

ТРАНСФОРМАЦИЯ ПАТОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ ГУБКИ ПРИ ИНТЕНСИФИКАЦИИ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

В. Б. Звягинцев, Г. А. Волченкова

Белорусский государственный технологический университет, mycolog@tut.by

Гнили корневых систем являются наиболее изученной группой болезней древесных пород, что прежде всего обусловлено их важным экономическим значением в лесном хозяйстве. Патогенез корневых гнилей, вызываемых грибами рода *Heterobasidion*, хорошо описан в научной литературе и обобщен в ряде крупных монографий. Несколькими поколениями исследователей накоплена информация о распространенности, хозяйственной специализации, патогенности и вредоносности каждого возбудителя. Выявлено, что существенное влияние на развитие взаимоотношений в системе «некротрофный патоген – растение», помимо физиологического состояния хозяина и генотипа возбудителя, оказывают условия окружающей среды. Глобальные изменения климата и повсеместная модификация лесной среды хозяйственной деятельностью человека приводят к нарушению устоявшихся взаимосвязей между продуцентами и консументами.

В условиях Беларуси величина роста среднегодовой температуры воздуха за последние 30 лет составила 1,2–1,4 °С, что стало самой мощной положительной флюктуацией за всю историю инструментальных наблюдений (Логинов, Бровка, 2012). Этот период отличался и повышенной повторяемостью экстремальных погодных и климатических явлений.

Интенсификация ведения лесного хозяйства страны выражается прежде всего в повышении частоты уходов, увеличении объемов заготовки лесоматериалов рубками промежуточного пользования и доли лесных культур при лесовосстановлении.

Комплексное воздействие таких изменений способствует массовому поражению деревьев патогенными организмами, приводящему к масштабным усыханиям древостоев. В таких условиях доминирующую роль начинают играть фа-

культативные паразиты корней древесных пород. Нарастая количество инфекции и повышая агрессивность, патогены способны приносить существенный ущерб лесному хозяйству, который только от корневой губки оценивается в целом для стран Евросоюза в 800 млн EUR ежегодно (Asiegbu et al., 2005). Текущий ущерб от корневой губки в сосняках Беларуси составляет около 174,5 млн USD (Разработать..., 2014). Столь значимый урон заставляет ученых и лесоводов-практиков вновь и вновь искать пути повышения устойчивости уже созданных и создаваемых лесов, не противоречащие основной цели лесовыращивания – получению максимальной продуктивности насаждений.

Представленная работа рассматривает изменения характера развития пестрой ситовой гнили корней сосны обыкновенной, вызванной грибом *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., при современном уровне ведения лесного хозяйства.

Материалы и методы

Структура сосновых лесов изучена путем анализа лесного кадастра Республики Беларусь. Видовую идентификацию изолятов корневой губки, отобранных в очагах усыхания сосны, проводили при помощи молекулярно-генетических методов, используя ПЦР- и ПДРФ-анализ (Падуттов и др., 2007), в лаборатории генетики и биотехнологии ГНУ «Институт леса НАН Беларуси» под руководством О. Ю. Баранова и С. В. Пантелеева. Сведения о распространенности корневой губки в сосновых лесах Беларуси были получены в результате анализа повидельной базы данных сосновых насаждений Министерства лесного хозяйства, пораженных корневой губкой. В ней представлена информация о 22 194 очагах заболевания. База данных составлена сотрудниками ГУ по защите и мониторингу леса

«Беллесозащита» под руководством С. А. Ждановича в 2011–2012 гг. Для наполнения базы данных была использована информация об очагах заболевания, зарегистрированных в «Книге учета очагов вредителей и болезней леса», которая ведется непосредственно в лесхозах, согласно ТКП 252-2010 (Порядок проведения..., 2010), а также результаты выборочных лесопатологических обследований насаждений. Характер развития заболевания и особенности плодоношения корневой губки изучались на сети постоянных пробных площадей. Ход патологического процесса определялся посредством анализа корневых систем модельных деревьев. Подсчет количества плодовых тел патогена и измерение размеров однолетнего гименофора для расчета площади споропродуцирующей поверхности проводили в октябре 2013 г. на участке средневозрастного соснового насаждения, пораженного корневой губкой в средней степени.

Результаты и обсуждение

Краткая характеристика сосновых лесов Беларуси. Формация сосновых лесов, образованная

сосной обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), доминирует в лесном фонде Беларуси, составляя в настоящий момент 51,1 % покрытой лесом площади. Сосняки довольно равномерно распределены по всей территории страны, занимая водно-ледниковые, озерно-ледниковые, зандровые, аллювиальные низины и равнины, дюны, озы, камы, иногда песчано-гравелистые моренные холмы и возвышенности (Гельтман, 1982). Подавляющее большинство сосновых лесов республики в прошлом были объектами рубок и в настоящее время представлены одновозрастными насаждениями естественного происхождения или лесными культурами. Более 80 % сосняков являются чистыми по составу (Рожков и др., 2005).

За период с 1956 по 2013 гг. площадь покрытых лесом земель с преобладанием сосны увеличилась в абсолютных значениях на 1080,6 тыс. га, в то время как относительно общего количества лесонасаждений площадь сосновой формации снизилась на 6,9 % (с 58,0 до 51,1 %) (рис. 1). Увеличение лесистости территории Беларуси происходит в основном за счет формирования мягколиственных насаждений.

