

По степени распространения возбудителей парши в РА можно их разделить на три группы.

1. Виды, встречающиеся редко, имеющие ограниченный ареал растений-хозяев. К ним относятся *Fusicladium carpophilum* (Thüm.) Oudem. (= *F. amygdali* Ducomet) на миндале – *Amygdalus communis*; *F. orbiculatum* (Desm.) Thüm. на видах рябины – *Sorbus boissieri*, *S. takhtadgianii*, *S. tamanchjanii*, *S. terminalis*, *S. hajastana*; *F. eriobotryae* (Cavara) Sacc. на японской мушмуле – *Eriobotrya japonica*.

2. Виды, распространение которых ограничено, несмотря на широкое распространение растений-хозяев и наличие благоприятных факторов. К ним относятся *F. carpini* Osipian на грабе – *Carpinus caucasica*; *F. saliciperduum* (Allesch. & Tubeuf) Lind на иве – *Salix* spp.; *F. betulae* Aderh. на березе – *Betula* sp.; *F. pruni* Ducomet на сливе – *Prunus domestica*; *F. fraxini* Aderh. на ясене – *Fraxinus excelsior*; *F. radiosum* (Lib.) Lind на тополе – *Populus tremula*.

3. Виды, встречающиеся повсеместно в местах произрастания растений хозяев с оптимальными условиями для развития грибов. К ним относятся *F. pomi* (Fr.) Lind (= *F. dendriticum* (Wallr.) Fuckel) на дикорастущих и культурных видах яблони – *Malus baccata*, *M. domestica*, *M. orientalis*, *M. silvestris* и других; *F. pirinum* (Lib.) Fuckel (= *F. pyrorum* (Lib.) Fuckel) на дикорастущих и культурных видах груши – *Pirus communis*, *P. caucasica* и др.; *F. cerasi* (Rabenh.) Erikss. на вишне – *Cerasus vulgaris*.

Д.Н. Тетеревниковой-Бабаян и М.Г. Таслахчян (1973) описан ископаемый вид гриба, соответствующий роду *Fusicladium* – *Fusicladiites conservatus* Babayan & Tasl., обнаруженный в третичных глинах близ г. Раздан на глубине 774-790 м, между верхним палеогеном и нижним неогеном.

Литература

1. Осипян Л.Л. Микофлора Армянской ССР, т. III. Гифальные грибы. Ереван: ЕГУ, 1975. - 643 с.
2. Сенекеримян Я.А. Поражаемость паршой яблони и груши в Армянской ССР // Известия АН АрмССР, биол. и с.-х. науки. - 1952. - 5, 3. - С. 69-78.
3. Тетеревникова-Бабаян Д.Н., Таслахчян М. Г. Новые виды фоссильных грибов из Армении // Микология и фитопатология. – Ленинград, 1973. - 7, 3. - С. 180-182.
4. Arx J.A. von. Plant Pathogenic Fungi // Beihefte zur Nova Hedwigia. - 1987. - 87: 1-288.
5. Schubert K., Ritschel A., Braun U. A monograph of *Fusicladium* s.lat. (hyphomycetes) // Schlechtendalia. - 2003. - 9: 1-132.

ЗНАЧЕНИЕ КОРНЕВЫХ ПАТОГЕНОВ В ПРОЦЕССАХ МАССОВОГО УСЫХАНИЯ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Павлов И.Н.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Сибирский федеральный университет,
forester24@mail.ru

THE ROLE OF ROOT ROT DISEASE IN THE CONIFER DECLINE OF THE SIBERIA AND FAR EAST RUSSIA

Pavlov I.N.

Root rot disease (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat., *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer) is the main cause of forest decline. Climate change (surface air temperature increase; increase the amount and frequency of precipitation, increase of wind load), woodcutting, anthropogenic pollution are the main reasons of the root rot pathogens activation. An additional important factor promoting the appearance of root rot disease is decreasing biological stability of trees because of limited growth of root systems of *Pinus sibirica* Du Tour, *Pinus koraiensis* Siebold&Zucc, *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb. in the shallow soils (15-25 centimeters) in conditions of spreading hard rock under (East Sayan, West Sayan, Kuznetsk Alatau, Sihote-Alin). An additional important factor promoting the appearance of *H. annosum* root rot is the presence of loam interlayer among sandy deposits (Minusinsk depression and pinewood of the south West Siberia. This creates favorable moisture conditions for *H. annosum*: water drainage at the humid period due to sandy framing of a focus, and water retention by loam elements at the arid period). The mosaic structure of soil should be taken into consideration at reforestation. Forest decline on non deep soils is preceded by considerable decrease of tree ring width and increase of death of trees at young age (20-40 years).

