroleuca, Piptoporus betulinus, Phellinus tremulae, Phellinus populicola, Phellinus igniarius, Ganoderma lipsiense, Antrodia sinuosa, Antrodia serialis, Amylocystis lapponica* и др.

Методика изучения скорости ксилолиза

В данной работе мы изучали скорость микогенного ксилолиза крупных древесных остатков, то есть остатков диаметром более 4 см. Образцы древесины для анализа отбирали в форме диска (или сегмента), или почвенным буром с известным объемом в случае сильного разложения и датировали по данным учетов на постоянных пробных площадях (табл. 1), заложенных сотрудниками СПбНИИЛХ начиная с 1970 года. Всего отобрано 736 образцов крупных древесных остатков основных лесообразующих пород различных фракций фитомассы и положения субстрата. Для всех образцов определяли массу в абсолютно сухом состоянии и объем методом гидростатического взвешивания (Полубояринов, 1976) для образцов, сохранивших форму, и геометрически, по объему бура для сильно разложившихся образцов. Базисную плотность рассчитывали по формуле:

$$P = \frac{m}{V}, \qquad (1)$$

где P – базисная плотность древесины, кг/м^3; m – масса образца в абсолютно сухом состоянии; V – максимальный объем образца при влажности выше предела гигроскопичности. Базисную плотность использовали как основную переменную, характеризующую скорость микогенного ксилолиза (Соловьев, 1992), то есть потерю массы каждого образца рассчитывали по уравнению:

$$\delta = \frac{m_0 - m}{m_0} 100\% = \frac{P_0 - P}{P_0} 100\%, \qquad (2)$$

где δ – потеря массы, %; m_0 – начальная масса древесины, m – масса древесины, соответствующая данному времени, прошедшему с момента отмирания дерева; P_0– начальная плотность древесины; P – плотность, соответствующая данному времени, прошедшему с момента отмирания дерева.

При обработке данные усреднялись по 5-летним временным интервалам. Начальная плотность, соответствующая плотности стволовой части живых деревьев ели, произрастающей в сфагново-черничных и долгомошно-черничных типах леса (СФЧ, ДОЛЧ), принималась равной 474 кг/м^3, для ели, произрастающей в дренированных типах местообитаний (ЧЕРГ, ЧЕРП), – 443 кг/м^3. Плотность живых корней ели составляла в среднем 535 кг/м^3. Плотность интактных ветвей ели принималась равной 615 кг/м^3, по данным О. И. Полубояринова (1976). Начальная плотность стволовой древесины сосны равнялась 418 кг/м^3. Начальная плотность стволовой древесины

и корней березы составила 471 кг/м^3. Мы рассматривали ксилолиз осины старше 100 лет. В этом возрасте практически все осины повреждены стволовой гнилью. Поэтому начальная плотность усреднялась по стволу с учетом гнилой сердцевины и здоровой заболонной части и принималась равной в среднем 302 кг/м^3. Начальная плотность корней осины равнялась 415 кг/м^3. При рассмотрении ксилолиза ели мы исключали из общей выборки образцы, разложение которых грибами-биотрофами началось еще до отмирания дерева. Хотя в коренных лесах по сравнению с эксплуатируемыми число видов и активность биотрофов снижены. Это объясняется высокой степенью развития микоценоза и наличием большого числа видов, проявляющих антагонизм к биотрофным грибам (Стороженко, 2001, 2002).

Результаты и обсуждение

Ход ксилолиза ели определялся главным образом видом отпада и современным состоянием субстрата. Наименьшая вариация наблюдалась при рассмотрении крупных древесных остатков стволовой древесины сухостоя, который затем, после некоторого периода стояния, упал на землю (рис. 2).

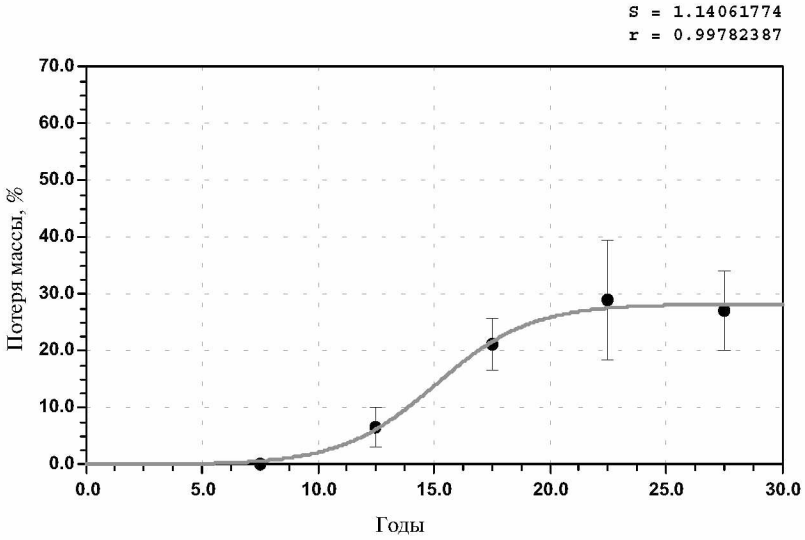


Рис. 2. **Ксилолиз валежа ели. Вид отпада – сухостой**

Средняя потеря массы за 30 лет, прошедших с момента отмирания дерева, не превышала 30%. Изменение потери массы за этот период описывалось логистической кривой:

$$Y = \frac{a}{1 + b\exp^{-ct}}, \quad (3)$$

где Y – потеря массы, %; t – время, лет; a, b, c – коэффициенты.

При объеме выборки 73 образцов были получены следующие коэффициенты модели: a = 28,345; b = 1537,97; c = 0,487. Различия по размеру объектов (группам диаметра) и типам лесорастительных условий не выявлены.

Ксилолиз валежа ели, отмершей в результате бурелома или ветровала, описывался функцией полинома (рис. 3).

$$Y = a + bt + ct^2 + dt^3, \quad (4)$$

где Y – потеря массы, %; t – время, лет; a, b, c, d – коэффициенты.

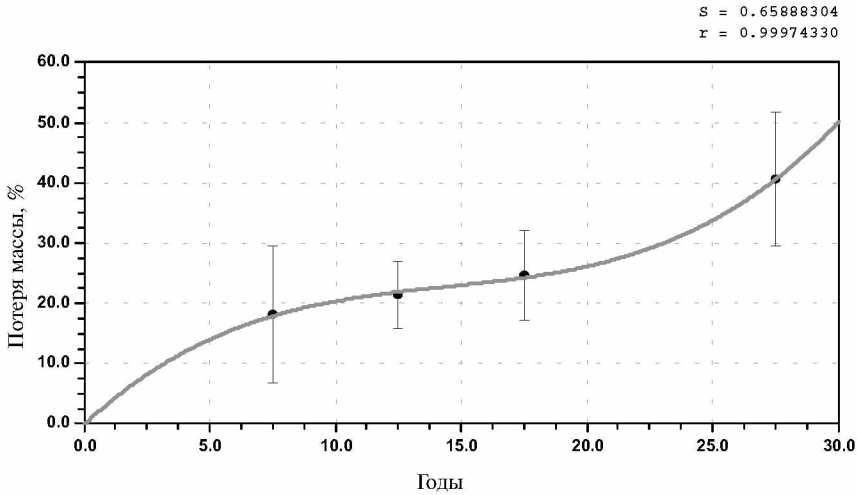


Рис. 3. **Ксилолиз валежа ели. Вид отпада – ветровал и бурелом**

В данной выборке мы рассматривали 41 образец, но крупные древесные остатки, затянутые сфагновыми мхами, не рассматривались, поскольку развитие сфагновых мхов препятствует освоению древесины ксилотрофными грибами и, следовательно, влияет на потерю ее массы. Коэффициенты модели равнялись: a = –0,029; b = 3,867;

c = –0,237; d = 0,005. Скорость ксилолиза различалась на разных временных интервалах (рис. 3). Различия в потере массы образцов по группам диаметра выявить не удалось. При рассмотрении отдельно выборок образцов крупных древесных остатков диаметром до 20 см и диаметром от 20 до 40 см оказалось, что более крупные образцы разлагаются быстрее. Это могло быть вызвано тем, что тонкомерный мелкий валеж образуется в процессе конкурентного самоизреживания древостоя, тогда как вывал более крупных древесных остатков приурочен к окнам в пологе, где температурные и влажностные условия отличаются от условий под сомкнутым пологом древостоя. Кроме того, в окнах мы отмечали наличие плодовых тел грибов, характерных для вырубок и открытых пространств, например, *Gloeophyllum sepiarium*, что также могло повлиять на скорость ксилолиза. Для нескольких временных интервалов выявлены статистически достоверные отличия в потере массы валежа ели при протекании ксилолиза в разных лесорастительных условиях. Так, при среднем времени, прошедшем с момента отмирания дерева, 12,5 года потеря массы образцов, собранных в СФЧ ельниках, составляла в среднем 18,07 ± 7,16%, а в ЧЕРГ и ЧЕРП ельниках – 27,86 ± 7,96%. Для среднего времени 17,5 года потеря массы валежа ели в СФЧ ельниках составила 8,98 ± 8,2%, в ЧЕРГ и ЧЕРП ельниках – 24,52 ± 7,55%. Для среднего времени 27,5 года потеря массы в СФЧ ельниках равнялась 39,25 ± 14,85% и в ЧЕРГ и ЧЕРП ельниках 41,92 ± 11,61%. Ксилолиз более плотной древесины, формирующейся в худших лесорастительных условиях, замедлен по сравнению с ксилолизом более рыхлой древесины деревьев, выросших в более продуктивных условиях. Это связано с содержанием минеральных веществ в древесине, которое влияет на скорость разложения ее грибами (Рипачек, 1967), и с плотностью древесины. Древесина с большей базисной плотностью содержит меньше воды и воздуха. Диффузия газов, кислорода внутрь и углекислого газа наружу в такой древесине затруднена. Это отрицательно сказывается на дыхании дереворазрушающих грибов и замедляет процесс разложения древесины. Лесорастительные условия косвенно характеризуют также размеры древесных остатков. Так, средний диаметр образцов, собранных в заболоченных ельниках СФЧ и ДОЛЧ типов, был 14,4 см, тогда как в дренированных ельниках средний диаметр образцов равнялся 20,1 см.

По данным Е. Е. Морозова (1993), потеря массы валежа ели диаметром от 8 до 22 см в ельниках кисличных южной тайги за 5 лет варьирует от 24,1 до 24,7%. В наших условиях, в коренных среднетаежных ельниках, валеж ели без «периода сухостоя» к 5 годам теряет только

12% своей массы. К 25 годам наши образцы валежа ели теряют около 35 % массы. Это примерно соответствует данным, полученным М. Тарасовым и Р. Бердси (Tarasov, Birdsey, 2001), согласно которым плотность стволов ели диаметром 21–40 см в лесах Ленинградской области (без учета различий в типах леса, возрасте и др.) уменьшается на 33,1%. По данным этих авторов, образцы диаметром 5–20 см за 25 лет теряют 77% плотности, а диаметром 41–60 см – 46%. О. Н. Кранкина и М. Е. Хармон (Krankina, Harmon, 1995) приводят константу экспоненциального разложения ели в эксплуатируемых лесах Ленинградской области, равную 3,4% в год. За 25 лет при такой модели теряется 57,3% начальной массы, то есть ксилолиз протекает быстрее, чем по результатам наших исследований. Наши результаты сравнимы с результатами Б. Йонссона (Jonsson, 2000) для коренных ельников северной подзоны тайги. По его данным, валеж ели к 25 годам разлагается до 4-го, а к 34 годам – до 5-го класса. Древесина 4-го класса характеризуется как умеренно мягкая, а 5-го класса – как мягкая, с потерей некоторых фрагментов. По данным В. Г. Стороженко (2002), полученным в коренных ельниках южной тайги, к 25-30 годам валеж ели достигает 3-й стадии разложения, что также сравнимо с нашими результатами.