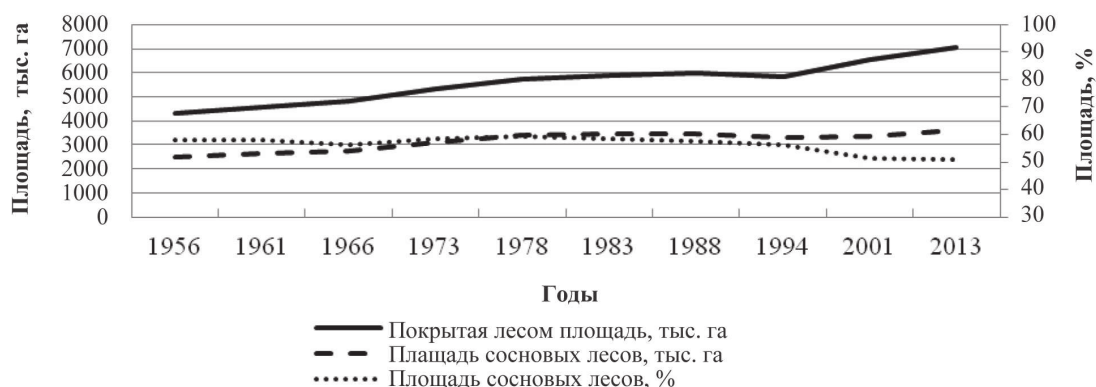


Рис. 1. Динамика площади покрытых лесом земель и площади сосновых лесов Беларуси

Средний запас сосновых насаждений республики составляет 228 м³/га, среднее изменение запаса – 3,8 м³/га, средняя полнота – 0,73. При среднем возрасте сосновых лесов 59 лет их возрастная структура неравномерна и далека от нормального распределения (рис. 2). Почти на половине площади сосновая формация представлена средневозрастными насаждениями (41–60 лет в лесах 2-й группы и 41–80 лет в лесах 1-й группы). До возраста спелости, в зависимости от лесоводственно-таксационных параметров древостоя, проводится в среднем от 3 до 5 рубок ухода, которые в случаях интенсивного развития па-

тологических процессов заменяются или дополняются выборочными санитарными рубками.

Лесовосстановление в Беларуси проводится преимущественно путем создания лесных культур. Объем лесовосстановления в последние годы стабилизировался в пределах 36–40 тыс. га в год, причем лесные культуры создаются на 60 % площади, в основном охватывая суходольные участки. От 56 до 83 % создаваемых лесных культур формируются с преобладанием сосны обыкновенной.

Объемы лесоразведения в республике формировались крайне неравномерно и в отдельные годы превышали 50 тыс. га, что обусловлено

проведением массовых кампаний в середине и конце прошлого века по передаче в лесной фонд бросовых земель и участков, неудобных для ведения сельского хозяйства. В последние годы лесоразведение проводится на площади до 2 тыс. га в

год путем создания лесных культур, из которых подавляющее большинство составляют посадки с преобладанием сосны. К настоящему времени более четверти лесов Беларуси представлено насаждениями искусственного происхождения.

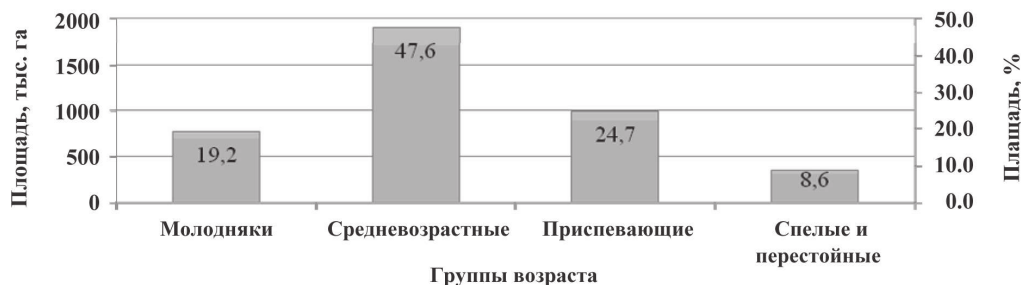


Рис. 2. Распределение площади сосновых лесов Беларуси по группам возраста

Распространенность очагов корневой губки в сосновых лесах Беларуси. Очаговое поражение корневой губкой является характерной чертой эксплуатируемых сосновых насаждений. В Беларуси очаги хетеробазидиоза являются неизменным и уже привычным спутником сосняков. На начало 2014 г. очаги заболевания составили 129,2 тыс. га, или 3,6 % площади сосновых насаждений. Распределение очагов по территории республики неравномерно. В меньшей степени корневой губкой поражены южно-таежные сосновые леса Белорусского Поозерья, расположенные в северной части республики на территории Витебского государственного производственного лесохозяйственного объединения (ГПЛХО) (рис. 3). Пораженные древостои составляют в среднем не более 1,8 % суходольных сосняков. Более высокую устойчивость насаждений этой зоны можно объяснить относительно низким количеством лесных культур и преимущественно смешанным составом лесов.

В хвойных лесах Европейского региона подтверждено наличие трех интерстерильных групп патогена (*Heterobasidion...*, 1998), которые впоследствии получили статус видов. С целью определения видовой принадлежности возбудителя корневой гнили сосны в насаждениях Беларуси был выполнен молекулярно-генетический анализ 16 штаммов патогена, отобранных в очагах усыхания. Образцы изолировали из пораженных деревьев в средневозрастных насаждениях разных лесорастительных зон страны, имеющих различную степень пораженности. Проведенные исследования выявили принадлежность всех образцов к виду *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str., это дает нам право полагать, что куртинное усы-

хание сосны вызывает только этот вид. Установлено, что в наибольшей степени патогеном поражены сосновые насаждения III класса возраста. По областям республики величина относительной зараженности сосняков данного класса возраста составляет от 2,4 до 7,3 %, а в целом по стране хетеробазидиоз распространен в 6,2 % средневозрастных насаждений.

В некоторых регионах страны заболеванием охвачено более 15 % лесов III класса возраста: Стародорожском (16,1 %), Дятловском (16,6 %), Столбцовском (17,4 %), Барановичском (18,7 %), Ляховичском (20,1 %) и Петриковском (22,7 %) лесхозах. В отдельных лесхозах, например Быховском и Глусском, в большей степени поражены приспевающие сосняки (13,6 и 13,3 % соответственно). Распространение заболевания в молодняках I класса возраста и спелых и перестойных лесах незначительно и, как правило, не превышает 1 %.

Следует отметить, что четко прослеживается зависимость между относительной зараженностью сосновых насаждений и общей площадью сосняков соответствующего возраста в структуре лесов страны (рис. 4).

