

УДК 630*443.3

БИОСФЕРНАЯ РОЛЬ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L. И *ARMILLARIA MELLEAE* S.L. (НА ПРИМЕРЕ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО САЯНА)

© И.Н. Павлов

Ключевые слова: корневые патогены; *Armillaria melleae* s.l.; *Heterobasidion annosum* s.l.; *Pinus sibirica* Du Tour. Установлена определяющая роль корневых патогенов в куртинном усыхании кедрово-пихтовых лесов Западного Саяна на общем фоне ценоотического ослабления от различных факторов (старение древостоя, маломощные почвы, недостаток увлажнения). Биосферная роль дереворазрушающих грибов заключается в обеспечении устойчивых сукцессионных циклов, сохранении благоприятного баланса минеральных веществ не только за счет разложения мертвой древесины, но благодаря активному вмешательству в строение биоценоза (регулирование возрастной структуры, состава, строения).

Усыхание лесов является одной из наиболее значимых нерешенных проблем человечества. Усыханию подвержены десятки видов хвойных и лиственных древостоев в Северной Америке, Евразии. В качестве причин указываются как отдельно, так и в разных сочетаниях летние засухи и морозные зимы, повышение или понижение уровня грунтовых вод, разные виды техногенного загрязнения, энтомофиты, болезни, вызываемые грибами и другими патогенными организмами.

ПРОГРАММА И МЕТОДИКА. ОБЪЕКТЫ

Исследуемая территория относится к Нижне-Онинскому среднегорному округу горно-таежных и лесостепных светлохвойных лесов (Хакасская провинция) и Верхне-Онинскому тундрово-таежному району кедровых лесов (Северная Алтае-Саянская провинция) [1].

Климат резко континентальный, с продолжительной и холодной зимой, коротким и прохладным (в горах) летом. Осадки выпадают главным образом летом. Количество их сильно изменяется в зависимости от высоты местности и ориентации склонов от 400–500 мм в год в северных предгорьях до 1000–1200 мм на северных склонах, открытых в сторону влажных воздушных потоков. При этом небольшая часть северного макросклона Западного Саяна, включающая бассейны рек Карасибо и Оны (район исследования), а также хребты, граничащие с хакасскими степями, резко выделяется по условиям увлажнения и структуре поясности на фоне влажной «темнохвойной» Северной провинции [1]. В этих местах выпадает примерно в два раза меньше осадков, чем на тех же высотах в Северной провинции. Причина заключается в барьерной роли Абаканского хребта и влиянии сухой Минусинской котловины. Темнохвойные леса с преобладанием кедра распространены по высоким водоразделам.

Исследования были проведены в кедровых лесах разного возраста, состава, с учетом вертикальной поясности, произрастающих на почвах разной мощности и имеющих разную степень санитарного состояния.

Очаговый характер поражения, развитие мицелия (в т. ч. и на деревьях второй и третьей категории состояний – ослабленные и сильно ослабленные), характерные признаки деструкции ксилемы корней и основания ствола, истечение смолы позволили нам сделать предположение о воздействии корневых патогенов.

ОБСУЖДЕНИЕ И АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ

Среди причин усыхания роль корневых патогенов остается по-прежнему недооцененной. Даже при наличии явных описанных симптомов поражения *Armillaria melleae* s.l., роль армилляриоза в этиологии патологического процесса игнорируется [2, 3]. Причиной значительного занижения вредоносности возбудителей корневых гнилей является сложность их идентификации (часто отсутствие плодовых тел, обязательное сопряженное наличие следов поражения другими болезнями и вредителями).

Ранее нами была установлена определяющая роль корневых патогенов (*Armillaria melleae* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat.) в куртинном усыхании ленточных Минусинских боров [4]; сосновых лесов зеленой зоны г. Красноярска [5, 6]; темнохвойных лесов Восточного Саяна [7]. Усыхание кедрово-пихтовых лесов, значительно превышающее текущий естественный отпад, в горах Восточного и Западного Саяна наблюдается с конца XX в. Гибель деревьев имеет ярко выраженный очаговый характер. Очаги усыхания образуются на склонах разных экспозиций. Куртинное усыхание не установлено на пониженных элементах рельефа с глубокими почвами. Площадь очагов изменяется от 1 до 30 га. Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Возраст погибших деревьев кедра и пихты – 70–260 лет. Возобновление темнохвойными породами в очагах – удовлетворительное.

