

Таблица 2. Возможные объемы заготовки основных видов съедобных грибов и ягод, соответствующих РДУ-99 при плотности загрязнения почвы ^{137}Cs до 2 Ки/км²

Наименование вида	Среднегодовой эксплуатационный ресурс, т		
	плотность загрязнения почвы ^{137}Cs , Ки/км ²		всего
	менее 1	1-2	
Белый гриб	114	8	122
Подберезовик	356	41	397
Подосиновик	169	15	184
Лисичка	650	48	698
Опенок осенний	365	30	395
Всего по грибам	1654	142	1796
Черника	642	35	677
Брусника	9	1	10
Клюква	152	25	177
Голубика	116	-	116
Всего по ягодам	919	61	980

Наиболее загрязненные ^{137}Cs при плотности загрязнения почвы до 2 Ки/км² из группы средненакапливающих – белый гриб – 63,8% более РДУ, из ягод – брусника (79% более РДУ).

Эксплуатационные запасы грибных и ягодных угодий в лесах Могилевской области с учетом встречаемости грибов и ягод с превышением гигиенического норматива составят: при плотности загрязнения ^{137}Cs до 1 Ки/км² грибов – 1684 т., ягод – 919 т.; при плотности загрязнения ^{137}Cs 1–2 Ки/км² грибов – 142 т., ягод – 61 т.

Литература

1. Санитарные нормы и правила. Требования к радиационной безопасности.– Введ.– 01.01.2013.– Минск: Мин. здравоохранения Респ. Беларусь. – 37 с. (Нац. реестр правовых актов Респ. Беларусь, 2013. – №1. – 8/26850).

2. Провести актуализацию ресурсов лесных ягодных растений и съедобных грибов Беларуси и разработать мероприятия по их рациональному использованию: Отчет о НИР (заключит.) / Ин-т леса НАН Беларуси; Рук. В.В. Гримашевич. – Гомель, 2004. – 107 с.– № ГР 20031106.

РАЗНОНАПРАВЛЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ПАТОГЕННЫХ И ЭКТОМИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS*) В УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЛЕСАХ

Веселкин Д.В.¹, Колтунов Е.В.², Кайгородова С.Ю.¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, denis_v@ipae.uran.ru;

²Ботанический сад УрО РАН, evg_koltunov@mail.ru

MULTIDIRECTIONAL CHANGES OF *PINUS SYLVESTRIS* PATHOGENIC AND ECTOMYCORRHIZAL FUNGI ACTIVITY IN URBANIZED FORESTS

Veselkin D.V.¹, Koltunov E.V.², Kajgorodova S.Ju.¹

The activity of biotrophic fungi two groups of associated with pine, depending on conditions in the transformation of urbanized forests is studied. Activity of ectomycorrhizal fungi in forest parks does not change, but it is negatively correlated with mobile forms of soil nitrogen provision. The trees proportion infected by root and stem rot increases and positively correlated with easyhydrolyzable nitrogen the content in forest litter of forest parks.

В лесах бореальной зоны грибы доминируют в комплексах организмов, населяющих живые растения, растительные остатки и почвы, осуществляя деструкционную ветвь биологического круговорота. Разнообразные таксономически, в трофическом плане грибы, прежде всего, дифференцированы на сапротрофные и биотрофные. Наши интересы связаны с изучением двух групп биотрофных грибов, сопряженных с сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.): патогенных ксилотрофных, вызывающих стволовые и корневые гнили, и эктомикорризовых, симбиотически взаи-

модействующих с поглощающими корнями. С экологических позиций как консорты одного эдификатора, эктомикоризные и патогенные грибы могут рассматриваться как взаимодействующие, например, как конкурирующие за один ресурс.

Цель работы: сравнение изменений активности эктомикоризных и патогенных грибов *Pinus sylvestris* при трансформации среды обитания вследствие урбанизации.