Высокая зараженность средневозрастных древостоев обусловлена не только эндогенными факторами. В структуре сосновых лесов преобладают насаждения, созданные в период массовой передачи под лесоразведение земель, бывших в сельскохозяйственном пользовании, на которых формируются ослабленные и крайне неустойчивые к поражению корневой губкой древостои. Исследования, проведенные на территории Беларуси Н. И. Федоровым (1984) в 80-х гг. XX в., показали, что наибольшее отмирание

деревьев от корневой губки происходило в насаждениях I–II классов возраста. Очевидно, что за прошедшие 30 лет сосняки I–II классов возраста перешли в разряд средневозрастных и приспевающих, сохранив низкую устойчивость к хетеробазидиозу. Оказалось, что даже после снятия напряженной внутривидовой конкуренции между деревьями в разреженных приспева-

ющих насаждениях и с формированием лесной среды очаги заболевания продолжают развиваться. Количество погибающих деревьев в периметре очага усыхания естественно снижается, однако объем патологического отпада по отношению к общему запасу насаждения в приспевающих и спелых древостоях остается достаточно высоким.

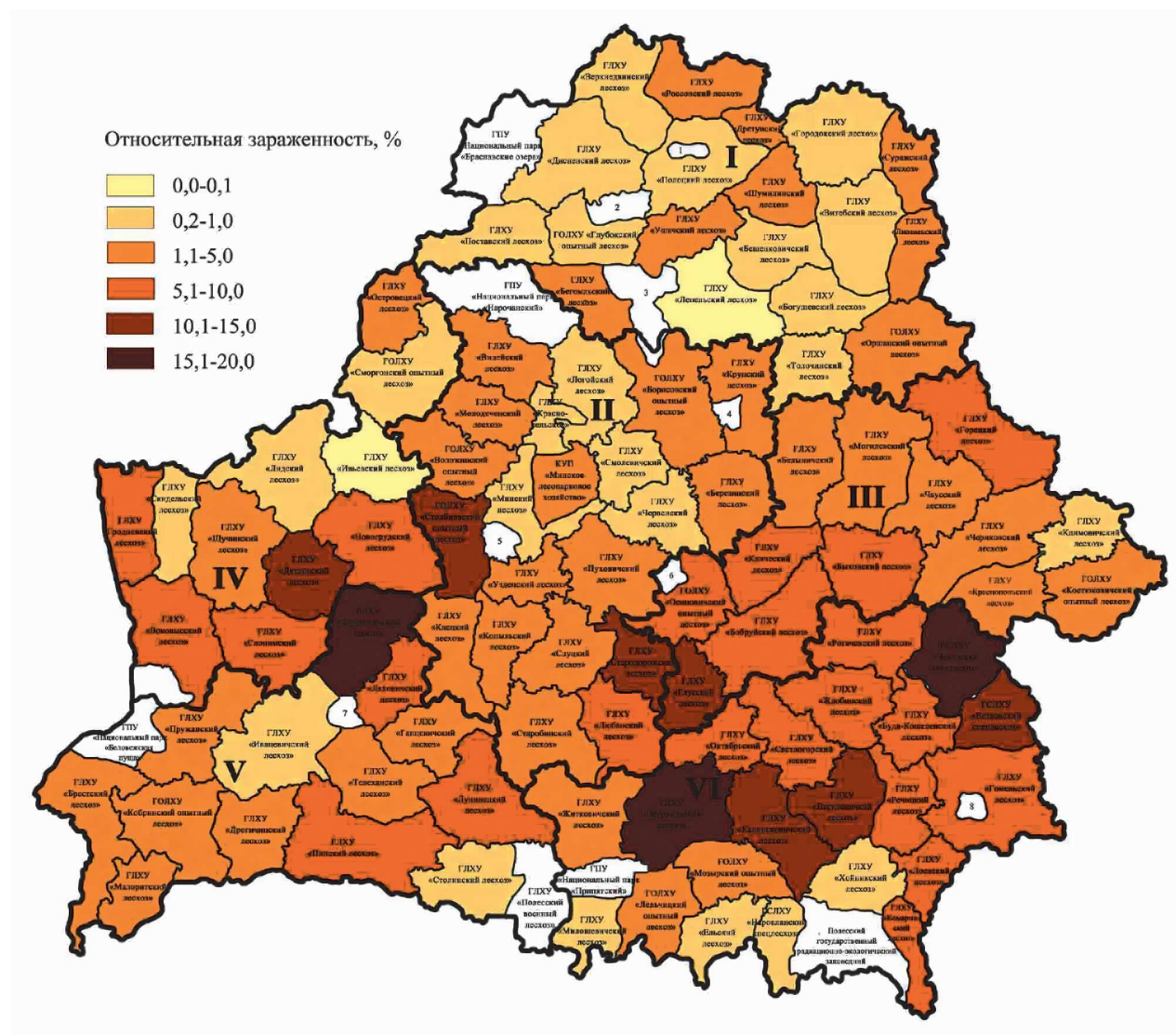


Рис. 3. Карта-схема относительной зараженности сосновых насаждений Республики Беларусь корневой губкой

Государственные производственные лесохозяйственные объединения:
 I – Витебское, II – Минское, III – Могилевское, IV – Гродненское,
 V – Брестское, VI – Гомельское

Изучение модельных деревьев в очагах корневой губки показало, что с увеличением возраста растений замедляется скорость колонизации корневых систем патогеном, что связано не с возрастанием интенсивности защитных реакций растений, а, скорее, с увеличением объема и размера корней. Более крупные и высоковоз-

растные деревья успевают заменить часть пораженных корней молодыми, что замедляет, но не останавливает заболевание. Устойчивые деревья сосны в центре очага корневой губки отличались высокой интенсивностью регенерации корней. Перерасход пластических веществ, используемых на восстановление корневой

системы, отражается на замедлении прироста таких деревьев. В отдельных случаях мы фиксировали полное поражение первичной корневой системы. Жизнедеятельность деревьев в возрасте 50–70 лет поддерживалась корнями возрастом 3–4 года, сформированными у основания стержневого и крупных боковых корней. В

то же время в абсолютно разновозрастных лесах естественного происхождения, по данным многолетних исследований В. Г. Стороженко (2014), сосна обыкновенная в возрасте до 40 лет практически не поражается гнилевыми болезнями, а в возрасте от 40 до 80 лет отмечается лишь единичное поражение.

