

ОБРАЗОВАНИЕ И ЗАТУХАНИЕ ОЧАГОВ КУРТИННОГО УСЫХАНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ *ARMILLARIA BOREALIS* MARXM. & KORHONEN (СООБЩЕНИЕ 2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА)

И.Н. Павлов^{1,2}, С.С. Кулаков³, Л.С. Евдокимова, О.А. Кудрявцев,
А.А. Перцова, Е.С. Кулакова

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: forester24@mail.ru

² Сибирский федеральный университет
660041 Красноярск, Свободный, 79

³ ФБГОУ «Сибирский государственный технологический университет»
660049 Красноярск, пр. Мира, 82

Установлено сопряженное влияние эдафической аномалии (маломощные более кислые почвы с повышенной влажностью и с большим содержанием глинистой фракции в сравнении с прилегающей территорией) и последствий напряженной конкуренции в биоценозе на формирование очагов куртинного усыхания. Маломощные почвы определяют более высокую зависимость между количеством выпадающих осадков в вегетационный период и радиальным приростом (коэффициент корреляции в очагах куртинного усыхания на почвах с глубиной корнепроницаемого слоя около 25 см достигает 0,64). Наряду с этим дефицит влаги ведет к снижению биологической устойчивости к патогенному воздействию *Armillaria borealis*. На маломощных почвах образованию очагового усыхания предшествует значительное снижение радиального прироста и более высокий отпад деревьев в стадии жердняка. Обилие субстрата для роста *A. borealis*, общее ослабление древостоя на фоне дефицита влаги и питания, быстрое распространение инфекции через сросшиеся корни способствуют росту вирулентности и агрессивности *A. borealis*. После гибели части деревьев и оптимизации условий произрастания радиальный прирост оставшихся вокруг очага увеличивается и по абсолютным значениям превышает значения контрольных деревьев. В дальнейшем следует ожидать формирование разновозрастного, смешанного по составу древостоя, отличающегося большей устойчивостью к болезням, вредителям и климатическим аномалиям.

Ключевые слова: куртинное усыхание хвойных лесов, глубина корнепроницаемого слоя, радиальный прирост, осадки, рост вирулентности и агрессивности, *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen

The fact of conjugate influence of edaphic anomaly (inefficient more acid soils with heightened humidity and with a large content of clayey fractions in comparison with adjoining territory) and consequences of intensive competition in biocenosis on formation of group decline seat was established. Inefficient soils indicate greater dependence between amount of precipitation in growing season and radial growth (correlation coefficient in the group decline seat on soils with root-deep layer of 25 cm is 0,64). Along with that a deficit of moisture reduces biological resistance to pathogenic influence of *Armillaria borealis*. On inefficient soils the descent of radial growth and partial tree waste are predecessors of seat decline. Abundance of substrate for *A. borealis* growth, common abatement of tree stand because of moisture and aliment deficit, fast infection spreading through adnate roots conduce to increase virulence and aggression of *A. borealis*. After death of part of trees and optimization of environmental conditions the radial growth of remaining trees near seat increase and exceed the meaning of reference samples. In a future it should be expected a formation of different ages, mixed tree stand, that has more resistance to illnesses, vermin and climatic anomalies.

Key words: forest decline, tree ring, precipitation, *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen

Климат в значительной степени определяет термодинамическое состояние биосферы, регулируя внутренний, а частично и внешний ее тепло- и массообмен. Это делает климат одним из важных факторов развития биосферы (Климат в эпохи крупных биосферных перестроек, 2004). На протяжении геологической истории климат неоднократно менялся от холодного, ледникового, до весьма теплого, безледникового (Чумаков, 1984; Зубаков, 1990). Современная биосфера — холодная. Для того, чтобы получить полное представление о свойствах и механизмах функционирования биосферы, необходимо её познание на всех этапах, в первую очередь в момент фазовых переходов. Любое успешное моделирование будущих изменений невозможно без понимания процессов, происшедших ранее.