Н. Круз с соавт. (Kruys et al., 2002) показал, что разложение крупных древесных остатков в коренных лесах северной подзоны тайги сильно варьирует. Авторы не обнаружили корреляции времени, прошедшего с момента отмирания дерева, с диаметром крупных древесных остатков и положением субстрата (сухостой / валеж). Среднее время достижения определенного класса разложения (инструментально степень разложения не оценивалась) различалось лишь по типам леса (ельники травяный и черничный).

Ксилолиз зависших деревьев ели (88 образцов) также описывается уравнением (4), S = 0,000; r = 1,000. Коэффициенты модели равнялись: a = 0,001; b = 5,129; c = –0,446; d = 0,015; e = –9,530. Стволы ели сохранялись в зависшем состоянии в среднем до 23 лет, затем переходили в категорию валежа.

Пни ели (57 образцов) разлагались более равномерно по сравнению с другими категориями субстрата (рис. 4). Мы применили для описания ксилолиза пней модель полинома (4). Коэффициенты равнялись: a = 0,001; b = 2,581; c = 0,137; d = –0,011; e = 0,0002. Различий по диаметру и по типам ЛРУ не выявлено. Разложение еловых пней происходит быстрее, чем разложение крупных древесных остатков ели других категорий субстрата, что совпадает с ранее полученными выводами (Shorohova, Shorohov, 2001). Потеря массы пней за 30-летний период превышала 80%, тогда как для валежа с «периодом

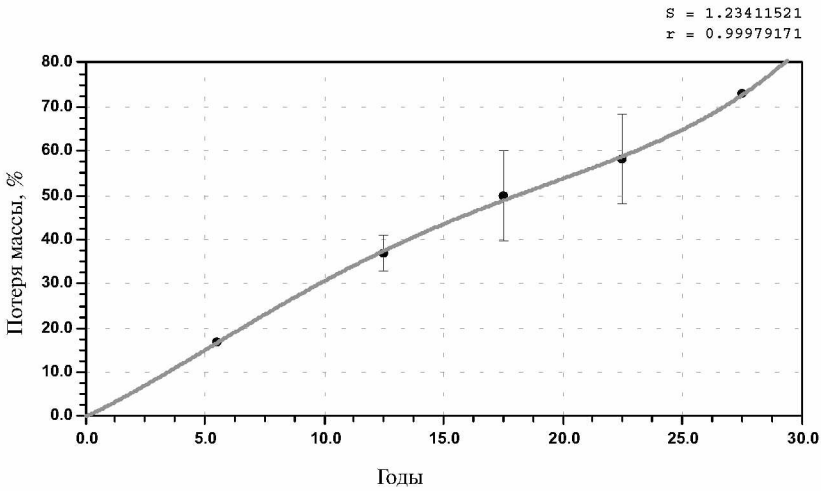


Рис. 4. **Ксилолиз пней ели**

сухостоя» эта величина составила 30%, для валежа после ветровала и бурелома – 50%, зависшие деревья ели к 23 годам теряют около 40% начальной массы.

Ксилолиз корней ветровала ели в дренированных ельниках ЧЕРГ и ЧЕРП типов протекает согласно S-образной кривой, или кривой Гомпертца (рис. 5):

$$Y = a \exp^{-\exp b - ct}, \quad (5)$$

где Y – потеря массы, %; t – время, лет; a, b, c – коэффициенты.

Объем выборки 58 образцов: a = 61,554; b = 1,261; c = 0,133. Ксилолиз корней ели отличается большей вариабельностью, чем ксилолиз стволовой древесины. Это можно объяснить неоднородностью корней как субстрата, а также их фрагментированностью, что, возможно, замедляет освоение древесины ксилотрофами. Для описания ксилолиза корней ели в заболоченных ельниках недостаточно данных. Рассчитанная по данным М. Е. Тарасова (2000) с использованием экспоненциальной модели величина потери плотности крупных корневых лап в лесах Ленинградской области к 25 годам равна 49,1%, что сравнимо с нашими данными (рис. 5).

Ксилолиз корней ели в почве (9 образцов) был явно замедлен по сравнению с вывороченными корнями (рис. 6) и описывался логистической кривой (3) с коэффициентами: a = 18,864; b = 271;709; c = 0,458. За 25 лет потеря массы погребенных корней ели не превышала 20%.

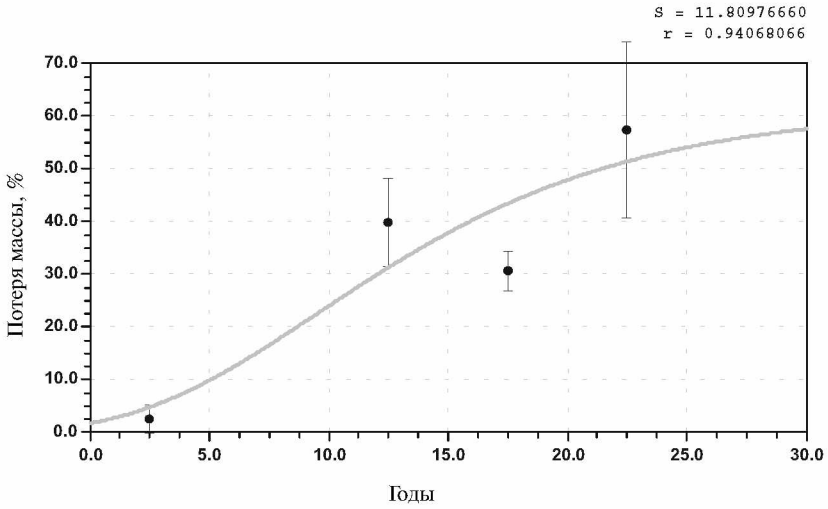


Рис. 5. **Ксилолиз корней ветровала ели в черничных ельниках (ЧЕРГ и ЧЕРП)**

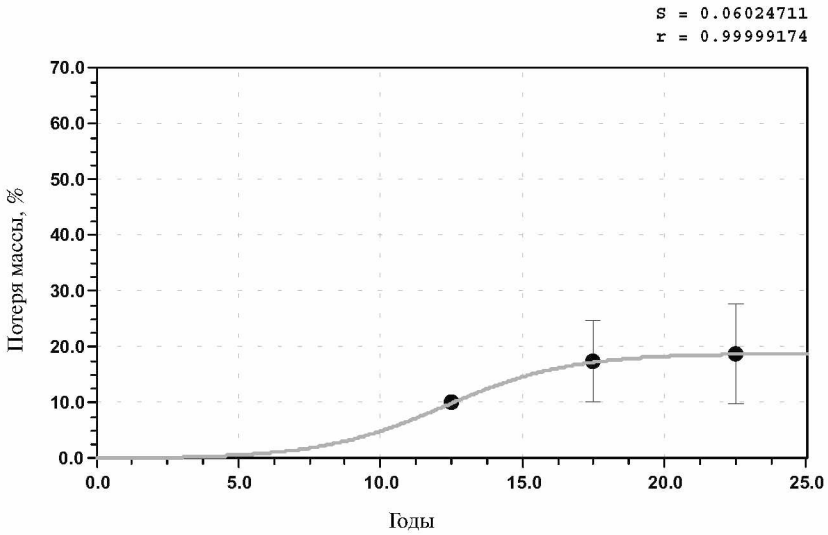


Рис. 6. **Ксилолиз корней ели в почве**

Ксилолиз прикрепленных ветвей ели (39 образцов) моделировался с помощью экспоненциальной кривой:

$$Y = a \exp^{bt}, \quad (6)$$

где Y – потеря массы; %, t – время, лет; a, b – коэффициенты.

В нашем случае S = 7,656; r = 0,836; a = 0,280; b = 0,168. До 15 лет, прошедших с момента отмирания дерева, потеря массы не превышала 2,5%. За 30 лет потеря массы составила в среднем 35%. Ксилолиз ветвей также отличался значительной вариабельностью.

Ксилолиз прикрепленных ветвей сильно замедлен по сравнению с ксилолизом ветвей, включенных в подстилку. Так, по данным В. А. Мухина (1993), в среднетаежных ельниках темпы минерализации веточного опада ели варьируют от 4,9 до 7,3 % в год при линейной модели разложения. Время полной минерализации различается от 11 до 16 лет в зависимости от условий биотопа. Плотность большей части наших образцов не изменилась за 20–25 лет. К сожалению, мы не знаем соотношение ветвей, прикрепленных к стволу, и ветвей, включенных в подстилку.

Для описания ксилолиза сосны наших данных (16 образцов стволовой древесины) оказалось недостаточно. Сухостой сосны оставался интактным в течение, как минимум, 25-летнего периода. В случае бурелома или ветровала происходила потеря массы.

При рассмотрении ксилолиза стволов осины (44 образца) мы не выявили статистически достоверных отличий по категориям субстрата. Модель ксилолиза – логистическая (3). С учетом начальной потери массы под действием грибов-биотрофов коэффициенты модели равнялись: a = 64,986; b = 2,170; c = 0,124; S = 9,987; r = 0,919. Вариация значений потери массы была довольно высокой, несмотря на то, что все образцы были собраны с одной пробной площади (№ 100) и были примерно одного размера. Необходимо отметить, что наши результаты характеризуют только ксилолиз осины с высоким процентом стволовых гнилей в старовозрастных осинниках достаточно продуктивных местообитаний. По данным Е. Е. Морозова (1993), ксилолиз валежа осины диаметром от 8 до 20 см в ельниках-кисличниках южной тайги протекает достаточно быстро – к 5 годам потеря массы варьирует от 28,7 до 40%. Рассчитанная по данным М. Е. Тарасова (2000) величина потери массы осины диаметром 35–50 см за 25 лет соответствует 30%. С учетом стволовых гнилей наши образцы осины к 25 годам теряли до 60% массы.

Для аппроксимации ксилолиза корней ветровала осины мы использовали логистическую кривую (3). Коэффициенты модели при объеме выборки 10 образцов равнялись: a = 80,15; b = 69,49; c = 0,32. Ксилолиз отличался значительной вариабельностью (рис. 7).

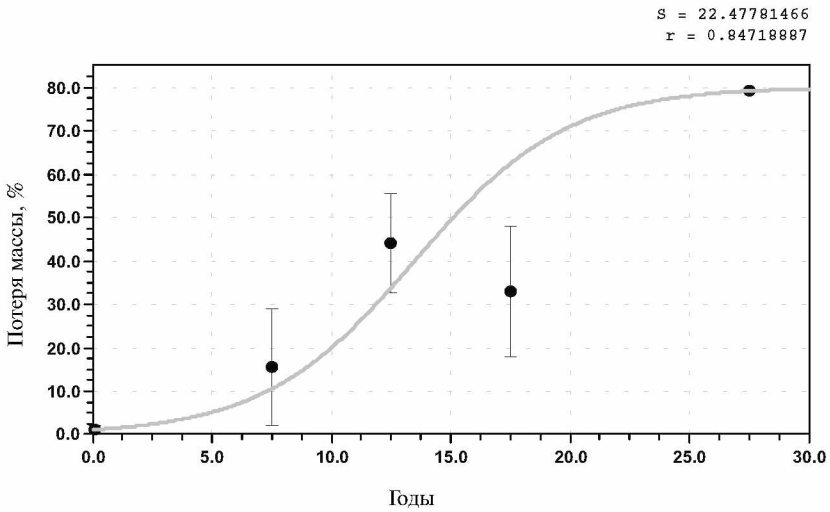


Рис. 7. **Ксилолиз корней ветровала осины**

По ветвям осины объем выборки (5 образцов) не позволил моделировать скорость разложения. Однако три из пяти образцов, в том числе 28-летней давности, оказались интактными.