Материал и методы. Исследования проведены на 12 площадях, расположенных по три площадки на четырех участках, два из которых находятся в г. Екатеринбурге (Россия, Средний Урал, подзона южной тайги), в зоне жилой застройки, а два – за городом, на расстоянии около 10 км от его границы (Веселкин, Кайгородова, 2013; Веселкин и др., 2013). Пробные площади, размерами порядка 50x50 м сопоставимы по рельефу, лесорастительным условиям (сосняки вейниково-черничные), таксационным характеристикам и возрасту древостоев. В образцах лесной подстилки и гумусово-аккумулятивного горизонта стандартными методами определены: кислотность (рН, гидролитическая); содержание обменных оснований (Ca, Mg, Ca+Mg, степень насыщенности основаниями) и элементов минерального питания (подвижные соединения калия и фосфора, нитраты). Активность эктомикоризных грибов оценена по строению эктомикориз сосны на тонких (10 мкм) срезах корней последнего порядка. Фиксировали: наличие или отсутствие наружного грибного чехла; размеры корня и чехла в эктомикоризе. Активность патогенных ксилотрофных грибов оценена по уровню пораженности деревьев сосны корневыми и стволовыми гнилями. Оценки получены при анализе кернов из ствола и трех корневых лап у каждого из 30 случайно отобранных на каждой пробной площади деревьев сосны первого яруса. Встречаемость стволовых и корневых гнилей учитывали отдельно и определяли суммарную пораженность сосны гнилевыми болезнями, т.е. долю деревьев, имеющих гниль хотя бы одной локализации – стволовую, корневую или и ту и другую. Стадии развития гнилей не дифференцировали.

Результаты и обсуждение. Почвенный покров участков представлен типичными и оподзоленными буроземами. Вследствие урбанизации: происходит подщелачивание верхних горизонтов на 0.2–0.5 единицы рН; активно накапливаются обменные основания, в основном кальций; увеличивается содержание доступных соединений азота, в основном нитратов. В целом трансформация исходно кислых лесных южнотаежных почв в лесопарках г. Екатеринбурга протекает типично, поскольку близкие реакции неоднократно показаны для урбанизированных почв.

Активность эктомикоризных грибов в городских лесах, по сравнению с загородными, не изменялась. В условиях урбанизации в микоризы трансформируется та же доля поглощающих корней (85–90%), что и на загородных участках. При этом абсолютная (в мкм) и относительная (в % от общего размера эктомикоризы) толщина грибных чехлов также значительно не изменяются. В результате парциальный объем грибного мицелия симбиотрофов в тонких корнях сосны в связи с урбанизацией не трансформируется, оставаясь на уровне 16–19%, независимо от внешних условий. Таким образом, напряженность основной функции симбиотрофов сосны – формирование эктомикоризных корней – радикально не трансформируется в городских лесопарках г. Екатеринбурга.

Активность патогенных ксилотрофных грибов, вызывающих стволовые и корневые гнили, в условиях урбанизации трансформируется значительно. В городских лесопарках, по сравнению с загородными участками, контрастно и статистически значимо возрастает доля деревьев с обоими типами гнилей. Если в пригородных лесах доля деревьев с гнилью хотя бы одной локализации варьирует в интервале 11–38%, то в городских – в интервале 42–90%. Учитывая, что по положению в рельефе, типу почвообразующих пород, типу лесорастительных условий, возрасту древостоев все участки сопоставимы (Веселкин, Кайгородова, 2013; Веселкин и др., 2013), наблюдаемое 2–3-кратное возрастание частоты стволовых и 5–7-кратное возрастание частоты корневых гнилей сосны можно уверенно связывать именно с влиянием фактора урбанизации, т.е. с комплексным изменением условий в городе, а не с какими-либо другими причинами.

Таким образом, активность двух групп биотрофных грибов, связанных с *Pinus sylvestris*, по-разному изменяется в урбанизированных лесах. Эктомикоризные грибы демонстрируют стабильный уровень активности, независимо от особенностей условий среды. Грибы, вызы-

вающие стволовые и корневые гнили, демонстрируют возрастание ценотической роли в урбанизированных лесах. Можно считать, что постоянство характеристик микоризообразования отражает важность, облигатность или даже «физиологичность» этой группы параметров и описываемых ими процессов. Действительно, в соответствии с имеющимися представлениями, микоризообразование для *Pinus sylvestris* является облигатным. Формирование эктомикориз – необходимое условие существования деревьев сосны, вследствие чего различия, наблюдающиеся между урбанизированными и неурбанизированными участками лесов, незначительны. Высокая изменчивость уровня пораженности сосны гнилями отражает не обязательный, факультативный, ситуативный характер этого процесса для отдельных деревьев и участков леса.