Во время глобального «парникового» периода истории нашей планеты в конце мезозоя и в период палеогена, вечнозеленые растения не были конкурентоспособными на арктических равнинах (доминировали листопадные хвойных и лиственные виды) (Taggart & Cross, 2009). Вероятнее всего, виды, формирующие современные бореальные леса, распространились из вечнозеленых горных лесов запада Северной Америки. В том случае, если вечнозеленые растения не выживают на низменностях в полярных широтах, глобальное потепление приведет к тому, что распространение этих видов вновь будет ограничено горными рефугиумами, в то время как на равнинах высоких арктических широт будут доминировать леса из лиственных с низкой полнотой и невысоким уровнем биоразнообразия (Taggart & Cross, 2009). Палеоботанические данные, полученные в северо-восточной Сибири, на

Аляске и северо-западе Канады подтверждают, что в раннем Голоцене (13-10 тыс. лет назад), кустарниковые тундры превратились в результате потепления в широколиственные леса. Это изменение произошло быстро, и новая растительность структурно и функционально отличалась от растительности, доминирующей сегодня.

Охлаждение климата во время малого ледникового периода (XIV—XIX в.) сопровождалось интенсивным расселением *Picea rubens* Sarg. на северо-востоке Северной Америки (Houle et al., 2012). Установлено по уровню накопления пыльцы. Однако в последние 125 лет наблюдается значительное снижения доли участия сосны (в настоящее время на уровне 300-600 г.н.э.) при одновременном увеличении *Acer saccharum* и *Betula alleghaniensis*. По мнению авторов, изменение климата как долгосрочный параметр был усилен атмосферным загрязнением в течение последних десятилетий.

Таким образом, результатом глобального потепления может стать формирование листопадных бореальных лесов и исчезновение вечнозеленых видов (Edwards et al., 2005). Прогнозируемый рост температуры, приведет к таянию вечной мерзлоты на больших пространствах современной зоны бореальных лесов, что обеспечит трансформации лесных почв и создаст лесорастительные условия, которые не имеют пока аналогов (АСИА, 2005).

В большинстве районов бореальной зоны после 50-х годов XX века, усиление вегетативного роста в ответ на повышение температуры прекратилось и его сменило угнетение (установлено по результатам исследования радиального прироста на 232 участках) (Lloyd & Bunn, 2007). В качестве причины называются температурный стресс и засухи. В большей степени это проявилось в отношении пяти видов хвойных (*Picea abies*, *Picea glauca*, *Picea mariana*, *Picea obovata*, *Pinus banksiana*).

Рост температуры приземного слоя воздуха, уменьшение количества осадков в смешанных пихтово-сосновых лесах (южная Испания) привело к значительному ухудшению роста *Abies pinsapo* (Linages et al., 2012). Установлена отрицательная корреляция между радиальным приростом пихты и текущей осенней температурой. *Pinus halepensis* оказалась более устойчива к климатическим аномалиям.

Использование методов дендрохронологии незаменимо для исследования отклика древесных растений на изменение среды обитания и получения климатических моделей как на глобальном, так региональном уровнях, в том числе в зависимости от условий произрастания (Шишов, Наурызбаев, Ваганов и др., 2007; Бабушкина, Кнорре, Ваганов, Брюханова, 2011). Многие процессы, в том числе и текущая устойчивость к возбудителям корневых гнилей, формируется задолго до того момента когда мы наблюдаем процессы усыхания и уже не возможно что-либо сделать для сохранения древостоя. Почему в одном насаждении в практически идентичных условиях произрастания наблюдается очаговое усыхание и можно ли заранее установить

места их образования?

В данной работе нами сделана попытка установить с помощью методов дендрохронологии, как особенности роста хвойных деревьев в течение всей жизни определяют их способность сохранять высокую жизнеспособность, в том числе и устойчивость к корневым патогенам или, напротив, ведут к её потере в условиях изменяющегося климата.