Ксилолиз стволов березы за изучаемый период аппроксимировали полиномом четвертой степени (4). Рассматривая потерю массы 47 образцов, из которых 20 – валеж, 20 – зависшие деревья и 7 – пни, нам не удалось выявить статистически достоверных отличий в ксилолизе березы образцов различных категорий субстрата и образцов, собранных в различных лесорастительных условиях.

Скорость ксилолиза до 7,5 года была достаточно высокой, затем замедлялась на временном интервале от 7,5 до 22 лет и затем резко возрастала. Были рассчитаны следующие параметры модели (4): S = 11,131; r = 0,965; a = 0,244; b = 4,755; c = –0,0008; d = –0,022; e = 0,001. По константам экспоненциальной модели М. Е. Тарасова и Р. Бердси (Tarasov, Birdsey, 2001), за 25 лет в Ленинградской области при ксилолизе береза диаметром 5–15 см теряет 88,9% плотности, а диаметром 15–60 см – 62,3%. Согласно нашим данным, 25 годам соответствует 50%-ная потеря массы березы при среднем диаметре образцов 17,3 ± 2,36 см. По данным О. Н. Кранкиной и М. Е. Хармона (Krankina, Harmon, 1995), разложение березы описывается экспоненциальной кривой с константой 4,5% в год. При таких параметрах

к 25 годам потеря массы березы составит 67,5%, что характеризует более быстрое протекание ксилолиза по сравнению с описанным нами. Результаты Е. Е. Морозова (1993) также показывают более быстрое протекание ксилолиза – за 5 лет образцы березы диаметром от 8 до 20 см в ельниках кисличниках Ленинградской области теряют 28,7 – 40,0% начальной массы.

Ксилолиз корней ветровала березы характеризуется меньшей изменчивостью (рис. 8) и описывается следующей моделью:

$$Y = a\,(1 - e^{-bt}). \qquad (7)$$

При объеме выборки 15 образцов параметры модели равнялись: a = 80,659; b = 0,059.

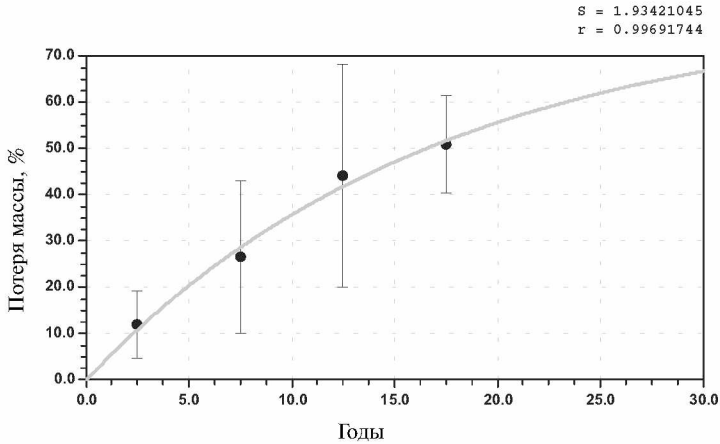


Рис. 8. **Ксилолиз корней ветровала березы**

Таким образом, процесс ксилолиза в коренных таежных ельниках определяется древесной породой, видом отпада, размером и современным состоянием субстрата, а также лесорастительными условиями и динамическим состоянием экосистемы. Полученные выводы согласуются с выводами Е. Нессета (Nesset, 1999) о влиянии на процесс разложения стволовой древесины ели диаметра образца, контакта с землей (определяется категорией субстрата) и влажности почвы (определяется типом лесорастительных условий) и с данными М. Е. Тарасова (2000), рассматривавшего в качестве основных факторов разложения ели фракцию фитомассы, диаметр образца, тип детрита (аналогично нашим категориям субстрата) и морфологическую часть образца (заболонную или центральную часть).

Заключение

При сравнении потери массы крупных древесных остатков разных пород за 30-летний период оказалось, что быстрее всего разлагается древесина березы, медленнее – древесина сосны. Скорость ксилолиза ели уменьшается в следующем ряду: пни > корни ветровала > валеж, виды отпада – ветровал и бурелом (при значительных отличиях, связанных с лесорастительными условиями и динамическим состоянием экосистемы) > зависшие стволы > прикрепленные ветви > валеж, вид отпада – сухостой → корни в почве. Скорость ксилолиза осины уменьшается в ряду: стволовая часть (с учетом гнилей, вызванных биотрофами; без отличий по категориям субстрата и лесорастительным условиям) > корни ветровала > прикрепленные ветви. Скорость ксилолиза березы уменьшается в ряду: стволовая часть (без различий по размерам древесных остатков, категориям субстрата и лесорастительным условиям) > корни ветровала.

Ксилолиз в естественных условиях отличается значительной вариабельностью и зависит от многих факторов. В коренных еловых лесах факторы микогенного ксилолиза можно ранжировать по степени убывания значимости следующим образом: порода, категория отпада и современное состояние субстрата, фракция фитомассы, лесорастительные условия и динамическое состояние экосистемы, размер крупных древесных остатков. Многие из перечисленных факторов взаимосвязаны.

Для подтверждения полученных закономерностей и полного описания ксилолиза в естественных условиях необходимы дальнейшие исследования.

Авторы искренне признательны проф. В. А. Соловьеву за ценные советы и замечания в течение всего периода исследований. Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории национальных парков СПбНИИЛХ – канд. биол. наук В. Н. Федорчуку и А. А. Шорохову за предоставленные данные и помощь в проведении полевых исследований. При сборе материала и обработке данных неоценимую помощь оказали В. Голикова, А. Арбузов, О. Шведова, А. Гладышев, А. Шилов и А. Сивун.

ЛИТЕРАТУРА

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.

Морозов Е. Е. Экологические условия и скорость микогенного ксилолиза в биогеоценозах южной подзоны тайги: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. СПб., 1994. 22 с.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 232 с.

Полубояринов О. И. Плотность древесины. М., 1976. 159 с.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М., 1967. 276 с.

Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М., 1992.

Соловьев В. А. Ксилобиология: основные проблемы и концепции // Проблемы лесной микологии и фитопатологии. Матер. 5-й междунар. конф. М., 2002. С. 216–219.

Степанова Н. Т., Мухин В. А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М., 1979. 98 с.

Стороженко В. Г. Структура грибных дереворазрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М., 2001. С. 224–251.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауты коренных лесов Русской равнины. М., 2002. 156 с.

Тарасов М. Е. Оценка скорости разложения детрита в лесах Ленинградской области // Тр. СПбНИИЛХ. 2000. Вып. 1. С. 31–45.

Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л., Андреева А. А., Моисеев Д. В. Резерват «Вепсский лес». Лесоводственные исследования. СПб., 1998. 208 с.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. Л., 1969. 326 с.

Шорохова Е. В., Соловьев В. А. Динамика углерода древостоев коренных ельников средней тайги (резерват «Вепсский лес») // Лесоведение. 2002. № 1. С. 10–17.

Boddy L. Fungal community ecology and wood decomposition process in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris // Ecological Bulletins. 2001. N 49. P. 43–57.

Harmon M. E., Franclin J. F., Swanson F. J et al. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems // Adv. Ecol. Res. 1986. Vol. 15. P. 133–202.

Jonsson B. G. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11. P. 51 – 56.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northern-western Russian boreal forests // Water, Air and Soil Pollution. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Kruys N., Jonsson B. G., Stehl G. A stage-based matrix model for decay class dynamics of woody debris // Ecological Applications. 2002. Vol. 12. N 3. P. 773–781.

Næsset E. Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway // Can. J. For. Res. 1999. Vol. 29. P. 372– 381.

Razuvaev V. N., E. G. Apasova R. A. Martuganov. Six- and three-hourly Meteorological Observations from 223 U. S. S. R. Stations // ORNL/CDIAC-108. NDP-048/R1. Carbon Dioxide Information Analysis Center. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge. Tennessee. 1998.

Shorohova E. V., Shorohov A. A. Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest // Ecological Bull. 2001. N 49. P. 129–137.

Tarasov M. E., Birdsey R. A. Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region // Ecological Bull. 2001. N. 49. P. 137–149.

Zmitrovich I. V. Tremelloid, aphyllophoroid and pleurotoid Basidiomycetes of Veps Plateau (Northwest Russia) // Karstenia. 2003. Vol. 43.

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 betulicula* (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 х 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*.

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 – 4С3Е2Лц1Б. 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 разнотравном 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 плодоношение МС с мелкими базидиомами из рр. *Inocybe* и *Laccaria* и только на 4-й и 5-й годы – с более крупными базидиомами из

рр. *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 микроповышениям. 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 обусловливает 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 афиллофороидных 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,

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 см^2 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 годичные колебания, связанные с погодными условиями, а также с влиянием личинок двукрылых насекомых (Кривошеина и др., 1986) и почвенных беспозвоночных (Криволуцкий, 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

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 мочевина 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

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 годичные 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. *Inocyle* и *Laccaria*, *Thelephora terrestris*, а в северной подзоне тайги при значительном запасе грубогумусной 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

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 однопородных насаждениях. В смешанных одноярусных насаждениях моновалентные виды устойчиво плодоносят в биогруппах, ценотическое влияние которых на МС идентично влиянию однопородных 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.

Криволуцкий 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.

Хуршудян 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 mycorhization de Quercus pubescens par Fuber melanosporum en conditions controlées: 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 reserve de Derborace un rescape de lÿexploitation des forkts: 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.

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

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

Mikola P., Hahl I., Torniainen 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. I. 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 productivitie // Can. I. Forest Res. 1983. Vol. 13. N 3. P. 429–437.

Аккумуляция тяжелых металлов представителями микобиоты в лесных экосистемах

Б. П. Чураков, У. П. Зырянова, С. В. Пантелеев

При существующем в настоящее время глобальном перемещении загрязняющих веществ лесные экосистемы также подвержены периодическому воздействию поллютантов, которые оказывают существенное влияние на функционирование отдельных структурных компонентов лесных биогеоценозов. Передвигаясь с одного трофического уровня на другой, поллютанты могут вызывать заметные изменения метаболизма не только у отдельных представителей живых организмов в лесу, но и существенно изменять ход взаимоотношений во всей структуре лесных экосистем, что проявляется в снижении биологической устойчивости и продуктивности лесных насаждений, а также в последующем их распаде. Существуют разнообразные способы индикации загрязнений в экосистемах. В статье приводятся предварительные результаты использования представителей микобиоты, в том числе и патогенной, в качестве биологических индикаторов загрязнения лесных экосистем тяжелыми металлами (ТМ).

Характер накопления и перераспределения ТМ в основных компонентах экосистем в значительной степени зависит от особенностей почвы и растительного покрова, а также от наличия техногенных источников загрязнения. По данным Н. В. Прохоровой с соавт. (1998), аккумуляция ТМ разными типами почв имеет свои особенности. Например, содержание элементов преимущественно природного распространения (Ti, Mn, Fe, Sr, Rb) в разных типах почв и грунтов слабо связано с техногенным влиянием, а в большей степени зависит от почвенно-грунтовых условий и характера материнских пород. Техногенное загрязнение окружающей среды ТМ, вызывая различные негативные реакции живых организмов, создает неблагоприятные условия для существования растений, животных и человека. Они могут накапливаться в объектах в количествах, значительно превышающих ПДК (Ягодин, 1996). Высокий уровень содержания ТМ в почве, растениях, грибах и других организмах может вызвать негативные последствия, приводящие к обеднению флоры и фауны (Костюкевич и др., 1991; Прохорова и др., 1998).