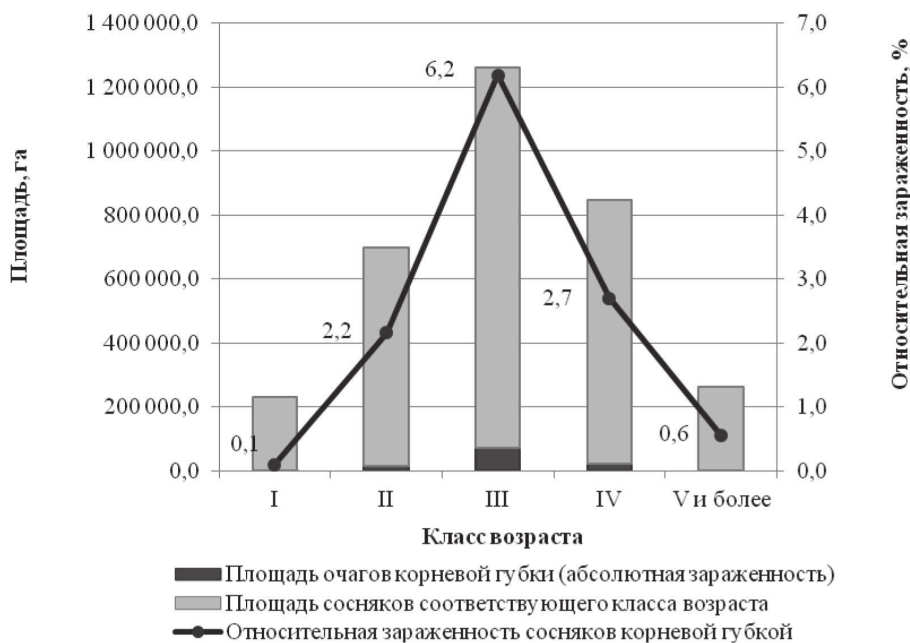


Рис. 4. Площади сосновых насаждений различного класса возраста и их зараженность корневой губкой

Большинство исследователей объясняют низкую устойчивость перегущенных послевоенных культур сосны по старопахотям отсутствием лесной среды и напряженностью конкурентных отношений между интенсивно растущими молодыми деревьями. И. Н. Павлов (2006) справедливо считает, что катализатором очагового поражения искусственных насаждений является равномерное распределение одновозрастных деревьев по площади, противоречащее теории устойчивых лесных сообществ.

Изучение распространенности очагов корневой губки в насаждениях различного происхождения показало, что заболевание уже вышло из привычных для нас рамок и достаточно часто встречается в сосняках естественного происхождения (табл. 1). В трех рассмотренных лесохозяйственных объединениях от 15 до 41 % очагов заболевания выявлено в насаждениях, сформированных естественным путем.

При постановке на учет очагов корневой губки и при последующих их обследовании выделяют три степени поражения насаждений: *слабая* – па-

тологический отпад до 10 %, очаги усыхания единичные, диаметром до 5 м, суммарно составляют не более 5 % площади выдела; *средняя* – патологический отпад от 11 до 30 %, диаметр очагов усыхания не превышает двойной высоты древостоя, суммарно составляют от 6 до 20 % площади выдела; *сильная* – патологический отпад более 30 %, очаги усыхания диаметром более двойной высоты древостоя, а площадь их превышает 20 % площади выдела (Правила..., 2009).

Таблица 1

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ОЧАГОВ КОРНЕВОЙ ГУБКИ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ СОСНЫ

| Государственное производственное лесохозяйственное объединение | Площадь очагов, га | В том числе в лесных культурах | | Относительное количество лесных культур, % от площади покрытых лесом земель |
|--|--------------------|--------------------------------|------|---|
| | | га | % | |
| Брестское | 17 748,8 | 10 770,2 | 60,7 | 29,0 |
| Гомельское | 39 973,7 | 23 689,1 | 59,3 | 32,4 |
| Гродненское | 18 294,1 | 15 549,4 | 85,0 | 33,4 |

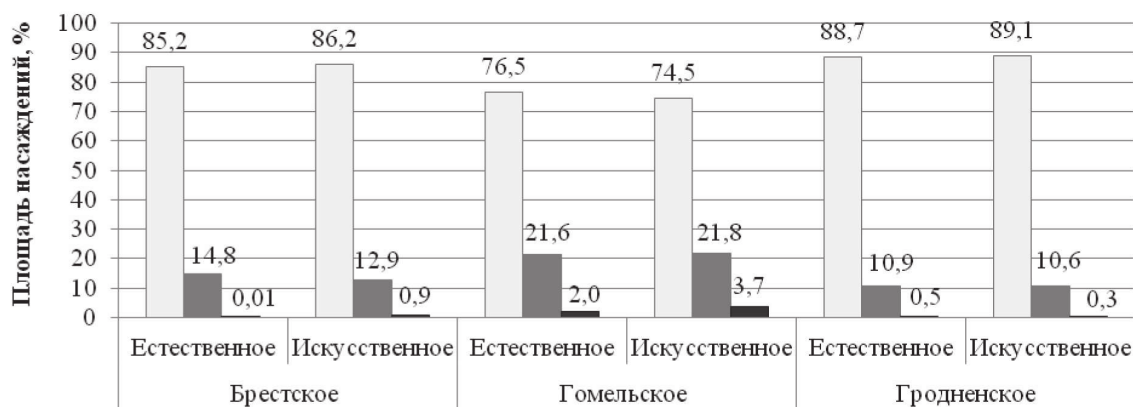
Выявлено, что в сосновых насаждениях доминирует слабая степень поражения корневыми гнилями, составляющая от 76 до 89 % площади очагов (рис. 5).