ПРОГРАММА, МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для понимания процессов приведших к гибели древостой, важно знать не только текущие биометрические характеристики составляющих его элементов, но и иметь полную информацию об их росте и развитии в течение всей предыдущей жизни. Для выполнения этой задачи были привлечены методы дендрохронологии (Ваганов, Шашкин, 2000). В очагах усыхания у погибших деревьев сосны на высоте 0,5-1,0 м были взяты поперечные спиловы. В случае взятия в качестве моделей старого сухостоя год гибели деревьев устанавливался методом перекрестной датировки значений радиального прироста погибших деревьев с контрольными. У примыкающих к очагам усыхания сырорастущих деревьев сосны были взяты керны. В качестве контроля были выбраны экземпляры сосны без признаков нарушения жизнедеятельности, без следов болезней и вредителей. Наряду с измерением таксационных характеристик у них были взяты керны.

ОБСУЖДЕНИЕ И АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ

Смена коренных типов леса и антропогенное воздействие являются первичными факторами снижения общей устойчивости лесных ценозов. Изменение климата, в свою очередь, создавая более благоприятные условия для развития болезней и вредителей, способствует росту поражающего биотического воздействия на растения. По данным Средне-Сибирского межрегионального территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, для исследуемой территории характерен рост температуры приземного слоя воздуха, наиболее существенный в последние два десятилетия. Более теплая зима создает лучшие условия для зимовки вредителей и болезней. Значительный рост температуры в мае (сумма эффективных температур $>5^{\circ}\text{C}$ возросла на 90°C), а также в сентябре-октябре обеспечивает более раннее начало роста опенка и увеличение продолжительности его вегетационного периода (Павлов и др., 2007).

Установленные эдафические закономерности образования очагов куртинного усыхания не могут объяснить все случаи гибели хвойных древостоев в результате воздействия корневых патогенов. Несмотря на высокое значение для состояния насаждений характеристик почвы, материнской породы, не следует также исключать из анализа и модели-

рование долговременной устойчивости состояние дерева в течение всей жизни, определяемое метеорологическими параметрами, ценотическим воздействием. Для этого нами на тех же пробных площадях, полигонах, где проведено развернутое исследование почвенного профиля, в очагах, прилегающих древостоях и в контроле взяты керны, спилены в количестве, достаточном для получения статистически значимых результатов.

Изменение видовой структуры лесов, вызванное на первом этапе антропогенным или климатическим влиянием, в дальнейшем оказывается под воздействием внутренних ценологических механизмов. Так, например усыхание кизила обыкновенного в дубово-кариевых лесах происходило одновременно с ростом *Acer saccharum* (Pierce et al., 2008). Распространенный и представляющий опасность в восточной части США патоген *Discula*

destructiva в районе исследования (штат Индиана) обнаружен не был. В качестве патогена, способствующего усыханию кизила, называется *Armillaria*. Однако, его роль ограничена поражением растений растущих в непосредственной близости от клена, в пределах 5 м (из 35 особей – 24 заражены опенком). На большем удалении – из 122 заражены 64 особи кизила. Авторы называют болезнь лишь вторичным фактором воздействия после затенения.

Наиболее развернутый анализ радиального прироста был проведен для полигона 1, где было представлено наибольшее количество очагов усыхания при широкой изменчивости эдафических условий (рис. 1). Систематизация дендрохронологических данных по глубине корнепроницаемого слоя позволило получить ряд интересных закономерностей.