Наши результаты позволяют обсуждать не просто разную реакцию эктомикоризных и ксилотрофных грибов на фактор урбанизации, но разнонаправленный характер связи их активности с трансформацией почвенных свойств в городских лесах. Так, с ростом *pH* субстрата (подстилки или гумусового горизонта) активность эктомикоризных грибов проявляет тенденцию снижаться (реакция незначима: $r_s = -0.37$; $P = 0.270$; здесь и далее r_s – коэффициент корреляции Спирмена; во всех случаях $n = 12$), в то время как активность патогенных грибов возрастает ($r_s = +0.76$; $P = 0.004$) (рис. 1). Так же разнонаправлены и связи активностей двух групп грибов с содержанием легкогидролизуемых форм азота (рис. 2). Активность эктомикоризных грибов при обогащении почвы доступными формами азота снижается ($r_s = -0.79$; $P = 0.002$), а регистрируемые уровни стволовых и корневых гнилей – возрастают ($r_s = +0.64$; $P = 0.024$).

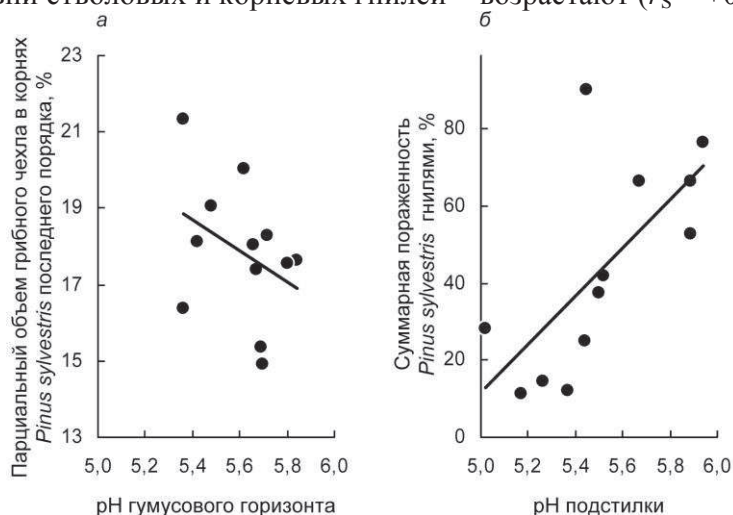


Рисунок 1. Зависимость между *pH* почвенных горизонтов и оценками активности эктомикоризных (а) и фитопатогенных (б) грибов *Pinus sylvestris*.

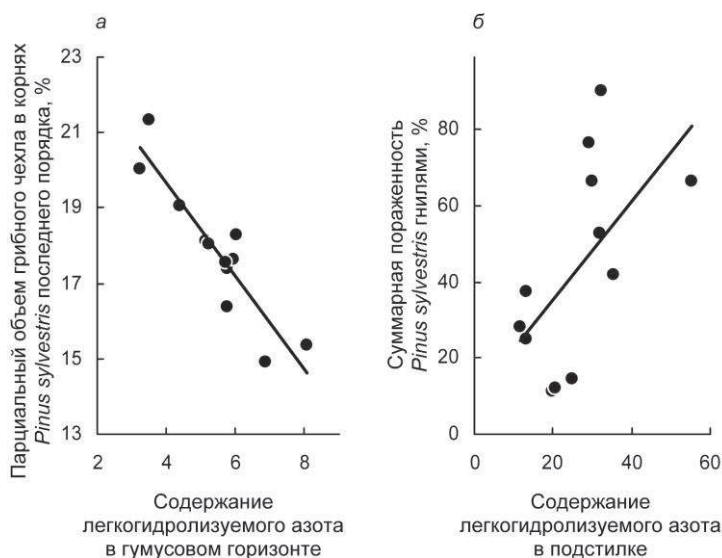


Рисунок 2. Зависимость между содержанием легкогидролизуемого азота в почвенных горизонтах и оценками активности эктомикоризных (а) и фитопатогенных (б) грибов *Pinus sylvestris*.