Поскольку грибы, обладая мощным ферментативным аппаратом, трансформируют экологическую среду посредством участия в круговороте биогенных элементов и очистке экосистем от загрязнений и радионуклидов, то вполне оправдана постановка вопроса об использовании их в качестве биологических индикаторов загрязнения окружающей среды (Добровольский, Никитин, 1990; Ефремов, 1997; Bargagli, 1998). В этом плане интересны попытки использования в качестве биоиндикаторов загрязнения почв, в том числе лесных, тяжелыми металлами микроскопических грибов и бактерий (Вальков, 1997; Ефремов, 1997; Медведева, Бахмет, 2001), шляпочных и трутовых грибов (Брындина, 2000; Поддубный, Христофорова, 1999; Чураков и др., 2000). ТМ оказывают неоднозначное воздействие на численность почвенных грибов и азотфиксирующих бактерий. Результаты такого воздействия зависят от свойств химических элементов и биологических особенностей отдельных представителей микробиоты.

Изучение возможностей использования представителей микобиоты в качестве биоиндикаторов загрязнения окружающей среды в настоящее время как в нашей стране, так и за рубежом носит разрозненный и фрагментарный характер, то есть отсутствует комплексный подход к решению данной проблемы. Патогенные грибы, развивающиеся на древесных породах, в процессе своей жизнедеятельности вступают с ними в сложные и разносторонние взаимоотношения (Чураков, 1993), поэтому характер накопления ТМ отдельными представителями патогенной микобиоты будет зависеть не только от индивидульных свойств партнеров, но и от характера их взаимоотношений.

Одним из требований к организмам-индикаторам загрязнений является способность накапливать поллютанты в концентрациях, превышающих их содержание в окружающей среде, то есть превышающих уровень фонового загрязнения. В лесных экосистемах основными элементами окружающей среды для грибов являются атмосферный воздух и субстрат, на котором они растут, чаще всего это почва и древесина. Поэтому при изучении биоиндикационных возможностей представителей микобиоты содержание ТМ в грибах можно сравнивать с уровнем фонового загрязнения питающих субстратов. Но фоновое загрязнение субстратов в разных местообитаниях грибов будет различным и зависит как от естественного содержания ТМ, так и от антропогенного загрязнения местности. В связи с этим для целей микоиндикации необходимо использовать фоновое загрязнение лесных экосистем, удаленных от крупных промышленных объектов и транспортных путей, то есть относительно огражденных от антропогенного воздействия.

Были проведены экспедиционные исследования в лесных экосистемах Ульяновской области и лесопарках г. Ульяновска (Чураков и др., 2002).

Вначале исследована аккумуляция некоторых ТМ (Cu, Zn, Ni, Pb, Cd) почвой и плодовыми телами четырех видов грибов в лесных экосистемах с различными уровнями антропогенного воздействия: дубовые насаждения в парке «Винновская роща» г. Ульяновска (высокий уровень антропогенного воздействия); в окрестностях с. Поникий Ключ в 15 км от г. Ульяновска (средний уровень воздействия); в окрестностях пгт Кузоватово в 111 км от г. Ульяновска (низкий уровень антропогенного воздействия). Уровень содержания ТМ в лесных экосистемах Кузоватовского района принят за фоновое содержание ТМ при сравнительном анализе загрязнений исследованных местообитаний.

Изученные насаждения характеризуются примерно одинаковыми почвенными и таксационными показателями: серые лесные почвы, состав насаждений 5Д3Б2Ос, подлесок из лещины обыкновенной, древостой порослевого происхождения V класса возраста, III класса бонитета с полнотой 0,5–0,6. В качестве биологических объектов исследований были выбраны два дереворазрушающих гриба, поражающих дуб черешчатый: ложный дубовый трутовик (*Phellinus robustus* (P. Karst.) Bourd. et Galz.) и серно-желтый трутовик (*Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing.) и два напочвенных макромицета: груздь пергаментный (*Lactarius pergamenus* (Fr.) Fr.) и подберезовик (*Leccinum scabrum* (Fr.) S. F. Gray.). Результаты исследований содержания ТМ в почве представлены в табл. 1.

В обследованных местообитаниях прослеживается тенденция к увеличению содержания ТМ в почве по мере усиления антропогенного воздействия на лесные экосистемы: суммарное содержание ТМ в почве в Винновской роще в 1,6 раза больше, чем в слабо антропогенно нарушенных лесных насаждениях в окрестностях пгт Кузоватово.

Таблица 1

Содержание ТМ в серых лесных почвах различных местообитаний

Место взятия образца	Содержание ТМ, мг/кг сухого вещества					Сумма
	Cu	Zn	Ni	Pb	Cd	
Винновская роща	11,78± 0,32	24,05±0,21	11,83±0,22	5,85±0,29	3,40±0,13	56,91
Поникий Ключ	9,80±0,26	21,88±0,17	9,83±0,30	5,75±0,19	3,05±0,11	50,31
Кузоватово	2,98±0,15	18,62±0,39	6,07±0,12	5,03±0,17	2,42±0,15	35,12

В табл. 2 отражено содержание тех же ТМ в плодовых телах напочвенных макромицетов груздя пергаментного и подберезовика.

Таблица 2

Содержание ТМ в плодовых телах напочвенных грибов в различных местообитаниях

Место взятия образца	Содержание ТМ, мг/кг сухого вещества					Сумма
	Cu	Zn	Ni	Pb	Cd	
Груздь пергаментный						
Винновская роща	14,60±0,26	26,66±0,68	12,43±0,12	6,62±0,11	3,83±0,22	64,14
Поникий Ключ	13,68±0,19	25,28±0,85	12,32±0,07	6,45±0,10	3,20±0,14	60,93
Кузоватово	4,38±0,30	18,90±0,48	8,12±0,04	6,17±0,07	2,05±0,05	39,62
Подберезовик						
Винновская роща	16,56±0,33	25,86±0,53	12,48±0,12	7,58±0,07	4,10±0,06	66,58
Поникий Ключ	15,20±0,24	25,53±0,59	10,22±0,12	7,47±0,08	4,07±0,05	62,49
Кузоватово	5,08±0,15	19,67±0,32	6,13±0,05	5,20±0,09	3,05±0,05	39,13

В результате проведенных исследований установлено, что по мере усиления антропогенного воздействия на лесные экосистемы увеличивается содержание ТМ в плодовых телах обоих напочвенных грибов. Кроме того, на всех обследованных участках содержание ТМ в плодовых телах напочвенных грибов несколько выше по сравнению с их содержанием в почве соответствующих местообитаний.

Полученные данные показывают, что в общем сохраняется тенденция увеличения содержания ТМ в плодовых телах грибов по мере усиления антропогенного воздействия на лесные насаждения. Заметно также повышение содержания ТМ в плодовых телах трутовых грибов по сравнению с их содержанием в плодовых телах наземных сапротрофов, особенно в почве (табл. 3).

Древесина дуба является субстратом, на котором обнаружены ложный дубовый и серно-желтый трутовики. Поэтому представляет определенный интерес изучение содержания ТМ в этом субстрате, так как это позволит проследить характер движения и накопления ТМ по всей трофической цепи – от почвы до трутовиков.

Содержание ТМ в древесине дуба зависит от экологических условий местопроизрастания древостоев: чем более загрязнена окружающая среда, тем выше содержание ТМ в древесине. Результаты исследований показывают, что суммарное содержание ТМ в древесине дуба по отдельным местообитаниям выше, чем содержание их в почве. Причем, чем больше антропогенная нагрузка на лесные насаждения,

Таблица 3

Содержание ТМ в плодовых телах трутовых грибов в различных местообитаниях

Место взятия образца	Содержание ТМ, мг/кг сухого вещества					Сумма
	Cu	Zn	Ni	Pb	Cd	
Ложный дубовый трутовик						
Винновская роща	26,35±0,49	30,32±0,78	14,38±0,07	7,17±0,12	4,75±0,10	82,97
Поникий Ключ	15,18±0,47	28,62±0,86	13,63±0,12	6,73±0,12	4,17±0,08	68,33
Кузоватово	5,03±0,47	19,52±0,20	9,17±0,08	7,28±0,07	1,13±0,05	42,13
Серно-желтый трутовик						
Винновская роща	16,65±0,43	27,98±0,69	13,90±0,14	8,38±0,09	4,88±0,12	71,79
Поникий Ключ	15,18±0,34	32,00±0,83	14,18±0,07	7,93±0,30	4,10±0,06	73,39
Кузоватово	6,13±0,29	23,55±0,44	7,12±0,04	6,15±0,08	3,93±0,16	46,88

тем выше содержание ТМ в древесине. Особенно четко это проявляется для меди, цинка, никеля и частично свинца. Содержание кадмия в древесине и почве находится примерно на одном уровне, что может быть объяснено сравнительно низким его содержанием в исследованных местообитаниях (табл. 4).

Таблица 4

Содержание ТМ в древесине дуба черешчатого в различных местообитаниях

Место взятия образца	Содержание ТМ, мг/кг сухого вещества					Сумма
	Cu	Zn	Ni	Pb	Cd	
Винновская роща	22,55+0,45	27,22+0,31	12,86+0,14	6,29+0,18	3,75+0,13	72,67
Поникий Ключ	14,02+0,24	25,83+0,14	11,80+0,29	5,91+0,14	3,05+0,13	60,61
Кузоватово	4,88+0,08	17,58+0,30	6,65+0,15	5,02+0,13	1,05+0,07	35,18

Полученные результаты дают основание констатировать, что наблюдается тенденция увеличения суммарного содержания ТМ, а также отдельных элементов в плодовых телах по мере повышения трофического уровня грибов. Ложный дубовый трутовик, занимающий более высокий трофический уровень, содержит ТМ больше, чем груздь пергаментный. В свою очередь груздь накапливает ТМ больше, чем почва, на которой он растет.

Для оценки способности накапливать поллютанты определялся коэффициент биологического накопления металлов (Кб) – отношение концентрации металла в плодовых телах грибов к их содержанию

в субстрате, на котором они растут. При этом, если Кб<1, то организм-биоиндикатор загрязнений относится к деконцентраторам, если Кб=1 – к микроконцентраторам, если Кб>1 – к макроконцентраторам (Поддубный, Христофорова, 1999). Определены коэффициенты биологического накопления металлов в двух системах: гриб – почва и гриб – древесина (табл. 5).

Груздь пергаментный и ложный дубовый трутовик по всем исследованным тяжелым металлам, кроме кадмия в лесах с наименьшей антропогенной нагрузкой (Кузоватово), являются макроконцентраторами загрязнений почвы, подберезовик и серно-желтый трутовик – макроконцентраторами всех тяжелых металлов во всех местообитаниях. Полученные коэффициенты биологического накопления ТМ подтверждают вывод о том, что по мере повышения трофического уровня организма-индикатора увеличивается содержание в нем ТМ.