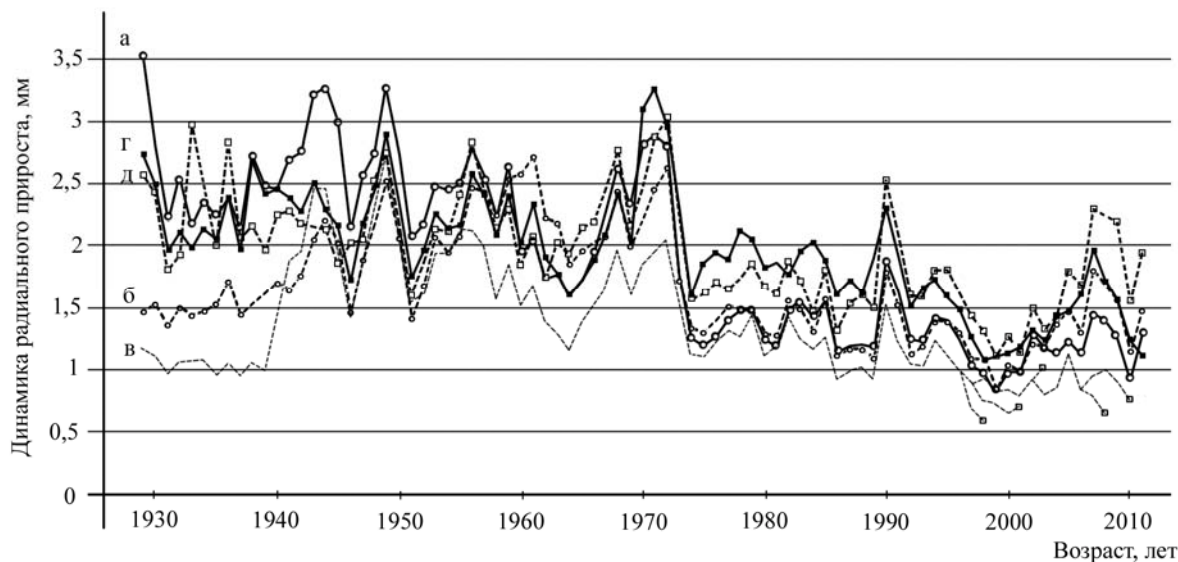


Рисунок 1 - Динамика радиального прироста сосны обыкновенной в разных эдафических условиях на полигоне №1 (глубина корнепроницаемого слоя в очагах усыхания меньше чем в контроле: а- контроль; б- примыкающие к очагам дерева; в – погибшие деревья в очагах (сгруппированы по годам усыхания); равная глубина корнепроницаемого слоя в очагах усыхания и в контроле: г- контроль; д- примыкающие к очагам дерева)

Насаждение возникло в результате естественно-го возобновления в начале XX века. После первоначального скачкообразного увеличения прироста до 1930 г. (молодняки), в дальнейшем, по мере смыкания крон, наступает депрессия прироста (фаза жердняка), особенно ярко выраженная в период 1930-1940 гг. В большей степени снижение прироста установлено для экземпляров сосны, в дальнейшем погибших в результате патогенного воздействия опенка в очагах усыхания. Отличительной особенностью почвенного профиля для них была малая глубина корнепроницаемого слоя (около 25 см) и наличие крупных плотно прилегающих друг к другу плиточных камней, образующих материнскую породу. В отличие от этого за пределами очага глубина корнепроницаемого слоя была более 40 см и материнская порода сложена более мелкими слоистыми камнями. Это, безусловно, обеспечивает более благоприятный режим увлажнения и питания. Соответственно это отражается на радиальном приросте и

устойчивости сосны к корневым патогенам. Снижение прироста в этот же период характерно для всех деревьев, но для моделей, примыкающих к очагам, это снижение более значительное. Степень депрессии прироста находится в прямой зависимости от глубины корнеобитаемого слоя и вероятностью образования очага усыхания в дальнейшем. Так, в фазе жердняка ширина годичных колец у деревьев, растущих в непосредственной близости у очага (глубина корнепроницаемого слоя меньше чем в контроле) почти в два раза меньше чем в контроле. У деревьев в центре очага (погибших в период 1999-2010 гг.) разница с контрольными деревьями более выражена.