В результате обследования в очагах усыхания было выявлено поражение корней сосны сибирской и пихты сибирской у всех деревьев 2–5 категорий санитарного состояния. Веера мицелия *A. melleae* s.l. были найдены

на многих ослабленных и сильно ослабленных деревьях кедр и пихты. При этом поражалась какая-либо одна из сторон дерева, и именно с этой стороны происходило заселение ствола ксилофагами. У живых деревьев, растущих в непосредственной близости от деревьев, погибших в текущем году или ранее при небольшом усыхании боковых ветвей, также обнаружена гибель корней. Усыхание ветвей и корней происходит со стороны ранее погибших деревьев. Возможно, это происходит из-за срастания корневых систем или распространения ризоморф опенка.

Распространение гнили, вызываемой опенком, ведет к снижению устойчивости деревьев кедр к вредителям (*Ips sexdentatus* Boerner; *Monochamus urusovi* Fisch.; *Ips typographus* L.; *Pityogenes chalcographus* L. и др. ксилофагам) и в дальнейшем приводит к их быстрому усыханию. Гибель наступает даже при отсутствии сопутствующих болезней и вредителей, может быть в течение более длительного времени. Деревья пихты сибирской часто бывают окольцованы быстро растущим мицелием опенка, поднимающегося на высоту до 1,5 м. Окольцевание сосны сибирской старше 50 лет мицелием опенка установлено не было. На деревьях старшего возраста все мицелия развивается на корнях и, как правило, не поднимается выше корневой шейки.

Активизировались процессы куртинного усыхания кедр 5–7 лет назад. Триггерным механизмом, запустившим процесс, могло явиться сочетание неблагоприятных для деревьев климатических факторов в сочетании с определенными эдафическими условиями. И (или) комплекс благоприятных факторов для патогенных организмов. Одни и те же климатические факторы могли привести как к ослаблению деревьев кедр, пихты, так и росту вирулентности и агрессивности корневых патогенов. Для очагов куртинного усыхания характерны маломощные почвы и наличие в почвенном профиле крупных камней (30–50 см). В то же время даже в непосредственной близости от них (20–30 м) под биогруппами кедр 1–2 категории санитарного состояния в корнеобитаемом слое преобладает мелко и среднещепнистая фракция при большей глубине корнепроницаемого слоя. Это является неоспоримым доказательством определяющей роли эдафических условий на устойчивость сосны сибирской.

Куртинное усыхание в результате воздействия корневой губки (*H. parviporum* Niemelä & Korhonen) было установлено в кедровых насаждениях, произрастающих на повышенных элементах рельефа.

Одними из наиболее интересных объектов являются предгольцовые кедр 1800 м. В данных условиях кедр не формирует сплошное насаждение, а растет биогруппами, приуроченными к благоприятным условиям экотопа (проточное увлажнение, защита от ветра, достаточно плодородные почвы). Диффузное усыхание кедр представлено повсеместно на всей площади плато. В качестве причины гибели установлено патогенное воздействие опенка. Однако больших очагов не образуется, возможно, из-за отсутствия срастания корней. Одной из причин успешного развития опенка в столь неблагоприятных условиях является отсутствие значительного промерзания почвы в зимний период (ручьи не перемерзают, снеговой покров достигает высоты двух метров).

Для территории, выбранной в качестве контроля, отличительной особенностью является большое количество осадков, типичное для северных предгорий Западного Саяна. Это и является одной из основных причин устойчивости кедр, в т. ч. к корневым патогенам. Подтверждением этого является отсутствие значительного куртинного усыхания среди старовозрастных насаждений кедр в предгорьях хребтов Ергаки и Араданский. Их расположение на пути переноса воздушных масс определяет обилие осадков в наветренной части макросклона (1000–1500 мм, половина годовой суммы осадков выпадает в течение трех летних месяцев) и резкое снижение их количества на подветренной стороне. В то же время для Восточного Саяна, где нами установлено массовое куртинное усыхание пихтово-кедровых лесов, характерен более континентальный климат.

Факультативным паразитам и сапротрофам в таежных лесах принадлежит особая роль. Наряду с деструкцией органических остатков растений они являются важной частью гомеостатического механизма леса [8]. Несмотря на их малую долю в составе экосистемы, управляющее воздействие на общий поток энергии (запас фитомассы) чрезвычайно высоко. Степень их патогенного воздействия и вредоносность изменяются значительно и зависят от множества параметров (характеристика ценоза, его соответствие лесорастительным условиям, наличие факторов, вызвавших резкое ослабление, и пр.). Любое внешнее воздействие на лесной ценоз (в т. ч. и активная хозяйственная деятельность) требует его адекватной перестройки. И чем своевременнее произойдет компенсация, чем быстрее ответная реакция отдельных элементов сообщества, тем это будет иметь меньший ущерб. При существующих глобальных изменениях среды обитания (антропогенное воздействие, климатические аномалии) роль возбудителей микозов древесных растений в биоценозах будет неуклонно возрастать.