Таблица 5

Коэффициенты биологического накопления металлов в плодовых телах грибов по отношению к субстратам

Место взятия образца	Содержание ТМ, мг/кг сухого вещества				Сумма
	Cu	Zn	Ni	Pb	Cd
Груздь. Почва					
Винновская роща	1,24	1,11	1,05	1,13	1,13
Поникий Ключ	1,40	1,16	1,25	1,12	1,05
Кузоватово	1,47	1,02	1,33	1,23	0,85
Подберезовик. Почва					
Винновская роща	1,41	1,08	1,05	1,29	1,21
Поникий Ключ	1,40	1,17	1,04	1,32	1,34
Кузоватово	1,70	1,06	1,01	1,03	1,26
Ложный дубовый трутовик. Почва					
Винновская роща	2,24	1,26	1,26	1,22	1,40
Поникий Ключ	1,55	1,31	1,29	1,17	1,36
Кузоватово	1,69	1,05	1,51	1,44	0,47
Серно-желтый трутовик. Почва					
Винновская роща	1,41	1,16	1,17	1,43	1,43
Поникий Ключ	1,55	1,46	1,44	1,38	1,69
Кузоватово	2,05	1,26	1,17	1,22	1,62
Ложный дубовый трутовик. Древесина дуба					
Винновская роща	1,17	1,11	1,12	1,13	1,26
Поникий Ключ	1,08	1,10	1,16	1,14	1,33
Кузоватово	1,03	1,11	1,38	1,45	1,08
Серно-желтый трутовик. Древесина дуба					
Винновская роща	0,74	1,03	1,08	1,33	1,30
Поникий Ключ	1,08	1,24	1,20	1,34	1,34
Кузоватово	1,26	1,34	1,07	1,23	3,74

Выявлены и определены грибы-доминанты разных эволюционных групп и трофических уровней лесных экосистем:

– на дубе черешчатом: облигатный паразит, возбудитель мучнистой росы листьев – *Microsphaera alphitoides* Griff. et Maubl., факультативный сапротроф, ложный дубовый трутовик – *Phellinus robustus* (Karst.) Bourd. et Galz., факультативный паразит, опенок осенний – *Armillaria mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm., облигатный сапротроф, кориолус разноцветный – *Coriolus versicolor* (L.: Fr.) Quél.;

– на березе повислой: факультативный сапротроф, настоящий трутовик – *Fomes fomentarius* (L.:Fr.) Fr., облигатный сапротроф, березовый пластинчатый трутовик – *Lenzites betulina* (Fr.) Fr.;

– на клене остролистном: факультативный сапротроф, возбудитель черной пятнистости листьев – *Rhytisma acerinum* (Pers.) Fr.;

– на вязе мелколистном: факультативный паразит, чешуйчатый трутовик – *Polyporus squamosus* Huds.: Fr.;

– на сосне обыкновенной: факультативные сапротрофы, сосновая губка – *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) Pilát. и возбудитель обыкновенного шютте хвои – *Lophodermium pinastri* Chev.;

– на почве: облигатный сапротроф, шампиньон лесной – *Agaricus sylvaticus* Secr.

В перечисленных представителях микобиоты определялось содержание следующих тяжелых металлов: Cu, Zn, Ni, Cd, Pb, Co, Fe. Установлено содержание отдельных металлов в плодовых телах грибов в разных лесорастительных условиях и с различным уровнем антропогенной нагрузки. Изучено содержание ТМ в пораженных и не пораженных болезнями листьях и хвое некоторых древесных пород. Для некоторых грибов определение содержания ТМ проводилось несколько раз в течение вегетационного периода, чтобы получить представление о динамике накопления ТМ в течение определенного временного интервала.

Для сравнительного анализа накопления ТМ в отдельных представителях микобиоты и в субстратах, на которых они произрастают, определялось суммарное содержание ТМ в каждой пробе, а также среднее арифметическое для каждого вида гриба, если было несколько проб из разных мест обитания гриба. Кроме того, для получения сравнительных данных по отдельным ТМ определялось суммарное и среднее содержание ТМ в каждом виде гриба.

При анализе полученных данных необходимо учитывать следующее: многие из металлов, которые определялись в грибах в процессе исследований, являются биогенными, то есть входят в состав структурных компонентов грибной клетки и участвуют в метаболизме грибов. По данным З. Э. Беккер (1988), в составе грибной золы содержится до 75% калия

и фосфора, а в остальных 25% золы обнаружены почти 50 различных элементов, обычно встречающихся в почве: магний, железо, медь, цинк, марганец, кальций и др. Поэтому при анализе результатов исследований необходимо иметь в виду, что полученные данные по содержанию ТМ являются суммарными, включающими в себя как биогенные, так накопленные элементы. Результаты исследований представлены ниже.

Для изучения содержания ТМ были выбраны грибы, развивающиеся на лиственных породах: березе повислой – *Betula pendula* Roth., дубе черешчатом – *Quercus robur* L., вязе мелколистном – *Ulmus parvifolia* Jacg., на хвойных: сосне обыкновенной – *Pinus sylvestris* L., на почве. В табл. 6 приведены данные по содержанию ТМ в плодовых телах грибов в различных местообитаниях. Анализ полученных данных показывает, что наибольшее среднее суммарное содержание ТМ наблюдается в плодовом теле ложного дубового трутовика (в среднем 74,97 мг/100 г сухого вещества), а наименьшее – в плодовом теле березового пластинчатого трутовика (44,93 мг).

Содержание ТМ в плодовых телах остальных исследованных грибов образует следующий ряд по мере снижения количества ТМ: чешуйчатый трутовик – 68,88; опенок осенний – 63,03; шампиньон лесной – 58,88; настоящий трутовик – 47,24; кориолус разноцветный – 45,80 мг/100 г.

В плодовых телах исследованных грибов больше всего содержится железа, в среднем на один обезличенный вид гриба 21,99 мг; меньше всего кадмия – 1,50 мг/100 г. Содержание остальных металлов в среднем на один вид гриба образует следующий ряд по мере его уменьшения: цинк – 15,86; никель – 7,36; свинец – 5,26; медь – 3,09 и кобальт 2,61 мг/100 г.

Настоящий трутовик начинает свое развитие как паразит на березе, занимая трофический уровень консумента, а заканчивает как сапротроф, занимая трофический уровень редуцента. Больше всего в плодовом теле настоящего трутовика содержится железа –14,98; меньше всего – кадмия – 0,77 мг/100 г. Остальные металлы выстраиваются в следующий ряд по мере уменьшения их количества: никель – 11,30; свинец – 7,57; цинк – 7,41; кобальт – 3,03; медь – 2,18 мг/100 г. Следует отметить незначительное содержание меди в плодовых телах настоящего трутовика.

Наиболее загрязненным местообитанием взятия образцов настоящего трутовика является участок смешанного леса (состав 6Д4БедС) в парке «Победа» г. Ульяновска у автомобильной трассы. Поэтому образцы гриба в указанном местообитании имеют более высокие показатели содержания большинства ТМ, чем в лесных местообитаниях пгт Майна и Старая Майна.

Таблица 6

Содержание ТМ в грибах разных эволюционных групп

Вид гриба	Место, время сбора	Cu	Zn	Ni	Cd	Pb	Co	Fe	Итого	Среднее
Ложный дубовый трутовик	Старая Майна, 21.07.02	1,54+ 0,14	36,74+ 0,94	10,56+ 0,18	0,40+ 0,08	7,86+ 0,36	2,66+ 0,18	22,68+ 0,5	82,44	
	Еремкино, 15.07.02	5,30+ 0,13	9,54+ 0,35	3,51+ 0,17	0,74+ 0,04	3,60+ 0,12	1,58+ 0,03	20,70+ 0,42	44,96	74,97
	Ульяновск, 20.07.02	5,43+ 0,12	38,08+ 0,27	12,74+ 0,21	0,93+ 0,10	8,82+ 0,27	3,45+ 0,16	28,05+ 0,17	97,50	
Среднее		4,09	28,12	8,94	0,69	6,76	2,56	23,81		74,97
Настоящий трутовик	Майна, 07.07.02	2,26+ 0,54	5,40+ 0,26	8,84+ 0,10	0,68+ 0,22	3,42+ 0,54	2,38+ 0,22	25,24+ 0,34	48,22	
	Старая Майна, 08.07.02	1,18+ 0,16	7,76+ 0,40	11,00+ 0,36	0,80+ 0,16	9,20+ 0,52	2,72+ 0,38	9,60+ 0,20	42,26	47,24
	Ульяновск, 09.07.02	3,09+ 0,09	9,07+ 0,32	14,07+ 0,31	0,83+ 0,09	10,11+ 0,17	4,00+ 0,14	10,09+ 0,16	51,26	
Среднее		2,18	7,41	11,30	0,77	7,57	3,03	14,98		47,24
Чешуйчатый трутовик	Шиловка, 03.07.02	4,92+ 0,24	12,04+ 0,56	17,07+ 0,02	1,12+ 0,01	0,91+ 0,01	2,18+ 0,16	26,30+ 0,76	64,55	
	Кузоватово, 09.02.02	2,34+ 0,12	8,50+ 0,21	7,65+ 0,09	1,22+ 0,08	5,21+ 0,12	2,98+ 0. 20	23,40+ 0,32	51,30	68,88
	Ульяновск, 11.07.02	4,38+ 0,18	28,34+ 0,41	11,18+ 0,26	3,12+ 0,20	5,30+ 0,06	2,10+ 0,08	36,40+ 0,69	90,82	
Среднее		3,88	16,29	11,96	1,82	3,81	2,42	28,70		68,88
Опенок осенний	Кузоватово, 18.09.02	1,98+ 0,09	19,07+ 0,24	4,06+ 0,21	0,98+ 0,11	3,87+ 0,32	2,00+ 0,09	19,03+ 0,54	50,99	
	Майна, 23.09.02	2,09+ 0,10	19,87 +0,31	4,98+ 0,22	2,32+ 0,21	3,69+ 0,22	2,94+ 0,20	27,01 +0,33	62,90	63,03
	Ульяновск, 28.09.02	4,54+ 0,26	25,34+ 0,37	4,34+ 0,25	2,98+ 0,11	5,04+ 0,31	3,03+ 0,23	29,95+ 0,75	75,22	
Среднее		2,87	21,42	4,46	2,09	4,20	2,66	25,33		63,03
Шампиньон лесной	Николаевка, 09.07.02	3,09+ 0,08	11,63+ 0,34	3,98+ 0,31	1,83+ 0,32	4,05+ 0,21	2,65+ 0,23	27,78+ 0,41	55,01	
	Сенгилей, 14.07.02	2,69+ 0,31	14,09+ 0,42	2,93+ 0,33	0,95+ 0,07	3,87+ 0,08	1,64+ 0,09	21,66+ 0,63	47,83	58,88
	Ульяновск, 17.07.02	3,99+ 0,09	15,06+ 0,14	8,08+ 0,18	1,56+ 0,08	8,77+ 0,23	5,32+ 0,23	31,06+ 0,43	73,84	
Среднее		3,25	13,59	4,99	1,45	5,56	3,20	26,83		58,88
Кориолус разноцвет.	Барыш, 19.07.02	3,05+ 0,23	12,34+ 0,21	4,34+ 0,14	0,87+ 0,08	5,36+ 0,11	1,95+ 0,25	16,77+ 0,27	44,68	

Окончание табл. 6

Вид гриба	Место, время сбора	Cu	Zn	Ni	Cd	Pb	Co	Fe	Итого	Среднее
Кориолус разноцвет.	Новоспасское, 21.07.02	2,54+ 0,11	10,87+ 0,32	2,99+ 0,23	1,05+ 0,09	3,98+ 0,12	2,54+ 0,32	15,32+ 0,31	39,29	45,80
	Ульяновск, 13.07.02	3,67+ 0,23	15,06+ 0,28	5,23+ 0,15	2,96+ 0,11	4,96+ 0,21	2,78+ 0,12	18,78+ 0,43	53,44	
Среднее		3,08	12,76	4,18	1,63	4,77	2,42	16,96		45,80
Березовый пластин. трутовик	Старая Майна, 21.08.02	2,43+ 0,11	14,83+ 0,43	3,98+ 0,32	2,54+ 0,21	2,96+ 0,12	1,79+ 0,16	16,43+ 0,21	44,96	
	Сенгилей, 16.08.02	1,76+ 0,21	6,65+ 0,22	7,08+ 0,12	1,01+ 0,06	2,02+ 0,11	1,54+ 0,08	15,06+ 0,32	35,12	44,93
	Ульяновск, 28.08.02	2,67+ 0,16	12,76+ 0,23	6,07+ 0,42	2,65+ 0,09	7,53+ 0,32	2,62+ 0,21	20,43+ 0,48	54,73	
Среднее		2,29	11,41	5,71	2,06	4,17	1,98	17,31		44,93
Итого		21,64	111,0	51,54	10,51	36,84	18,27	153,9		
Среднее		3,09	15,86	7,36	1,50	5,26	2,61	21,99		

Ложный дубовый трутовик, являясь факультативным сапротрофом, начинает свое развитие как консумент, а впоследствии занимает трофический уровень редуцента. Больше всего в плодовых телах ложного дубового трутовика содержится цинка, в среднем – 28,12, меньше всего кадмия – 0,69 мг/100 г. Железа содержится 23,81, никеля – 8,94, свинца – 6,76, меди – 4,09 и кобальта – 2,56 мг/100 г сухого вещества.