В период 1998-2004 гг., после быстрого спонтанного очагового усыхания деревьев из-за активизации патогенного действия *A. borealis* произошли изменения в значениях радиального прироста - в большей степени увеличился прирост у деревьев, растущих в непосредственной близости от очагов усыхания. Причина очевидная и заключается в осво-

бождении пространства для роста оставшихся деревьев, которые и показали в дендрохронологическом ряду увеличение. Аналогичная закономерность характерна для всех выделенных категорий по строению почвенного профиля.

Даже при равной глубине корнепроницаемого слоя (очаг усыхания и контроль) у деревьев в контроле ширина годичных колец в фазе жердняка более чем на 50 % выше, чем у деревьев, растущих в непосредственной близости у очагов. Этот период представляет наибольший интерес для понимания процессов потери устойчивости хвойным древостоем, что позволит еще в молодом возрасте не только делать долговременный прогноз санитарного состояния, но активно влиять на состояние насаждения, путем проведения хозяйственных мероприятий по снижению негативных последствий высокой конкуренции.

Для математической верификации выявленной закономерности и моделирования количественного выходного параметра-отклика на воздействующие входные факторы был проведен двухфакторный дисперсионный анализ. Необходимыми условиями применения параметрического дисперсионного анализа являются: отсутствие корреляции между факторами и равенство дисперсий в группах. Для проверки дисперсий на однородность использова-

лись стандартные тесты программы «Statistica» (Levene, а также Cochran, Hartley, Bartlett). При использовании теста сравнения происходит проверка нулевой статистической гипотезы об отсутствии различий дисперсий в группах. Если нулевая гипотеза отклоняется, то следует принять альтернативную гипотезу о существовании различия дисперсий в группах. Проведенные тесты свидетельствуют об отсутствии различия дисперсий, что подтверждает правомерность применения дисперсионного анализа. Также необходимыми условиями применения параметрического дисперсионного анализа являются: отсутствие корреляции между факторами и равенство дисперсий в группах. В связи с установленной высокой коррелированностью глубины корнепроницаемого слоя и вероятностью образования очага в анализ не было включено выделение групп по фактору размещения (очаг-контроль).

В качестве выходного параметра был взят радиальный прирост. Исследуемые факторы - глубина корнепроницаемого слоя (две градации – до 35 см и более 35 см); стадии роста (четыре градации – молодняки, жердняки, средневозрастные, приспевающие). В таблице 1 показаны итоговые данные дисперсионного анализа. Значимым являются все факторы, а также их взаимодействие.

Таблица 1 - Оценка степени влияния факторов

Факторы	Сумма квадратов	Важность факторов (ω^2)	p-уровень
Глубина корнепроницаемого слоя (А)	3,21	0,03	0,0001
Стадия роста / возраст (В)	30,45	0,33	0,0000
Взаимодействие (АВ)	4,68	0,04	0,0001
Установленные факторы	38,34		
Случайные факторы и ошибки	52,59		
Все факторы	90,93		

Данные позволяют оценить степень влияния основных факторов на показатель-отклик. Из результатов анализа следует, что контролируемые факторы и их взаимодействие объясняют около 42 % дисперсии радиального прироста деревьев.

На случайные факторы и ошибки приходится 58 % дисперсии. Причина этого заключается в высокой зависимости радиального прироста от множества факторов экзогенного и эндогенного характера.

Не вызывает удивления высокое значение важности фактора «Стадия роста». При существующей классификации важности факторов (ω^2) (при $\omega^2 > 0,15$ - большой эффект; при $\omega^2 = 0,06$ - средний эффект $\omega^2 = 0,01$ - незначительный эффект) эффект воздействия ($\omega^2 = 0,33$) чрезвычайно высокий. Это объясняется, как, безусловно, неоспоримым влиянием возраста, так и ценотически выделенным воздействием (именно для этого нами и сгруппированы данные по четырем стадиям роста).

Эффект воздействия глубины корнепроницаемого слоя на радиальный прирост занимает промежуточное положение между средним и незначительным ($\omega^2 = 0,03$). Чрезвычайно высокое значение уровня значимости ($p < 0,0001$) позволяет считать

влияние глубины корнепроницаемого слоя неоспоримым.