Факторы, определяющие необходимость своевременных сукцессионных смен:

1) *климат*. Непрерывные многолетние циклы изменения климата, безусловно, определяют потребность адекватного изменения строения биоценоза (состав древостоя, горизонтальная и вертикальная структура, распределение биометрических показателей). Лишь своевременные сукцессионные смены могут обеспечить устойчивое состояние биогеоценоза, выполнение им средообразующих функций в современных условиях. Особенно важны процессы своевременного изменения структуры смешанных по составу биоценозов, состоящих из видов, отличающихся разной экологической пластичностью. Так, в нашем случае именно насаждения с равномерным участием в составе кедр и пихты (а также несколько единиц березы) в большей степени подвержены куртинному усыханию;

2) *истощение почвы*. Длительное произрастание темнохвойных видов на одном месте ведет к снижению почвенного плодородия. Поэтому смена на лиственные для его восстановления является необходимым условием дальнейшего устойчивого развития экосистемы. Для того чтобы избежать истощения почвы, которое в дальнейшем может привести к масштабному разрушению существующего хвойных лесов и невозможности функционирования биоценозов, обладающих высокими средообразующими функциями, необходима отрицательная



Рис. 1. Схема влияния эдафических условий и осадков на устойчивость кедровых древостоев к *A. mellea* s.l. (1 – глубина корнепроницаемого слоя; 2 – среднегодовое количество осадков)

обратная связь. Энергия отрицательной обратной связи крайне мала по сравнению с потоком энергии через систему. Низкоэнергетические компоненты, многократно усиливающие эффекты высокоэнергетических обратных связей, – основная особенность кибернетических систем [8]. Этим требованиям, характерным для управляющих механизмов, безусловно, отвечает и опенок.

Таким образом, для определенного сочетания лесорастительных и климатических условий существует определенная оптимальная сукцессионная серия, обеспечивающая долговременное (бесконечно долгое) поддержание гомеостаза биогеоценоза в целом, обеспечивающая взаимную приспособляемость организмов и среды [9]. Схематически сопряженное влияние эдафических условий и осадков на предельный возраст кедровых древостоев показано на рис. 1.

В качестве основного управляющего механизма выделен опенок. В оптимальных условиях произрастания (глубокие плодородные почвы и достаточное увлажнение, отсутствие засушливых периодов) опенок развивается на сильно ослабленных деревьях и мертвой древесине (роль сапротрофа), способствуя восстановлению почвенного плодородия. Естественно, что с увеличением возраста кедровых насаждений для них требуются более глубокие почвы и возрастает потребность во влаге. Древостой становится избыточной нагрузкой на экосистему. Снижается устойчивость кедра и пихты к биотическому воздействию. Система отклоняется от гомеостатического плато. И при значительном дефиците осадков на маломощных почвах опенок уже поражает все категории состояния деревьев кедра (роль факультативного паразита). При этом чем меньше выпадает осадков и меньшая глубина корнепроницаемого слоя почвы, тем меньшего возраста может достигнуть кедровое насаждение.

Мозаичность почвенного покрова обеспечивает разный возраст вступления кедрового древостоя в критический период снижения устойчивости к биотическому воздействию. Как следствие, кластерное (от 1 до 30 га и более) постепенное омоложение (с восстановлением или повышением почвенного плодородия) таежных лесов с сохранением их средообразующих

функций. При отсутствии данного механизма возможен катастрофический сценарий развития. Кедр благодаря своим биологическим свойствам (долговечность, теневыносливость) может занять огромную территорию. Это будет одноярусный, разновозрастный кедр с отсутствием подроста, подлесочных пород, микробиологические процессы в почве будут заторможены. Снижение биоразнообразия не может не сказаться на устойчивости экосистемы в целом. Единичная гибель деревьев не может как-то повлиять на омоложение древостоя. В итоге – массовая гибель тайги на огромной территории, например, в результате изменения климата, катастрофического пожара и пр. На рис. 2 показан алгоритм усыхания кедровых древостоев. Одним из основных ценотических факторов разрушения древостоев кедра является его вступление в возрастную стадию, при которой снижается естественная устойчивость в т. ч. и к биотическому воздействию. Устойчивость (и долголетие) снижается при малой глубине корнеобитаемого слоя, низкого плодородия почвы. При наступлении засушливого периода влияние эдафических условий становится определяющим. Увеличение порывов ветра способствует проникновению возбудителей корневых гнилей через повреждения корней.