Массовое усыхание хвойных лесов, возникающее внезапно и быстро распространяющееся на большие площади, отмечается в последние два десятилетия в различных районах бореальной зоны и представляет одну из наиболее важных проблем лесного хозяйства. В настоящее время отсутствует единство в понимании этиологии и патогенеза для большинства отмечаемых случаев гибели лесов в результате воздействия комплекса болезней и вредителей.

В результате многолетних наблюдений (1996–2015 гг.) на постоянных пробных площадях, маршрутных обследованиях с закладкой временных пробных площадей на ключевых участках южной тайги и лесостепи Сибири, лиственничном редколесье полуострова Таймыр, горно-таежных лесах Западного и Восточного Саян, Кузнецкого Алатау, а также Сихотэ-Алинь установлено, что в куртинном усыхании хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока значение возбудителей корневых гнилей (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat., *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.) на фоне снижения биологической устойчивости хвойных деревьев из-за недостаточного увлажнения в отдельные периоды, неблагоприятного температурного режима, техногенного загрязнения воздуха и других видов антропогенного воздействия является основным.

Развитие мицелия под корой сырораствующих деревьев, очаговый характер поражения, характерные признаки деструкции ксилемы корней, основания ствола, истечение смолы позволили нам сделать вывод о воздействии корневых патогенов. Для *A. mellea* s.l. было характерно образование веера мицелия под корой не только сильно ослабленных и усыхающих деревьев, но, часто, на ослабленных или даже на деревьях без признаков ослабления (*Abies sibirica*). Площадь очагов патологического отпада изменяется от 0,1 до 30 га. Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Возраст погибших деревьев – 50-260 лет. В большей степени усыханию подвержены *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Abies nephrolepis*. В отличие от *Heterobasidion annosum* s.l. и других корневых патогенов усыхание хвойных деревьев в результате воздействия *A. mellea* s.l. происходит очень быстро, без какого-либо предварительного заметного ослабления древостоя.

Причиной существующего в настоящее время значительного занижения вредоносности возбудителей корневых гнилей является сложность их идентификации, часто отсутствие плодовых тел, обязательное сопряженное поражение другими болезнями и вредителями.

На территории Сибири в результате скрещивания моноспоровых культур из плодовых тел опенка из очагов куртинного усыхания с тестерами европейских и китайских видов, проведенного при активном содействии и помощи К. Корхонена (Finnish Forest Research Institute) было выявлено два вида входящих в комплекс *A. mellea* s.l.: *A. borealis* Marxm.&Korh. обладает ярко выраженными патогенными свойствами и встречается во всех обследованных нами усыхающих древостоях; *A. cepistipes* Velen. – обнаружен только на старом сухостое. С применением указанного метода на территории Сибири было выделено два вида корневой губки *H. annosum* (Fr.) Bref. s. str. и *H. parviporum* Niemelä&Korhonen.

Спусковым механизмом эпифитотий корневых гнилей древесных пород в определенной возрастной стадии древостоя является сочетание неблагоприятных для деревьев климатических и эдафических аномалий и (или) комплекс благоприятных факторов для патогенных организмов. Одни и те же климатические аномалии могли привести как к ослаблению хвойных деревьев, так и к росту вирулентности и агрессивности корневых патогенов. В целом, основными причинами активизации возбудителей корневых гнилей и последующего массового усыхания хвойных лесов являются:

- достижение определенного возраста, при котором замедляются физиологические процессы и снижается устойчивость ко многим неблагоприятным факторам и биотическому воздействию;
- увеличение температуры приземного слоя воздуха в последние два-три десятилетия для районов массового куртинного усыхания хвойных древостоев. Рост температуры почвы на глубине 0,2 и 0,4 м, в сравнении с температурой приземного слоя воздуха, происходит более интенсивно (особенно в осенний период);
- возрастание ветровой нагрузки на леса, содействующее развитию раневых гнилей;
- рубка деревьев, способствующая распространению корневых патогенов;
- рост численности популяций стволовых вредителей (*Monochamus urussovi* Fisch.; *Ips typographus* L.; *Ips sexdentatus* Boerner; *Tomicus minor* Hartig, *Tomicus piniperda* L.), в т.ч. инвазивных видов (*Polygraphus proximus* Blandford). Этому способствует потепление климата; лесозаготовки; накопление древесного отпада и сильно ослабленных деревьев в результате воздействия

возбудителей корневых гнилей. Значительно ослабленные корневыми патогенами деревья не могут обеспечить успешную защиту от насекомых и в период их массового размножения погибают. Часто, при быстром окольцовывании *A. borealis* корневой шейки *A. sibirica* и *A. nephrolepis* усыхание происходит без участия ксилофагов;

➤ сопутствующие болезни (листьев, сосудистые и некрозно-раковые): *Cytospora chrysosperma* (Pers.) Fr., (для *Populus tremula*); *Peridermium pini* (Willd.) Lév. (для *Pinus silvestris*); *Cronartium ribicola* J.C.Fisch. (для *Pinus sibirica*) и др.;

➤ отсутствие оптимального видового баланса микоценоза;

➤ строение древостоя, несоответствующее лесорастительным условиям (состав, горизонтальная и вертикальная структуры, распределение биометрических показателей);

➤ техногенное загрязнение, ведущее к общему снижению устойчивости хвойных лесов;

➤ изменение водного режима в результате увеличения количества осадков, а также причин антропогенного происхождения (подпор грунтовых вод при строительстве дорог, сооружение водохранилищ). Так, на территории приенисейской части Инской ленты (Минусинские боры) абсолютная величина подъема грунтовых вод составила 2-4 м (прежде всего за счет создания искусственных озер, уплотнение грунта под дорогами, фильтрации воды через карст из Саяно-Шушенского водохранилища). Следует отметить, что избыток влаги в почве, равно как и её дефицит ведут к ускоренному отмиранию корней и это значительно упрощает механизм заражения деревьев возбудителями корневых гнилей и распространение болезни по корневой системе. Для корневых патогенов кратковременная засуха представляет меньшую опасность, чем для дерева-хозяина.

Сопряженность центров образования очагов патологического отпада с эдафическими аномалиями (благоприятными для корневых патогенов и одновременно снижающих биологическую устойчивость древесных растений) была характерна для всех изученных пораженных биогеоценозов. Были выделены следующие виды эдафических аномалий:

1. **Восточный и Западный Саяны, Кузнецкое Алатау, Сихотэ-Алинь.** Маломощные почвы (корнеобитаемый слой 20-40 см), подстилаемые твердыми горными породами, ведущими к ограничению роста корневых систем хвойных древесных растений; наличие в почвенном профиле крупных камней; повышенная влажность, пониженное значение pH, большее содержание глинистой фракции в иллювиальном горизонте почвы. Чаще всего очаги куртинного усыхания образуются в средней части хорошо прогреваемых склонов ЮВ-Ю-ЮЗ экспозиции (приуроченность к освещенным хорошо прогреваемым склонам возрастает с высотой над уровнем моря). В этих условиях снижение биологической устойчивости древесных растений из-за недостатка влаги и питательных веществ, хорошая прогреваемость почвы способствуют возрастанию вирулентности и агрессивности корневых патогенов.

2. **Минусинские ленточные боры, ленточные боры юга Западной Сибири** Суглинистые прослойки среди песчаных отложений способствуют формированию оптимальной для корневой губки влажности, прежде всего, подъем (аккумуляция) влаги по суглинистым элементам в засушливый период (особо важно на этапе заражения древесных растений).

3. **На землях, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования** в менее плодородных условиях с нарушенной структурой почвы и подплужной подошвой у древесных растений снижается устойчивость к климатическим аномалиям и любому биотическому воздействию.