Сильно пораженные насаждения представлены незначительными площадями. Их накоплению препятствует проведение санитарных рубок на участках, расстроенных заболеванием. Ежегодно сплошными санитарными рубками вырубается около 400 га очагов заболевания.

Распределение площади очагов в насаждениях различного происхождения по степени поражения корневой губкой выявило высокую синхронность интенсивности развития болезни в сосняках различного происхождения. Различия обнаружены только по количеству насаждений, пораженных в сильной степени: так, в Брестском и Гомельском лесохозяйственных объединениях

сильно пораженные сосняки являются лесными культурами, в то время как в Гродненском – больший процент сильного поражения естественных насаждений.

Можно констатировать, что за последние несколько десятков лет произошло существенное изменение экологического ареала вредоносности *H. annosum*. Если во второй половине прошлого века очаговое поражение насаждений корневой губкой фиксировалось только в лесных культурах, причем преимущественно в созданных на нелесных землях, то в настоящее время очаги усыхания не являются редкостью и в насаждениях естественного происхождения. Несмотря на меньшую площадь очагов в естественных насаждениях на коренных лесных почвах, интенсивность развития болезни практически не отличается от лесных культур.



Лесохозяйственное объединение и происхождение насаждений Степень поражения

□ слабая ■ средняя ■ сильная

Рис. 5. Распределение очагов корневой губки по степени поражения в насаждениях различного происхождения

Состав может быть наиболее характерным параметром, стабильно влияющим на устойчивость насаждений. Нами было выявлено, что 72 % очагов заболевания сосредоточено в сосняках без примеси других пород. Это преимущественно чистые лесные культуры или насаждения естественного происхождения, в которых в результате лесоводственных ошибок путем проведения рубок ухода выбраны мягколиственные породы. Отсутствие естественных барьеров в виде корневых систем устойчивых пород способствует быстрому продвижению патогена и росту очагов усыхания. Сосновые насаждения, в

составе которых примесь лиственных составляет более двух единиц, занимают лишь 4,4 % от всех пораженных болезнью сосняков, что еще раз иллюстрирует высокую устойчивость смешанных древостоев. Зависимость вероятности возникновения очагов корневой губки от состава насаждения хорошо аппроксимируется экспоненциальной кривой (величина достоверности аппроксимации $R^2 = 0,98$) (рис. 6).

Известно, что с уменьшением расстояния между восприимчивыми растениями облегчается процесс передачи и распространения инфекционных заболеваний, увеличивается скорость роста очагов,

а применительно к корневой губке – и динамика отпада деревьев. Показатель плотности размещения деревьев в насаждении – полнота является одним из наиболее динамично изменяющихся параметров, особенно в условиях частых и интенсивных рубок промежуточного пользования. Сле-

довательно, любая статичная оценка влияния этого параметра на устойчивость насаждений будет поверхностной. Однако оперируя большой выборкой, включающей текущее таксационное описание более 22 тыс. насаждений с очагами заболевания, мы позволили себе провести некоторые сравнения.

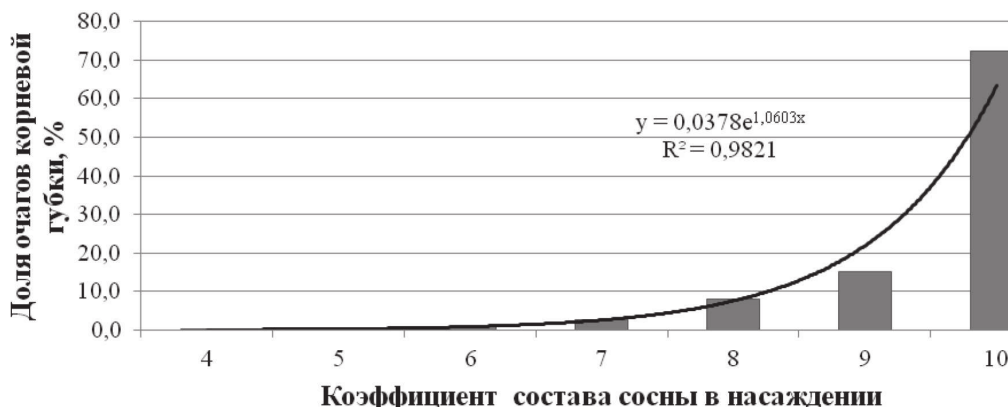


Рис. 6. Распределение очагов корневой губки в зависимости от коэффициента состава соснового элемента леса в насаждении

Вопреки ожиданиям оказалось, что наибольшая доля очагов корневой губки приходится на

среднеполнотные насаждения, имеющие в текущее время полноту 0,7 (36 %) и 0,8 (31 %) (рис. 7).

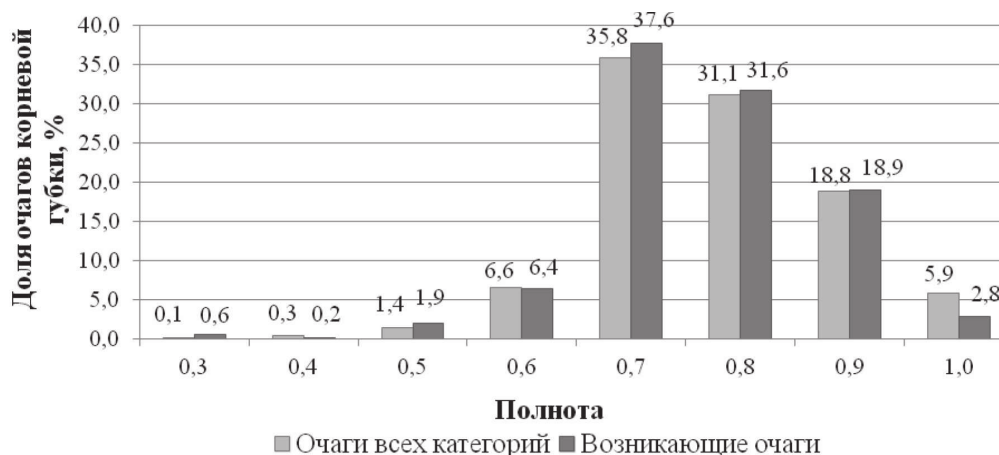


Рис. 7. Распределение очагов корневой губки в зависимости от полноты насаждений

Основная часть очагов корневой губки выявлена в средневозрастных и приспевающих сосняках, а к этому возрасту, как правило, полнота снижается до 0,7–0,8 в результате проведения лесохозяйственных мероприятий и выборочных санитарных рубок. Можно предположить, что в высокополнотных насаждениях отмечаются только начальные этапы формирования очагов заболевания. Для изучения этого явления мы выделили возникающие очаги в 944 выделах и распределили их площади по полнотам (см. рис. 7).