Причины такой контрастной сопряженности развития эктомикоризных и фитопатогенных грибов с изменением почвенных свойств можно обсуждать с разных позиций. Во-первых, можно допустить, что эктомикоризные и фитопатогенные грибы прямо или косвенно, но отрицательно взаимодействуют друг с другом, например, путем выделения ингибиторов роста, конкуренции за ресурсы или вследствие изменения жизненного состояния и уровня ресурсообеспеченности растений-хозяев. Второе предположение состоит в том, что наблюдаемая картина распределения активностей двух групп биотрофов может объясняться их независимой друг от друга реакцией на изменение абиотических факторов или биотического окружения.

Наши результаты свидетельствуют о большей обоснованности второго предположения, поскольку связи между показателями активностей эктомикоризных и фитопатогенных грибов не выявлено. Коэффициент корреляции между оценками активности эктомикоризных грибов и пораженностью *Pinus sylvestris* корневыми гнилями составляет $r_s = -0.05$; $P = 0.879$; аналогичный коэффициент между оценками активности эктомикоризных грибов и уровнем развития стволовых гнилей $r_s = +0.16$; $P = 0.617$. Следовательно, наши материалы не поддерживают предположение, что эктомикоризные грибы и возбудители гнилей сосны в условиях урбанизации оказывают непосредственное взаимное влияние на активность и ценотическую роль друг друга. Более вероятно, что грибы каждой группы независимо и самостоятельно адаптируются к условиям урбанизированных местообитаний.

Полученные результаты можно рассматривать как пример реализации экосистемного механизма, обеспечивающего устойчивость биологического круговорота в варьирующих условиях. Установленные закономерности можно интерпретировать как дублирование ветви круговорота углерода, в которой осуществляется перевод фотосинтетически фиксированного органического углерода в продукцию и дыхание гетеротрофов. В ненарушенных лесах, при низком пуле свободного почвенного азота, преимущественным способом вовлечения органического углерода растений в цепи питания с участием гетеротрофов, является их поступление к эктомикоризным грибам. В урбанизированных лесах, при обогащении почвы азотом, происходит возрастание роли фитопатогенных грибов, вызывающих прижизненную деструкцию древесины корней и стволов и, возможно, происходит ослабление той части общего круговорота, который контролируют эктомикоризные грибы. Близкие закономерности компенсации активности неоднократно дискутировались относительно разных групп гетеротрофов, например, относительно фитопатогенных и сапротрофных дереворазрушающих грибов (Мухин, 1993) или эктомикоризных грибов и сапротрофов почвы, преимущественно бактериальных (Högberg et al., 2003). Широкая распространение подобных механизмов поддержания баланса экосистемных функций соответствует принципу функциональной избыточности (Звягинцев, 1987), когда путем замены отдельных элементов достигается стабильность общих параметров экосистем и протекающих в них процессов. Значительное функциональное разнообразие гетеротрофов лесных экосистем и дифференцированность диапазонов условий среды, в которых достигается их наибольшая активность, можно рассматривать как экосистемные приспособления, направленные на обеспечение устойчивости биологического круговорота, т.е. на его быструю и эффективную регуляцию в разных условиях.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проекты 12-И-4-2057 и 15-12-4-32).

Литература

- Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: МГУ, 1987. 256 с.
- Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю. Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированных лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // Агрохимия. 2013. № 11. С. 63–71.
- Веселкин Д.В., Колтунов Е.В., Кайгородова С.Ю. Влияние агрохимических свойств почв на распространение корневых и стволовых гнилей сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в урбанизированных лесах // Известия Самарского НЦ РАН. 2013. Т.15. № 3. С. 249–255.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 230 с.
- Högberg M.N., Bååth E., Nordgren A., Arnebrant K., Högberg P. Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs – a hypothesis based on field observations in boreal forest // New Phytologist. 2003. V. 160. № 1. P. 225–238.