Также долговременным фактором определяющим устойчивость, в первую очередь сосновых древостоев, является **густота произрастания** на первых этапах формирования насаждения. Для устойчивых древостоев (без признаков поражения возбудителями корневых гнилей) характерно достаточно свободное произрастание в молодом возрасте. Они смогли избежать влияния «эффекта группового угнетения», который имеет место в одновозрастном загущенном древостое при достаточно равномерном размещении отдельных особей на площади после смыкания крон и вступления соснового древостоя в фазу жесткой конкуренции и активной дифференциации. Кроме этого, в результате естественного изреживания образуется значительное количество отпада, который легко заселяется *Armillaria mellea* s.l. и (или) *Heterobasidion annosum* s.l., одинаково хорошо развивающимися как на древесном отпаде, так и на живых растениях. В дальнейшем через сросшиеся корни, после возрастания агрессивности патогена, осуществляется его переход на живые деревья.

Массовое усыхание кедровых лесов (*Pinus sibirica*) приурочено к территориям, испытывающим определенный **дефицит осадков** (Восточный Саян; часть северного макросклона Западного

Саяна, включающая бассейны рек Карасибо и Оны, под влиянием барьерной роли Абаканского хребта и сухой Минусинской котловины; восточный макросклон Кузнецкого Алатау). В тоже время для территорий, выбранных в качестве контроля, имеющих незначительный патологический отпад (например, Анзасское участковое лесничество), отличительной особенностью является большее количество осадков, типичное для северных предгорий Западного Саяна, являющееся одной из основных причин устойчивости кедра, в том числе и к корневым патогенам. Подтверждением этого также является отсутствие значительного куртинного усыхания среди старовозрастных насаждений кедра 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.

Следует ли относить возбудителей корневых гнилей к исключительно вредным организмам. В смешанных разновозрастных насаждениях при наличии широкого биоразнообразия дереворазрушающих грибов (антагонистов корневым патогенам), вирусов и других микроорганизмов (сверхпаразитов) процессы возникновения и затухания очагов усыхания идут непрерывно. Однако площадь усыхания редко превышает 0,1 га. После гибели части деревьев в очагах усыхания состояние и прирост оставшихся в насаждении за счет оптимизации условий произрастания в целом улучшается. В дальнейшем, за счет естественного возобновления в очагах, сохраняется разновозрастный, смешанный по составу древостой, отличающийся большей устойчивостью к болезням, вредителям и климатическим аномалиям.

Все виды, входящие в устойчивую экосистему, высоко коррелированы друг с другом и образуют единую кибернетическую систему. При этом управление и, следовательно, ее устойчивость во многом зависит от своевременной ответной реакции отдельных элементов сообщества. Естественно, быстрота реакции зависит от состояния составляющих его организмов. Ослабленные, больные, генетически не соответствующие конкретным условиям особи не могут своевременно отреагировать (увеличением численности, продуктивности) на изменения в состоянии окружающей среды, численности сопряженных видов и пр. и это может привести к значительным нарушениям во всей экосистеме. Поэтому они должны быть своевременно удалены из биоценоза. Следовательно, роль корневых патогенов – это, прежде всего, функция элиминации и деструкции ослабленных и отстающих в росте деревьев или достигших критического возраста и мешающих дальнейшему развитию молодого поколения (Павлов, 2006). Одной из важнейших функций биотрофного (в том числе дереворазрушающего) комплекса грибов является регуляция структуры фитоценоза в процессах сукцессии лесного сообщества к состоянию наибольшей сбалансированности всех его ценологических структур (Стороженко, 2008).

При сочетании ряда факторов создаются условия для формирования эпифитотий. Устойчивые климатические изменения, благоприятные для развития корневых патогенов, совсем не обязательно должны привести к полному уничтожению хвойных лесов. Конечно, изменится их состав, возрастная структура, что потребует соответствующих изменений и хозяйственных мероприятий (заготовка древесины, лесовосстановление, противопожарное обустройство). Полная гибель древесных растений невыгодна патогенным грибам, так как это лишит их кормовой базы. Существующие механизмы, предотвращающие разрушение системы «хозяин-паразит», выработаны в процессе длительной эволюции. Известен пример естественного отбора на понижение вирулентности. Так, сразу после интродукции миксоматоза в Австралию для борьбы с завезенными туда кроликами вирус убивал животных в течение нескольких дней (Levin, Pimentel, 1981). Затем вирулентный штамм был вытеснен менее вирулентным. Так как авирулентные штаммы разрушали свой ресурс не так быстро, как вирулентные, то их становилось все больше и больше, и они распространились шире (Одум, 1986).