Распределение возникающих очагов по текущим полнотам насаждений показало высокую синхронность данного параметра с общим рас-

пределением очагов. Начальный этап формирования очага в виде куртинного усыхания деревьев происходит также преимущественно в среднеполнотных насаждениях, с полнотой 0,7 (38 %) и 0,8 (32 %). В перегушенных высокополнотных древостоях образуется не более 22 % очагов. Следовательно, высокая полнота не является основным фактором снижения устойчивости насаждений к корневым гнилям. При анализе связи лесоводственных факторов с интенсивностью поражения культур сосны корневыми гнилями в Орехо-Зуевском лесхозе Московской области также не выявлено достоверной зависимости пораженности от полноты насаждений (Стороженко, Куликов, 1981).

Типология сосновых лесов Беларуси приняла свой современный вид благодаря работам И. Д. Юркевича и В. С. Гельтмана (1965), И. Д. Юркевича и Н. Ф. Ловчего (1985). Среди представленных в лесном фонде Беларуси типов леса в наибольшей степени корневой губкой поражены сосняки орляковые (5,8 %) и мши-

стые (4,9 %) (табл. 2). Зараженность сосновых лесов существенно варьирует по лесохозяйственным учреждениям. В центральной и южной частях страны (Брестское, Гомельское, Гродненское и Минское ГПЛХО) в большей степени поражены сосняки орляковые, и только на северо-востоке республики (Могилевское ГПЛХО) – сосняки мшистые.

Таблица 2

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЗАРАЖЕННОСТЬ КОРНЕВОЙ ГУБКЕЙ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ЛЕСА, %

| Государственное производственное лесохозяйственное объединение | Тип леса | | | | | | | | | |
|---|--------------|------------|---------------|-----------------|---------------|--------------|--------------|-------------|------------------|----------------|
| | С. орляковый | С. мшистый | С. вересковый | С. лишайниковый | С. брусничный | С. кисличный | С. черничный | С. осоковый | С. багульниковый | С. долгомошный |
| Брестское | 9,2 | 5,5 | 1,7 | 1,2 | – | 0,6 | 0,2 | – | – | 0,01 |
| Витебское | 1,9 | 2,0 | 1,2 | – | 0,6 | 0,6 | 0,05 | – | – | – |
| Гомельское | 10,7 | 5,0 | 3,8 | 1,6 | 1,9 | 0,6 | 0,5 | 0,2 | 0,3 | 0,1 |
| Гродненское | 12,5 | 3,5 | 1,4 | 1,9 | 0,2 | 1,2 | 0,2 | – | – | 0,04 |
| Минское | 3,8 | 3,3 | 1,5 | 0,9 | 0,3 | 0,7 | 0,3 | 0,02 | – | – |
| Могилевское | 3,5 | 6,5 | 5,3 | 21,4 | 3,1 | 0,5 | 0,5 | – | 0,01 | 0,01 |
| Всего по Министерству лесного хозяйства Республики Беларусь | 5,8 | 4,9 | 2,6 | 2,0 | 0,8 | 0,7 | 0,3 | 0,1 | 0,1 | 0,02 |

В некоторых лесхозах корневой губкой поражено более половины сосняков орляковых (в Дятловском – 55,4 %, Жлобинском – 62 %, Слонимском – 65,8 %), а в Пинском лесхозе их относительная зараженность достигает 91 %.

Несмотря на наибольшую представленность сосняков мшистых в структуре лесов Беларуси, они поражены чуть в меньшей степени, чем сосняки орляковые. Максимальный уровень относительной зараженности сосняков мшистых отмечается в Глусском (13,2 %), Калинковичском (16,5 %) и Петриковском (18,3 %) лесхозах. В отдельных регионах можно наблюдать высокую степень поражения сосняков лишайниковых. Так, в Рогачевском, Глусском и Бобруйском лесхозах в данном типе леса очаги корневой губки встречаются чаще, чем в других условиях произрастания. Относительная зараженность сосняков лишайниковых в данных ГЛХУ составляет 33,4; 27,5 и 21,5 % соответственно.

Довольно устойчивыми к корневым гнилям являются сосняки черничные: при достаточно широкой распространенности данного типа леса на территории республики (530 443,9 га) поражено только 0,3 % их общей площади.

По результатам обследований, проведенных в Беларуси под руководством Н. И. Федорова в 70–80-х гг. прошлого века, наиболее заражен-

ными корневыми гнилями были сосняки мшистые, в 2–3 раза меньшая зараженность отмечалась в сосняках вересковых и брусничных. Орляковые сосняки, наряду с черничными и лишайниковыми, отличались в то время достаточно высокой устойчивостью к патогену. Высокую зараженность сосняков мшистых автор объяснял хорошо развитым моховым покровом, «образующим часто сплошную подушку и создающим благоприятные условия для развития патогена» (Федоров, 1984). Хорошо развитый моховой покров наблюдается и в других типах леса, что не способствует, однако, их высокой пораженности корневой губкой. Феномен существенного возрастания агрессивности патогена в сосняках орляковых требует дальнейшего изучения.

Новым фактом в распространенности корневой губки является выявление отдельных очагов в насаждениях, произрастающих на сырых и мокрых почвах в багульниковых, осоковых и долгомошных сосняках, где, по мнению многих исследователей, отсутствуют условия для развития корневых патогенов.