Наиболее загрязненным местообитанием взятия образцов ложного дубового трутовика является участок дубового леса в парке «Победа», у автодороги Ульяновск – Ишеевка. На данном участке отмечено наивысшее содержание большинства ТМ в плодовых телах гриба.

Чешуйчатый трутовик в основном развивается на отмершей древесине, но иногда может поражать ослабленные деревья, то есть этот трутовик чаще всего занимает трофический уровень редуцентов, иногда может выступать в качестве консумента и относится к факультативным паразитам.

Анализ полученных данных показывает, что плодовое тело чешуйчатого трутовика накапливает больше всего железа – 28,70, меньше кадмия – 1,82 мг. Кроме того, в его плодовых телах содержится цинка – 16,29, никеля – 11,96, свинца – 3,81, кобальта – 2,42 мг/100 г сухого вещества.

Из трех исследованных местообитаний – парк «Молодежный» в г. Ульяновске, окрестности пгт Кузоватово и окрестности с. Шиловки Сенгилеевского района – первый является наиболее загрязненным. Поэтому содержание большинства ТМ в плодовых телах чешуйчатого трутовика в парке «Молодежный» выше, чем в окрестностях с. Шиловки и пгт Кузоватово.

Кориолус разноцветный является облигатным сапротрофом и занимает трофический уровень редуцента. В его плодовом теле больше всего содержится железа – 16,96 мг, меньше всего – кадмия – 1,63 мг. Остальные ТМ располагаются в следующий ряд: Zn>Pb>Ni>Cu>Co. Наибольшее суммарное содержание ТМ отмечено в плодовом теле гриба, собранного в парке города.

Факультативный паразит опенок осенний, занимающий трофический уровень редуцента, больше всего содержит железа – 25,33 мг, меньше всего кадмия – 2,09 мг. Остальные тяжелые металлы образуют следующий ряд: Zn (21,42)>Ni (4,46)>Pb (4,20)>Cu (2,87)>Co (2,66). Наибольшее суммарное содержание ТМ в опенке отмечено в парке «Победа» г. Ульяновска.

Облигатный напочвенный сапротроф шампиньон лесной содержит больше всего железа – 26,83, меньше всего – кадмия – 1,45 мг. Содержание других ТМ: цинка – 13,59, свинца – 5,56, никеля – 4,99, меди – 3,25 и кобальта – 3,20 мг. Наибольшее суммарное содержание ТМ отмечено в плодовом теле шампиньона, собранного в лесопарке г. Ульяновска.

Березовый пластинчатый трутовик является облигатным сапротрофом и занимает трофический уровень редуцента. Его плодовое тело больше всего накапливает железа – 17,31 мг, меньше всего кобальта – 1,98 мг. Остальные металлы располагаются в следующий ряд: Zn>Ni>Pb>Cu>Cd. Наибольшее суммарное содержание ТМ отмечено в плодовом теле гриба, собранного в лесопарке «Победа».

Анализ суммарного поэлементного содержания ТМ по всем грибам показывает следующее. Большинство исследованных грибов содержит больше всего железа – 153,92 мг; меньше всего кадмия – 10,51 мг. Сравнительно много в плодовых телах изученных грибов цинка – 111,00 мг, в два раза меньше никеля – 51,54 мг. Свинца содержится 36,84, меди 21,64 и кобальта 18,27 мг. В отдельных грибах эти соотношения могут меняться. Так, например, в плодовых телах ложного дубового трутовика содержание цинка (28,12 мг) больше, чем железа (23,81 мг). В плодовом теле настоящего трутовика никеля (11,30 мг) содержится больше, чем цинка (7,41 мг). В плодовом теле березового пластинчатого трутовика кобальта содержится меньше, чем кадмия.

Анализируя полученные результаты содержания ТМ в плодовых телах грибов, развивающихся на различных субстратах, можно констатировать следующее. Достоверно установленной зависимости суммарного содержания ТМ в плодовых телах макромицетов от вида субстрата (древесина и почва) в проведенных исследованиях не обнаружено. Также не выявлено четко установленной зависимости между трофическим уровнем гриба (сапротрофы, полусапротрофы, полупаразиты и паразиты) и суммарным содержанием ТМ в плодовых телах.

Грибы, вызывающие различные пятнистости листьев, мучнистую росу, пожелтение и опадение хвои, занимают определенные трофические уровни в пищевых цепях лесных экосистем и через них также осуществляется движение ТМ. С этой точки зрения представляет большой научный интерес исследование характера накопления отдельных ТМ листьями и хвоей, пораженных и не пораженных этими болезнями. Анализ литературных данных показывает, что почва как основа экотопа в значительной мере определяет химический состав произрастающих на ней растений. Многие авторы (Алексеева-Попова и др., 1984; Гравель и др., 1994; Матвеев и др., 1997 и др.) отмечают видовые различия в характере аккумуляции металлов у разных растений. Установлено, что видовая специфичность накопления металлов может проявляться очень четко, поскольку для некоторых видов становятся нормой концентрации тяжелых металлов, в сотни и тысячи раз превосходящие фоновые (Fernandes, Henriques, 1991). Такие аномальные виды редки, но они являются удобными биоиндикаторами повышенного содержания тяжелых металлов в почве или подстилающих породах.

По данным Н. В. Прохоровой и др. (1998), среди древесных пород способностью к повышенной аккумуляции тяжелых металлов в листьях обладают представители семейств *Aceraceae* и *Ulmaceae*. Наиболее низкие показатели накопления ТМ выявлены в хвое хвойных пород.

В табл. 7 представлены результаты исследований содержания ТМ в непораженных листьях, а также пораженных облигатными паразитами (возбудителями мучнистой росы), занимающих в лесных экосистемах трофические уровни консументов, и факультативными сапротрофами (возбудители черной пятнистости листьев клена остролистного и обыкновенного шютте хвои сосны). Возбудители черной пятнистости листьев и обыкновенного шютте хвои выступают вначале как консументы, а на завершающей стадии своего развития — как редуценты.

Таблица 7

Содержание ТМ в листьях и хвое древесных растений

Показатель	Место, время сбора	Cu	Zn	Ni	Cd	Pb	Co	Fe	Итого	Среднее
Здоровые листья дуба	Кузоватово, 22.08.02	3,50+ 0,12	11,56+ 0,33	9,86+ 0,21	1,06+ 0,02	6,64+ 0,24	3,52+ 0,12	12,82+ 0,12	48,96	
	Майна, 14.08.02	4,62+ 0,17	5,32+ 0,24	9,94+ 0,12	0,83+ 0,09	4,02+ 0,23	4,12+ 0,21	10,36+ 0,32	39,21	49,34
	Ульяновск, 28.08.02	4,89+ 0. 23	12,87+ 0,56	10,08+ 0,32	1,36+ 0,11	6. 96+ 0,22	4,87+ 0,31	18,84+ 0,76	59,87	
Среднее		4,34	9,91	9,96	1,08	5,87	4,17	14,01		49,34
Листья дуба с мучн. росой	Кузоватово, 22.08.02	7,88+ 0,31	11,20+ 0,16	16,98+ 0,19	0,82+ 0,02	7,48+ 0,35	3,90+ 0,19	12,20+ 0,81	60,46	
	Майна, 15.08.02	5,56+ 0,31	6,22+ 0,34	19,96+ 0,32	0,95+ 0,21	4,73+ 0,11	6,72+ 0,23	10,04+ 0,42	54,18	63,18
	Ульяновск, 28.08.02	8,09+ 0,41	12,97+ 0,32	19,45+ 0,72	1,06+ 0,11	8,53+ 0,21	6,98+ 0,31	17,84+ 0,82	74,92	
Среднее		7,18	10,13	18,79	0,94	6,91	5,87	13,36		63,18
Здоровые листья клена	Кузоватово, 15.08.02	5,30+ 0,12	7,00+ 0,41	11,84+ 0,73	1,80+ 0,08	4,74+ 0,14	4,06+ 0,21	15,08+ 0,57	49,82	
	Старая Майна, 19.08.02	5,45+ 0,36	8,11+ 0,22	10,67+ 0,76	1,49+ 0,11	6,32+ 0,35	4,87+ 0,41	16,34+ 0,51	53,25	54,44
	Ульяновск, 08.08.02	6,07+ 0,42	8,94+ 0,64	11,92+ 0,76	1,94+ 0,09	7,89+ 0,45	4,76+ 0,32	18,75+ 0,64	60,27	
Среднее		5,61	8,02	11,47	1,74	6,32	4,56	16,72		54,44
Листья клена с черной пятнист.	Кузоватово, 16.08.02	6,28+ 0,11	9,11+ 0,23	12,93+ 0,78	1,98+ 0,11	8,84+ 0,65	5,04+ 0,47	21,56+ 0,53	65,74	
	Старая Майна, 20.08.02	5,98+ 0,28	10,11 +0,32	12,74+ 0,64	2,08+ 0,09	8,76+ 0,52	5,07+ 0,41	20,65+ 0,73	65,39	87,99
	Ульяновск, 11.08.02	6,01+ 0,32	6,72+ 0,14	18,92+ 0,23	1,52+ 0,08	6,90+ 0,13	5,42+ 0,34	87,36+ 0,36	132,85	
Среднее		6,09	8,65	14,86	1,86	8,17	5,17	43,19		87,99
Здоровая хвоя сосны	Кузоватово, 19.08.02	6,51+ 0,31	11,62+ 0,60	17,16+ 0,58	1,66+ 0,09	7,21+ 0,39	1,48+ 0,17	22,20+ 0,30	67,84	
	Майна, 14.08.02	5,65+ 0,41	9,95+ 0,36	17,65+ 0,46	1,43+ 0,21	8,87+ 0,43	1,21+ 0,11	24,52+ 0,43	69,28	70,30
	Ульяновск, 22.08.02	6,54+ 0,03	12,0+ 0,64	16,9+ 0,54	1,74+ 0,23	9,86+ 0,41	1,54 + 0,23	25,1+ 0,38	73,79	
Среднее		6,23	11,21	17,25	1,61	8,65	1,41	23,94		70,30
Хвоя с обыкнов. шютте	Кузоватово, 20.08.02	5,98+ 0,43	8,54+ 0,54	8,98+ 0,63	0,73+ 0,09	5,00+ 0,24	4,09+ 0,23	8,06+ 0,41	41,38	
	Майна, 14.08.02	6,05+ 0,32	8,31+ 0,42	7,89+ 0,34	0,94+ 0,11	4,85+ 0,12	4,21+ 0,32	10,65+ 0,38	42,90	45,45
	Ульяновск, 22.08.02	7,23+ 0,45	8,43+ 0,36	6,73+ 0,43	1,04+ 0,12	8,65+ 0,39	4,67+ 0,46	15,32+ 0,56	52,07	
Среднее		6,42	8,43	7,86	0,90	6,17	4,33	11,34		45,45

Для анализа образцы хвои и листьев были взяты в местообитаниях с разным уровнем антропогенного воздействия на леса. Результаты исследований показывают следующее. Во всех вариантах исследований суммарное содержание ТМ в листьях, пораженных грибами, выше, чем в здоровых листьях. Исключением является сосна, у которой суммарное содержание ТМ в здоровой хвое (70,30 мг) выше, чем в хвое, пораженной возбудителем обыкновенного шютте (45,45 мг). Существенное влияние на характер накопления ТМ в ассимиляционном аппарате растений оказывают антропогенные и техногенные нагрузки. Особенно наглядно это различие проявляется при сравнении данных по суммарному содержанию ТМ в листьях и хвое, собранных в лесопарке «Победа» г. Ульяновска и в лесах сельской местности. Например, здоровые листья клена остролистного, собранные в парке «Победа», содержат ТМ (60,27 мг) почти в полтора раза больше, чем аналогичные листья, собранные в 100 км от города, в окрестностях с. Коромысловки Кузоватовского района (49,82 мг); листья, пораженные черной пятнистостью, содержат ТМ соответственно 132,85 и 65,74 мг, то есть и здесь разница почти в два раза. Такая же картина наблюдается по всем исследованным древесным породам и болезням.