В целом, дереворазрушающим грибам (факультативным паразитам и факультативным сапротрофам) в таежных лесах принадлежит особая роль. Наряду с деструкцией органических остатков растений они являются важной частью гомеостатического механизма леса (Одум, 1986). Несмотря на их малую долю в составе экосистемы, управляющее воздействие на общий поток энергии (запас фитомассы) чрезвычайно высок. 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 первую очередь изменение климата требует его адекватной пере-

стройки. 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.

Наибольшая вредоносность корневых патогенов, в первую очередь *A. borealis*, установлена нами в приспевающих–спелых одновозрастных хвойных древостоях, где благодаря их пониженной биологической устойчивости созданы идеальные условия для роста вирулентности и агрессивности грибов. В данных условиях хозяйственная деятельность должна быть направлена не столько на борьбу с возбудителями корневых гнилей, а также сопутствующих болезней и вредителей, сколько на своевременное изъятие их кормовой базы, формирование разновозрастного и смешанного насаждения.

Работа выполнена при финансовой поддержке мега-проекта «Геномные исследования основных бореальных лесобразующих хвойных видов и их наиболее опасных патогенов в Российской Федерации» (договор №14.Y26.31.0004)

Литература

Одум Ю.П. Экология. -М.: Мир, 1986. Т.1. 328 с.

Павлов И.Н Куртинное усыхание в монокультурах основных лесобразующих пород – априори низкая устойчивость или ошибки в технологии создания? // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. Материалы IX Международной научной конференции: - Красноярск: СибГТУ, 2006. С. 3-21.

Стороженко В.Г. Структура и функции грибного комплекса лесного биогеоценоза //Хвойные бореальной зоны, 2008. Т. 25, № 1-2. С.16-20.

Levin S. A., Pimentel D. Selection of inter mediate rates of increase in parasite-host systems // American Naturalist.1981. № 117. P. 308-315.

МОНИТОРИНГ ВИДОВОГО СОСТАВА АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПЕРМСКОГО КРАЯ (ПОДЗОНА ЮЖНОЙ ТАЙГИ)

Переведенцева Л.Г., Боталов В.С.

ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»,
perevperm@mail.ru

MONITORING OF THE SPECIES COMPOSITION OF AGARICS IN SOME TYPES OF PINE FORESTS OF THE PERM TERRITORY (SOUTHERN TAIGA SUBZONE) Perevedentseva L.G., Botalov V.S.

Monitoring of the agarics has been conducted by a stationary method since 1975 till the present time in four types of pine forests (sphagnous, bilberry-sphagnous, cowberry and lichen-reed). Periods of the study: I – 1975-1977; II – 1994-1996; III – 2010-2012. It has been noted that the following families prevail: *Cortinariaceae*, *Tricholomataceae* and *Russulaceae*. The number of species varies from 80 (in the bilberry-sphagnous pine forest) to 194 (lichen-reed pine forest). The species composition of agarics has changed more than that of higher plants with time. The species composition of mushrooms in different types of pine forests gradually becomes the same.

Введение. Грибы являются гетеротрофным компонентом лесных сообществ, для познания функционирования которых необходимы многолетние стационарные наблюдения. Данные исследований позволяют количественно оценить и выявить структуру микобиоты, проследить за изменением отношений как между компонентами одного биогеоценоза, так и между компонентами различных биогеоценозов. Мониторинг агарикоидных базидиомицетов проводится в Пермском крае, в подзоне южной тайги (Добрянский административный район, окрестности ООПТ «Верхняя Кважва») стационарным методом с 1975 г. Материалом для данного сообщения послужили результаты мониторинга видового состава агарикоидных базидиомицетов в сосновых лесах.