Очевидно, что типы условий местопроизрастания, характеризующиеся наличием и доступностью элементов питания и увлажненностью почвы, оказывают существенное влияние на

распространенность корневых патогенов. Анализ распределения очагов корневой губки в сосновых насаждениях позволил установить, что очаги заболевания встречаются в 9 типах условий местопроизрастания: от сухих до сырых по степени увлажнения и от бедных (А) до относительно богатых (С) по степени почвенного богатства условиях.

Наибольшая относительная зараженность корневой губкой характерна для сосновых насаждений, произрастающих в условиях свежих суборей (В₂) – 6,3 % и свежих боров (А₂) – 5,2 % (табл. 3).

Наибольшая относительная зараженность свежих боров (А₂) и суборей (В₂) характерна для сосновых насаждений всех ГПЛХО, за исключением Могилевского, в котором максимальная интенсивность поражения (24,7 %) наблюдается в со-

сных насаждениях, произрастающих в условиях сухих боров (А₁). В целом по Беларуси относительная зараженность сосняков в условиях А₁ не превышает 2,2 %. В наименьшей степени подвержены поражению корневыми гнилями сосновые насаждения в бедных сырых (А₄) и очень сырых (А₅) типах условий местопроизрастания, находящихся за пределами экологического оптимума патогена. Относительная зараженность сосняков в условиях А₃, В₃, В₄ и С₂ также низкая и не превышает 1 %, что можно объяснить такими лимитирующими развитие корневой губки факторами, как повышенная влажность почвы (в условиях А₃, В₃, В₄) и возрастание конкуренции с сапрофитными грибами-антагонистами в богатых почвенных условиях (С₂).

Таблица 3

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЗАРАЖЕННОСТЬ КОРНЕВОЙ ГУБКЕЙ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ УСЛОВИЙ МЕСТОПРОИЗРАСТАНИЯ, %

| Государственное производственное лесохозяйственное объединение | Тип условий местопроизрастания | | | | | | | | | |
|--|--------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|--|
| | А ₁ | А ₂ | А ₃ | А ₄ | А ₅ | В ₂ | В ₃ | В ₄ | С ₂ | |
| Брестское | 1,2 | 5,2 | 0,1 | 0,01 | 0,002 | 8,5 | 0,2 | 3,2 | 0,8 | |
| Витебское | – | 2,3 | 0,1 | – | – | 1,9 | 0,04 | – | 0,6 | |
| Гомельское | 1,8 | 7,2 | 1,1 | 0,1 | 0,1 | 7,2 | 0,5 | 0,4 | 1,0 | |
| Гродненское | 2,2 | 3,5 | 0,3 | 0,05 | – | 13,1 | 0,2 | – | 1,4 | |
| Минское | 1,0 | 3,7 | 0,3 | – | 0,004 | 3,8 | 0,3 | – | 0,7 | |
| Могилевское | 24,7 | 7,6 | 1,0 | 0,01 | – | 3,8 | 0,4 | – | 0,6 | |
| Всего по Министерству лесного хозяйства Республики Беларусь | 2,2 | 5,3 | 0,5 | 0,03 | 0,02 | 6,3 | 0,3 | 0,4 | 0,8 | |

Проведенный анализ позволил уточнить современный экологический ареал корневой губки в сосняках Беларуси (рис. 8).

На основе сравнения полученной эдафической распространенности корневой губки с данными работ крупных фитопатологов (Негруцкий, 1973; Федоров, 1984; Василюскас, 1989), проводивших свои исследования во второй половине XX в., можно констатировать расширение хозяйственно значимого экологического ареала патогена в современных условиях. Примеры повышения агрессивности и вредоносности корневой губки в современных условиях многочисленны по всему ареалу сосны обыкновенной. Основными абиотическими факторами, способствующими активизации куртинного усыхания сосновых насаждений Красноярского края Российской Федерации, считаются повышение влажности почвы, рост ветровой нагрузки, техногенное загрязнение, потепление климата, что наряду с рубками леса способствует распространению инфекции корневой губки и сопутствующему росту численности популяций стволовых вредите-

лей (Павлов и др., 2012). Группой европейских исследователей было выявлено, что с потеплением климата возрастает физиологическая активность грибов рода *Heterobasidion*, следовательно, ущерб, приносимый корневыми гнилями, будет постепенно увеличиваться (Müller et al., 2013).

Накопление инфекции в очагах заболевания приводит к формированию огромного количества вариаций генотипов, среди которых распространение получают наиболее агрессивные и вирулентные индивидуумы (Арефьев, 2005). Однако образование карпофоров, а значит, и половых спор не всегда сопутствует развитию очагов корневой губки, особенно в экстремальных местообитаниях у границ ареала (Павлов и др., 2008). В условиях Беларуси плодоношение патогена достаточно устойчивое, а в последние годы наблюдается повышенная урожайность базидиом. Нами определено, что в средневозрастных лесных культурах, пораженных корневой губкой в средней степени, образуется около 1152 плодовых тела на 1 га, с общей площадью гименофора 2,17 м². Учитывая, что на 1 см²

гименофора корневой губки формируется за сезон около 20 млн базидиоспор (Негрукский, 1973), общее их количество, продуцируемое с 1 га пораженного насаждения, может достигать 434 млрд, неся в себе значительную генетическую вариабельность. Таким образом, весьма вероятно, что агре-

гированность субпопуляций патогена в лесных культурах способствовала образованию новых генотипов с более широкой экологической пластичностью, что в свою очередь привело к возникновению очагов заболевания в нетипичных условиях и к повышению патогенности вида в целом.