Анализ содержания ТМ в здоровых листьях и хвое показывает, что больше всего содержат ТМ здоровая хвоя в парке г. Ульяновска (73,79 мг), меньше – здоровые листья дуба черешчатого (39,21 мг) в окрестностях пгт Майна.

Большое суммарное содержание ТМ отмечено в листьях клена остролистного, пораженного черной пятнистостью, в среднем по трем местообитаниям 87,99 мг; несколько ниже – в листьях дуба черешчатого, пораженного мучнистой росой, 63,18 мг и еще ниже – в хвое сосны, пораженной обыкновенным шютте 45,45 мг.

Здоровые листья дуба больше всего содержат железа (14,01 мг), меньше всего – кадмия (1,08 мг). Остальные металлы располагаются в следующий ряд: Ni>Zn>Pb>Cu>Co. Картина несколько меняется при поражении листьев дуба возбудителем мучнистой росы. Листья дуба с мучнистой росой больше всего содержат никеля (18,79 мг), меньше всего кадмия – 0,94 мг, примерно столько же, сколько в здоровых листьях. Железа содержится 13,36 мг, цинка – 10,13 мг, меди – 7,18 мг, свинца – 6,91 мг, кобальта – 5,87 мг.

В здоровых и больных листьях клена остролистного больше всего содержится железа – соответственно 16,72 и 43,19 мг; меньше всего кадмия – 1,74 и 1,86 мг. В здоровой хвое сосны больше всего отмечено железа – 23,94 мг, меньше всего кобальта – 1,41 мг. Никеля

находится в хвое сосны –17,25 мг, цинка – 11,21 мг, свинца – 8,65 мг, меди – 6,23 мг и кадмия – 1,61 мг. При снижении суммарного содержания ТМ в хвое, пораженной обыкновенным шютте, содержание отдельных металлов образует ряд: железо – 11,34, цинк – 8,43, никель – 7,86, медь – 6,42, свинец – 6,17, кобальт – 4,33 и кадмий – 0,90 мг.

Таким образом, при поражении лиственных древесных пород (дуба черешчатого) облигатным паразитом (возбудителем мучнистой росы) при увеличении общего суммарного содержания ТМ в больных листьях по сравнению со здоровыми наблюдается количественное перераспределение содержания отдельных ТМ: если в здоровых листьях по количеству преобладает железо, то в пораженных болезнью на первое место выходит никель.

При поражении клена остролистного факультативным сапротрофом (возбудителем черной пятнистости) при общем увеличении суммарного содержания ТМ по сравнению со здоровыми листьями отмечено преобладание содержания железа в здоровых и больных листьях над другими ТМ.

При поражении хвои сосны обыкновенной (шютте обыкновенным) установлено снижение суммарного содержания ТМ по сравнению со здоровой хвоей. В то же время наблюдается изменение количественного содержания отдельных ТМ: в здоровой хвое больше всего содержится железа и меньше кобальта; в пораженной хвое на первом месте также остается железо, но на последнее месте выходит кадмий.

Для того чтобы использовать представителей микобиоты в качестве биоиндикаторов загрязнения ТМ лесных экосистем, необходимо знать содержание этих металлов в субстратах, на которых растут грибы. Для этого было проведено изучение содержания ТМ в древесине и почве в разных местообитаниях грибов. Результаты исследований представлены в табл. 8, анализ который дает основание констатировать следующее. Из трех типов почв (черноземная, серая лесная и песчаная) наибольшее суммарное содержание ТМ наблюдается в черноземной почве лесопарка г. Ульяновска (74,98 мг), наименьшее – в песчаной почве в окрестностях Белого озера Николаевского района (35,73 мг). Эти результаты согласуются с литературными данными и указывают на то, что по мере усиления техногенного влияния увеличивается накопление ТМ в почвах. Такая же тенденция к увеличению содержания ТМ по мере усиления антропогенного воздействия на лесные экосистемы сохраняется для древесины и плодовых тел исследованных грибов.

Таблица 8

Содержание ТМ в разных субстратах

Вид субстрата	Место сбора	Cu	Zn	Ni	Cd	Pb	Co	Fe	Итого
Почва чернозем	Ульяновск	3,45+ 0,21	15,41+ 0,39	7,97+ 0,41	1,09+ 0,03	3,96+ 0,11	1,86+ 0,08	41,24+ 0,21	74,98
Древесина вяза	Ульяновск	6,04+ 0,20	23,20+ 0,17	9,71+ 0,19	1,32+ 0,08	4,36+ 0,13	2,21+ 0,11	32,18+ 0,43	79,02
Трутовик чешуйчатый	Ульяновск	4,38+ 0,18	28,34+ 0,46	11,18+ 0,26	3,12+ 0,20	5,30+ 0,06	2,10+ 0,0,08	36,40+ 0,69	90,82
Почва серая лесная	Кузоватово	8,42+ 0,28	7,92+ 0,51	10,08+ 0,65	1,70+ 0,01	5,06+ 0,06	4,41+ 0,18	13,54+ 0,19	51,13
Древесина березы	Кузоватово	9,08+ 0,11	15,60+ 0,32	5,60+ 0,30	2,31+ 0,31	5,19+ 0,22	3,00+ 0,06	18,40+ 0,26	59,18
Трутовик настоящий	Кузоватово	9,00+ 0,13	18,40+ 0,64	12,00+ 0,38	1,00+ 0,01	10,00+ 0,31	3,60+ 0,38	18,81+ 0,16	72,81
Почва чернозем	Еремкино	6,31+ 0,17	7,43+ 0,61	4,24+ 0,25	0,91+ 0,02	8,21+ 0,31	3,06+ 0,21	17,41+ 0,24	47,57
Древесина дуба	Еремкино	5,39+ 0,13	9,54+ 0,35	3,50+ 0,17	0,74+ 0,04	6,60+ 0,12	1,58+ 0,03	20,70+ 0,42	48,05
Ложный дубовый трутовик	Еремкино	4,02+ 0,17	11,28+ 0,36	15,24+ 0,58	1,14+ 0,20	5,06+ 0,29	3,72+ 0,21	23,20+ 0,12	63,66
Почва песчаная	Белое озеро	3,91+ 0,26	8,62+ 0,11	6,66+ 0,26	0,88+ 0,12	1,06+ 0,44	3,74+ 0,13	10,86+ 0,51	35,73
Древесина сосны	Белое озеро	6,24+ 0,32	9,46+ 0,48	12,34+ 0,55	1,42+ 0,04	6,66+ 0,17	14,12+ 0,18	12,12+ 0,27	62,36
Сосновая губка	Белое озеро	7,86+ 0,38	22,90+ 0,52	20,30+ 0,91	1,00+ 0,09	3,40+ 0,21	4,21+ 0,19	16,31+ 0,42	75,98

Результаты исследований показывают, что в экологической пирамиде почва – древесина – гриб по мере перехода с одного трофического уровня на другой суммарное содержание ТМ увеличивается. Например, песчаная почва содержит 35,74 мг ТМ, древесина сосны, растущей на этой почве, – 62,36 мг, плодовое тело сосновой губки, развивающейся на этой сосне, – 75,98 мг. Следовательно, подтверждается закон экологических пирамид об аккумуляции загрязнений в вершине пирамиды.

Поскольку лесные экосистемы характеризуются разнообразными типами леса, с научной точки зрения интересно выяснить характер накопления ТМ в различных лесорастительных условиях. Изучено содержание ТМ в плодовых телах ложного дубового трутовика в трех типах леса: дубняки лещинный, липовый и разнотравный и в плодовых телах сосновой губки в сосняках лишайниковом, брусничном и черничном. Исследования проводились в Кузоватовском лесхозе вдоль автомобильной трассы. Результаты исследований представлены в табл. 9.

Таблица 9

Содержание ТМ в плодовых телах трутовиков в разных лесорастительных условиях

Вид гриба	Тип леса	Cu	Zn	Ni	Cd	Pb	Co	Fe	Итого
Ложный дубовый трутовик	Дубняк лещинный	4,89+ 0,21	6,75+ 0,42	8,43+ 0,37	1,09+ 0,09	5,11+ 0,21	2,54+ 0,12	17,95+ 0,53	46,76
	Дубняк липовый	5,06+ 0,32	5,04+ 0,23	7,98+ 0,34	1,28+ 0,11	6,45+ 0,36	1,96+ 0,17	19,54+ 0,45	47,31
	Дубняк разнотрав.	6,04+ 0,26	6,11+ 0,32	8,21+ 0,42	0,99+ 0,11	7,06+ 0,41	1,84+ 0,15	20,32+ 0,74	50,57
	Среднее	5,32	5,97	8,21	1,12	6,21	2,11	19,27	48,21
Губка сосновая	Сосняк лишайник	7,06+ 0,31	16,54+ 0,85	14,09+ 0,45	1,67+ 0,10	9,78+ 0,43	3,41+ 0,23	98,65+ 0,67	151,20
	Сосняк брусничный	8,42+ 0,45	17,09+ 0,73	13,75+ 0,35	1,52+ 0,23	10,43+ 0,37	4,01+ 0,31	101,21+ 0,96	156,43
	Сосняк черничный	8,18+ 0,54	21,48+ 0,63	18,53+ 0,71	1,42+ 0,21	11,22+ 0,52	4,04+ 0,12	121,42+ 0,63	186,29
	Среднее	7,87	18,37	15,45	1,53	10,48	3,82	107,09	164,63

Анализ полученных данных показывает, что в исследованных местообитаниях плодовое тело сосновой губки содержит в среднем (164,63 мг) больше ТМ, чем плодовое тело ложного дубового трутовика (48,21 мг). Определенной зависимости суммарного содержания ТМ от типа леса в обследованных лесах не обнаружено. Таким образом, можно констатировать, что определяющим фактором по накоплению ТМ в плодовых телах грибов является не тип леса, а степень загрязнения лесных местообитаний.

Выводы

В изученных лесных экосистемах наибольшее суммарное содержание ТМ обнаружено в плодовом теле ложного дубового трутовика – 74,97 мг, наименьшее в березовом пластинчатом трутовике – 44,93 мг.

Среднее содержание отдельных ТМ в изученных грибах образует следующий ряд: Fe>Zn>Ni>Pb>Cu>Co>Cd, хотя для отдельных видов грибов этот порядок размещения металлов может меняться.

Существенное влияние на содержание ТМ оказывают техногенные нагрузки на леса: чем сильнее это влияние, тем выше суммарное содержание ТМ в исследуемых субстратах.

Суммарное содержание ТМ в здоровых листьях изученных древесных пород ниже, чем в листьях, пораженных грибами.

Суммарное содержание ТМ в здоровой хвое сосны выше, чем в хвое, пораженной обыкновенным шютте.

Тяжелые металлы в здоровых листьях и хвое образуют следующий ряд (по средним значениям): Fe>Ni>Zn>Pb>Cu>Co>Cd, для отдельных пород могут быть отклонения.

Тяжелые металлы в больных листьях и хвое образуют следующий ряд с некоторыми отклонениями для отдельных пород: Fe>Ni>Zn>Cu>Pb>Co>Cd.

По мере продвижения к вершине экологической пирамиды почва – древесина – гриб содержание ТМ увеличивается.

В обследованных древостоях тип леса не оказывает существенного влияния на накопление ТМ в грибах.

Исследования выполнены при финансовой поддержке программы Министерства образования РФ «Научные исследования высшей школы по приоритетным направлениям науки и техники».