Корневые патогены легко преодолевают защитные механизмы деревьев кедра сибирского, ослабленного неблагоприятными условиями произрастания. Широкое распространение опенка обеспечивает наличие инфекции практически во всех типах леса. Нами при проведении раскопок корней в здоровых древостоях, в присутствии опенка на пнях лиственных деревьев, установлено частичное повреждение корней сосны обыкновенной и сибирской, пихты сибирской, ели сибирской. Однако повреждения имели незначительный характер и были успешно инактивированы (засмолены). Тем не менее, куртинное усыхание кедрово-пихтового древостоя абсолютно не является катастрофическим явлением. Это начало новой сукцессионной серии. Удовлетворительное количество подроста кедра и пихты обеспечит успешное восстановление древостоя без смены главной породы (при отсутствии пожаров). Интенсивное развитие живого напочвенного покрова, березы, подлесочных пород, а также активизация



Рис. 2. Алгоритм усыхания кедровых древостоев

микробиологических процессов в почве обеспечит восстановление почвенного плодородия. Также новое строение биоценоза (состав древостоя, горизонтальная и вертикальная структура) будет лучше соответствовать новым климатическим параметрам. С учетом существующего изменения климата данные перестройки будут благоприятны для устойчивого функционирования биоценоза в новых условиях.

ВЫВОДЫ

Несмотря на определяющую роль корневых патогенов в куртинном усыхании кедрово-пихтовых лесов Западного Саяна, их не следует рассматривать как исключительно «вредные» организмы. Гибель лесов происходит на фоне ценотического ослабления от различных факторов (старение древостоя, маломощные почвы, недостаток увлажнения). В свою очередь, биосферная роль *Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l. заключается в обеспечении устойчивых сукцессионных циклов (на новых этапах оптимально соответствующих климатическим условиям), сохранении благоприятного баланса минеральных веществ не только за счет разложения мертвой древесины, но благодаря активному вмешательству в строение биоценоза (регулирование возрастной структуры, состава, строения и пр.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Назимова Д.И. Лесорастительное районирование Западного Саяна // Лесоведение. 1968. № 1. С. 3-17.
2. Манько Ю.И. Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в центральной Сихотэ-Алине // Лесоведение. 1998. № 1. С. 3-15.
3. Nagel T.A., Diaci J. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia // Can. J. Forest Res. 36. 2006. № 3. С. 629-638.
4. Павлов И.Н., Барабанова О.А., Корхонен К. Патогенные свойства *Heterobasidion annosum* (fr.) Bref s. str. и *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen в различных лесорастительных условиях сопок Минусинской впадины // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 123-124.
5. Павлов И.Н., Миронов А.Г. Роль грибов *Armillaria mellea* s.l. в куртинном усыхании хвойных лесов юга Восточной Сибири // Вестник КрасГАУ. 2006. № 12. С. 146-152.
6. Павлов И.Н., Миронов А.Г. Интенсификация поражающего биотического воздействия в хвойных лесах юга Восточной Сибири // Лесное хозяйство. 2007. № 4. С. 43-45.
7. Павлов И.Н. [и др.] Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна – корневые патогены // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 1. С. 33-41.
8. Одум Ю.П. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.
9. Вернадский В.И. Очерки геохимии. М.: Горгеоиздат, 1934. 379 с.

Поступила в редакцию 20 марта 2013 г.

Pavlov I.N. BIOSPHERE ROLE OF TREE DEVASTATING MUSHROOMS *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L. AND *ARMILLARIA MELLEA* S.L. (ON EXAMPLE OF CEDRINE FOREST OF WEST SAYANA)

The defining role root rot disease (*A. mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l.) in Forest Decline (*Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb.) of West Sayana is established. Coniferous wood are weakened as a result some factors (aging; not too deep ground, deficiency of wetting). Biosphere role of Wood-destroying fungi is preservation of steady succession, conservation of the favourable balance mineral material (decompositions of wood, adjustment structure of biocoenosis).

Key words: root rot disease; *Armillaria mellea* s.l.; *Heterobasidion annosum* s.l.; *Pinus sibirica* Du Tour.