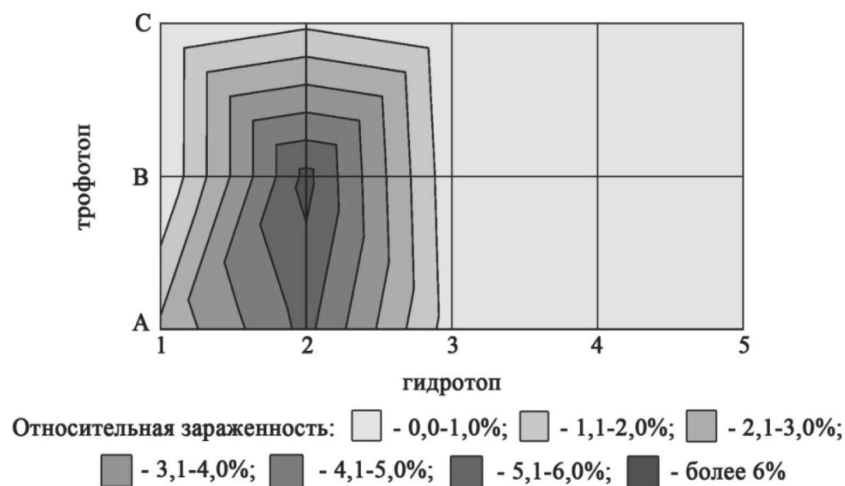


Рис. 8. Экологический ареал корневой губки в сосняках Беларуси

Выводы

Пестрая ситовая гниль корней, вызываемая грибом *H. annosum*, в естественных коренных насаждениях, не затронутых хозяйственной деятельностью, является одной из многих эндемичных болезней сосны, не наносящих ощутимого урона популяции хозяина. В устойчивых насаждениях корневая губка ускоряет отмирание деревьев естественного отпада, далее патоген проходит длительный этап сапрофитного развития на их древесине. Являясь начальным звеном сукцессии ксилотрофных организмов, гриб играет важную роль в процессах круговорота веществ. Внешние проявления современной трансформации патогенеза выражаются в расширении границ экологического ареала *H. annosum*, развитии очагов усыхания в насаждениях естественного происхождения по сценарию, характерному ранее только для лесных культур, повышении интенсивности спороношения. Это стало возможным благодаря массовому ослаблению насаждений абиотическими факторами среды и производственными ошибками при создании и уходе за насаждениями, приводящими к накоплению значительного количества инфекции возбудителя. В таких условиях патоген способен существенно изменять свой трофический статус, повышать вирулентность и наносить существенный ущерб лесному хозяйству в виде куртинного поражения древостоев. Фактически огромными площадями монокультур сосны в прошлом веке мы соз-

дали новую искусственную экологическую нишу, которая начала постепенно наполняться грибной биотой, приспосабливающейся к новым условиям и подстраивающей эти условия под свои требования. На первом этапе заполнения, не испытывая особой конкуренции, доминирующую роль получили основные поставщики мортмассы – факультативные паразиты. Корневая губка, по-видимому, запускает природные механизмы саморегуляции биогеоценоза, усложняя его структуру и строение, что, однако, приводит к снижению продуктивности насаждения в краткосрочной перспективе и противоречит целям лесовыращивания в эксплуатационных лесах. В насаждениях, несущих, прежде всего, экосистемные и рекреационные функции (леса первой группы), деятельность патогена можно признать конструктивной, а ущерб, приносимый заболеванием – необходимой платой за естественное восстановление нарушенной человеком лесной экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

- Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск: Наука, 2010. 260 с.
 Василюскас А. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Моклас, 1989. 175 с.
 Гельтман В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1982. 326 с.
 Логинов В. Ф., Бровка Ю. А. Экстремальные климатические явления: пространственно-временные

закономерности их изменений и предпосылки прогнозирования. Минск: РУП «Бел НИЦ «Экология», 2012. 132 с.

Негрукский С. Ф. Корневая губка. М.: Лесная промышленность, 1973. 200 с.

Павлов И. Н. Куртинное усыхание в монокультурах основных лесообразующих пород – априори низкая устойчивость или ошибки в технологии создания? // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: материалы IX Междунар. науч. конф. Красноярск: СибГТУ, 2006. С. 3–21.

Павлов И. Н. и др. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 1–2. С. 28–36.

Павлов И. Н. Роль корневых патогенов в усыхании хвойных лесов юга Сибири // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 85–95.

Падутов В. Е., Баранов О. Ю., Воронаев Е. В. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск: Юнипол, 2007. 176 с.

Порядок проведения лесопатологического мониторинга лесного фонда: ТКП 252-2010. Введ. 29.07.10. Минск: Минлесхоз, 2010. 64 с.

Правила назначения и проведения мероприятий по защите сосны и ели от корневых гнилей, вызываемых корневой губкой и опенком: ТКП 224-2009. Введ. 14.10.09. Минск: Минлесхоз, 2009. 25 с.

Разработать и внедрить рекомендации по ограничению вредоносности корневой губки в сосновых лесных культурах и повышению их устойчивости и продуктивности: отчет о НИР (промежут.) / Белорус. гос.

технол. ун-т; рук. темы В. Б. Звягинцев. Минск, 2013. 73 с. № ГР 20120607.

Рожков Л. Н., Ермаков В. Е., Ловчий Н. Ф. Динамика и состояние сосновых лесов Беларуси // Труды БГТУ. Лесное хозяйство. 2005. № 1. С. 7–13.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

Стороженко В. Г., Куликов А. И. Учет лесоводственных факторов при прогнозировании пораженности сосновых культур корневой губкой // Лесное хозяйство. 1981. № 10. С. 56–57.

Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1984. 160 с.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. География, типология и районирование лесной растительности. Минск: Наука и техника, 1965. 288 с.

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф. Сосновые леса Белоруссии: Типы, ассоциации, продуктивность. Минск: Наука и техника, 1984. 176 с.

Asiegbu F. O., Adomas A., Stenlid J. Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. l. // Molecular Plant Pathology. 2005. N 6. P. 395–409.

Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control / Library of Congress Cataloging-in-Publication Data; edited by S. Woodward [et al.]. Cambridge: University Press, 1998. 589 p.

Müller M. M. et al. Consequences of climate warming on the activity of *Heterobasidion parviporum* in Finland / M. M. Müller, R. Sievänen, E. Beuker, H. Meesenburg, N. La Porta, J. Ekojärvi, I. Pavlov, J. Hantula, K. Korhonen // Root and Butt Rots of Forest Trees: proc. of 13th Int. Conf., Firenze – S. Martino di Castrozza, 4–10 sept. 2011. Firenze, 2013. P. 79–81.