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева-Попова Н. В., Косицын А. В., Игошина Т. Н., Ильинская Н. Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* (Asteraceae) на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 466–473.

Беккер З. Э. Физиология и биохимия грибов. М., 1988. 230 с.

Брындина Е. В. Действие выбросов медеплавильного завода на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Сибирский эколог. журн. 2000. № 6. С. 679–684.

Вальков В. Ф. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на микроскопические грибы и *Azotobacter* чернозема обыкновенного // Экология. 1997. № 5. С. 388–391.

Гравель И. В., Яковлев Г. П., Петров Н. В. и др. Содержание тяжелых металлов в некоторых видах лекарственных растений Алтайского края // Растит. ресурсы. 1994. Т. 30, вып. 1–2. С. 101–107.

Добровольский Г. В., Никитин Е. Д. Функции почв в биосфере и экосистемах. М., 1990. 258 с.

Ефремов А. Л. Индикация радионуклидного загрязнения хвойных лесов по активности почвенной микробиоты // Почвоведение. 1997. № 6. С. 743–749.

Костюкевич И. И., Докшин А. М., Рязанов В. И., Галеев К. А. Оценка уровня воздействия содержания тяжелых металлов в почвах и растениях г. Альметьевска // Сб. эколого-токсиколог. характеристики г. Казани и пригородной зоны. Казань, 1991. С. 34–39.

Матвеев Н. М., Павловский В. А., Прохорова Н. В. Экологические основы аккумуляции тяжелых металлов сельскохозяйственными растениями в лесостепном и степном Поволжье. Самара, 1997. 215 с.

Медведева М. В., Бахмет О. М. Состояние почвенного лесного микробного комплекса, загрязненного поллютантами, на Северо-Западе России // Лесоведение. 2001. № 6. С. 47–50.

Прохорова Н. В., Матвеев Н. М., Павловский В. А. Аккумуляция тяжелых металлов дикорастущими и культурными растениями в лесостепном и степном Поволжье. Самара, 1998. 131 с.

Поддубный А. В., Христофорова Н. К. Оценка качества среды по содержанию тяжелых металлов в опенке осеннем *Armillaria mellea* // Микол. и фитопатол. 1999. Т. 33. № 4. С. 271–274.

Чураков Б. П. Взаимоотношения патогенных грибов с древесными растениями. М., 1993. 195 с.

Чураков Б. П., Божок Л. Л., Евсеева Н. А. и др. Представители микобиоты как индикаторы загрязнения почв тяжелыми металлами // Уч. Зап. УлГУ. Сер. экология. Ульяновск, 2000. Вып. 1 (2). С. 101–105.

Чураков Б. П., Божок Л. Л., Евсеева Н. А., Лисов Е. С. Микоиндикация загрязнения лесных экосистем тяжелыми металлами // Микол. и фитопатол. 2002. Т. 36, вып 3. С. 57–62.

Ягодин Б. А. Тяжелые металлы в системе почва – растение // Химия в сельском хоз-ве. 1996. № 5. С. 23–27.

Bargagli R. Trace Elements in Terrestrial Plants // Springer-Verlag. Berlin, 1998. P. 153–177.

Fernandes J. C., Henriques F. S. Biochemical, physiological and structural effect of excess copper in plants // The Botanical Rev. 1991. Vol. 57. N 3. P. 246–273.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эту коллективную монографию можно рассматривать как продолжение публикаций итогов наиболее значительных работ ведущих специалистов в области лесной фитопатологии и микологии, объединенных в издательскую серию «Грибные сообщества лесных экосистем». Периодичность издания томов серии связывается с периодичностью проведения международных конференций «Проблемы лесной фитопатологии и микологии», на которых рассматриваются актуальные проблемы дисциплин и связанные с ними проблемы в целом лесной отрасли. Все специалисты, принимающие участие в конференциях и представляющие, по мнению ее организаторов, интересные работы, могут являться авторами этой серии.

В монографии представлены итоги исследований, связанных не только непосредственно с болезнями леса, биологией и экологией видов и комплексов грибов различных групп, но и со смежными этим дисциплинам направлениями как теоретического, так и практического плана. Структура монографии отражает характер и содержание этих исследований.

Группа ведущих ученых часть своих исследований посвящает разработке теоретических проблем экологии, эволюции и таксономии видов и сообществ грибов, устойчивости лесов. Эти исследования важны для наиболее полного осмысления роли грибов различных групп в функционировании лесных экосистем, характера взаимоотношений между различными видами, комплексами грибов и автотрофами в разных экологических условиях.

В разделе экспериментальных исследований представлены работы ученых различных научных центров. Ведущие микологи МГУ предъявили результаты почти законченных исследований экологии и биологии рода Вешенка средней России с определительными таблицами, а также итоги изучения сообществ сапротрофных грибов наземных экосистем.

Очень интересными, подводящими итог долговременным исследованиям, являются работы, выполненные Кари Корхоненом (Финский лесной исследовательский институт, Вантаа), которые посвящены описанию экологии и географии видов грибов из родов *Armillaria* и *Heterobasidion*.

Широко представлена карельская школа лесных микологов и фитопатологов, ученые которой заслуженно являются ведущими специалистами (и не только в России) в области изучения грибов-симбиотрофов и ксилотрофных базидиомицетов.

Интересными и во многом новыми, поисковыми, соприкасающимися с лесной фитопатологией и микологией являются исследования объемных показателей процессов накопления и длительности разложения древесного отпада в лесах различных характеристик.

Традиционно актуальны для практики лесного дела, вызывающие постоянный интерес среди специалистов, работы белорусских фитопатологов во главе с Н. И. Федоровым. На этот раз ими рассмотрены экология и вредоносность одного из наиболее распространенных возбудителей смоляного рака сосны.

Заключают монографию актуальные в современных условиях высоких техногенных нагрузок исследования возможности накопления грибами тяжелых металлов в зонах антропогенных воздействий и использование этих характеристик для биоиндикации интенсивности загрязнения ими лесных экосистем.

Таким образом, представленные в монографии исследования посвящены многим проблемам лесной фитопатологии, микологии и некоторым другим вопросам лесного дела, связанным с этими направлениями.

Надеемся, что круг этих проблем будет неуклонно расширяться, а в наше сообщество лесных фитопатологов и микологов будут вливаться все новые авторы, посвятившие свою жизнь изучению одной из наиболее важных структур биосферы.

В. Г. Стороженко

ЭЛЕКТРОННЫЕ АДРЕСА АВТОРОВ

Институт лесоведения РАН. Москва

Стороженко В. Г. lesoved@mail. ru
Селочник Н. Н. selochnik@comail. ru

Институт леса Карельского научного центра РАН. Петрозаводск

Крутов В. И. krutov@krc. karelia. ru
Предтеченская О. О. opredt@krc. karelia. ru
Шубин В. И. shubin@krc. karelia. ru

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. Санкт-Петербург

Бондарцева М. А. mbond@IZ6284. spb. edu

Институт экологии растений и животных УрОРАН. Екатеринбург

Мухин В. А. victor. mukhin@ipae. uran. ru

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Гарибова Л. В. garibova@herba. msu. ru
Кураков А. В. avkur@soil. msu. ru
Лихачев А. Н. lihachev@herba. msu. ru

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия

Соловьев В. А. ekologysgu@mail. ru
Шорохова Е. В. shorohova@ES13334. spb. edu

Ульяновский государственный университет

Чураков И. П. churakovbp@sv. ulsu. ru

Белорусский государственный технологический университет. Минск

Федоров Н. И. yarmolov@rambler. ru

Finnish Forest Research Institute. Vantaa. Finland

Korhonen K. korhonen@metla. fi

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 5

I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

М. А. Бондарцева. Адаптация к субстрату как один из факторов эволюции афиллофороидных грибов 9

А. Н. Лихачев. Влияние эколого-трофической ниши на представленность видов и форм рода *Botrytis* в экосистемах Московской области . . . 21

В. А. Мухин, Н. В. Ушакова. Базовые таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов 40

В. Г. Стороженко. Устойчивые лесные сообщества 52

II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Л. В. Гарибова, Т. Н. Барсукова, М. Н. Чайка, С. Н. Лекомцева. Виды рода вешенка *Pleurotus* (Jacg..:Fr.) Kumm. средней полосы России . . . 61

K. Korhonen. Fungi belonginc to the Genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in EURASIA. 89

В. И. Крутов. Фитопатогенные микро- и макромицеты – консорты древесных пород в Республике Карелия 114

А. В. Кураков. Организация сообществ сапротрофных микроскопических грибов в наземных экосистемах 130

О. О. Предтеченская. Характер изменения обилия почвенного мицелия грибов при различных видах антропогенного воздействия 162

Н. Н. Селочник. Микобиота дубравных биогеоценозов южной лесостепи 177

В. А. Соловьев, О. Н. Малышева. Дереворазрушительная способность грибов: методы определения, эскизные модели и их параметры 197

В. Г. Стороженко. Показатели древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины 221

Н. И. Федоров, В. А. Ярмолович. Смоляной рак сосны обыкновенной в лесах Беларуси 239

Е. В. Шорохова, М. И. Гирфанов. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках 255

В. И. Шубин. Особенности организации макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах 272

Б. П. Чураков, У. П. Зырянова, С. В. Пантелеев. Аккумуляция тяжелых металлов представителями микобиоты в лесных экосистемах . . . 287

Заключение 306

Электронные адреса авторов 308

CONTENTS

Introduction 5

I. THEORETICAL STUDIE . . . . . .

M. A. Bondartseva. Adaptation to the substratum as one of the factors in the evolution of aphyllophoroid fungi 9
A. N. Likhachev. The effect of the ecotrophic niche on the occurrence of *Botrytis* species and forms in ecosystems of the Moscow region 21
V. A. Mukhin, N. V. Ushakova. Basic taxonomic spectra of xylotrophic basidiomycetes 40
V. G. Storozhenko. Stable forest communities 52

II. EXPERIMENTAL STUDIES . . . . . .
L. V. Garibova, T. N. Barsukova, M. N. Chaika, S. N. Lekomtseva. Species of genus *Pleurotus* (Jcag.:Fr.) Kumm. in central Russia 61
K. Korhonen. Fungi belonginc to the Genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in Eurasia 88
V. I. Krutov. Plant pathogenic micro- and macrofungi consortial with woody species in Republic of Karelia 114
A. V. Kurakov. Organization of saprotrophic microscopic fungi communities in terrestrial ecosystems 130
O. O. Predtechenskaya. Pattern of change of the fungal soil mycelium under various anthropogenic impacts 162
N. N. Selochnik. Fungal biota of southern forest-steppe oak forests 177
V. A. Solov'ev, O. N. Malysheva. Wood-destroying capacity of fungi: determination methods, draft models and their parameters 197
V. G. Storozhenko. Wood die-back parameters in primary spruce taiga of the Russian plain 221
N. I. Fedorov, V. A. Yarmolovich. Resin top disease of *Pinus sylvestris* in forests of Belorussia 239
E. V. Shorokhova, M. I. Girfanov. Decomposition of coarse wood debris in pristine spruce forests of middle taiga 255
V. I. Shubin. Organisation patterns of symbiotic macrofungi in forest ecosystems 272
B. P. Churakov, U. P. Zyrjanova, S. V. Panteleev. Heavy metal accumulation by fungal species in forest ecosystems 287

Concluding remarks 306

E-mail of authors 308

Научное издание

**ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

*Печатается по решению
Ученого совета Института лесоведения РАН*

Редактор *Г. В. Козлова*
Оригинал-макет *Т. Н. Люрина*

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 9.11.2004.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная UNION PRINT. Гарнитура «NewtonCTT».
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 19,5. Усл. п. л. 18,1. Тираж 300 экз. Изд. №19. Заказ 449.

Карельский научный центр
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50