Исходя из установленных математических закономерностей, можно предположить наличие фактора, который в молодом возрасте определил столь значительное различие в радиальном приросте на почвах разной мощности. Очевидно, что это является следствием разной густоты естественного возобновления. С нашей точки зрения это является вполне логичным, так как на более глубоких и богатых почвах более вероятно интенсивное развитие живого напочвенного покрова, которое ограничивает образование подростка. На более бедных неглубоких почвах (впоследствии именно там и образуются очаги куртинного усыхания в результате воздействия опенка), затруднено формирование живого напочвенного покрова и, как следствие, создаются благоприятные условия для образования загущенного возобновления сосны (из-за слабого задержания почвы). Естественно, при достаточном количестве семенных деревьев в непосредственной близости. Следовательно, причиной малого прироста деревьев сосны в очагах в фазе жердняка является высокое ценотическое давление в насаждении, определяемое высокой загущенностью естест-

венного возобновления. Подтверждается закономерность, отмечаемая нами ранее. Для устойчивых древостоев (без признаков поражения возбудителями корневых гнилей) характерно достаточно свободное произрастание в молодом возрасте, о чем и свидетельствует их более интенсивный рост (Павлов, 2007). Они смогли избежать влияния «эффекта группового угнетения» (Погребняк, 1968; Романовский, 2002), который имеет место в одновозрастном древостое при достаточно равномерном размещении отдельных особей на площади после смыкания крон и вступления соснового древостоя в фазу жесткой конкуренции и активной дифференциации. Это подтверждает высокую опасность длительного нахождения соснового древостоя в условиях избыточной загущенности без активной дифференциации и своевременного отпада.

Кроме этого, в результате изреживания образуется значительное количество отпада, который легко заселяется опенком. В дальнейшем через сросшиеся корни, после возрастания вирулентности и агрессивности патогена, осуществляется его переход на живые деревья.

Не меньший интерес представляет и достаточное резкое затухание очагов усыхания, и отсутствие образования новых. Закономерен вывод об успешной перестройке биоценоза, его переход на новый уровень устойчивости. Безусловно, биосфера обладает уникальной способностью адаптироваться к существующим изменениям. Это проявляется даже в таких глобальных процессах, как рост углекислого газа. Так, за последние 50 лет рост концентрации углекислого газа в атмосфере был гораздо ниже, чем рост его антропогенного производства (Ballantyne et al., 2012). В 1960 г. биосферой поглощалось около 2,5 миллиардов тонн углекислого газа, а в 2010 г. эта цифра выросла в два раза - до 5 миллиардов тонн в год.

В лабораторных условиях двойное увеличение уровня CO₂ способствовало повышению устойчивости сеянцев *Pinus taeda* к инокуляции облигатным паразитом *Cronartium quercuum* или факультативным патогеном *Fusarium circinatum* (Runion et al., 2010).

Затухания очагов усыхания также свидетельствует о высоких буферных свойствах биосферы. Так, очаги усыхания 1990-2006 гг. в Сихотэ-Алине находятся в относительно стабильном состоянии: отмирание деревьев на всех участках практически прекратилось (Манько, Гладкова, Бутовец, 2009). В древостоях на трех участках осуществляются несущественные перестройки. Лишь на одном участке интенсивно проходят восстановительные процессы, в результате которых усиливается лесообразующая роль пихты. Полученные материалы свидетельствуют об успешном восстановлении лесообразующей роли темнохвойных пород в очагах усыхания.

В отдельных случаях усыхание дуба носило характер катастрофы, как например в 1928 г. в Шиповом лесу Воронежской обл. (Состояние дубрав..., 1989), когда оно наблюдалось на всей территории

массива в разных классах возраста, но больше всего в спелых насаждениях (70-80 % пострадавших насаждений имели возраст 100-110 лет).

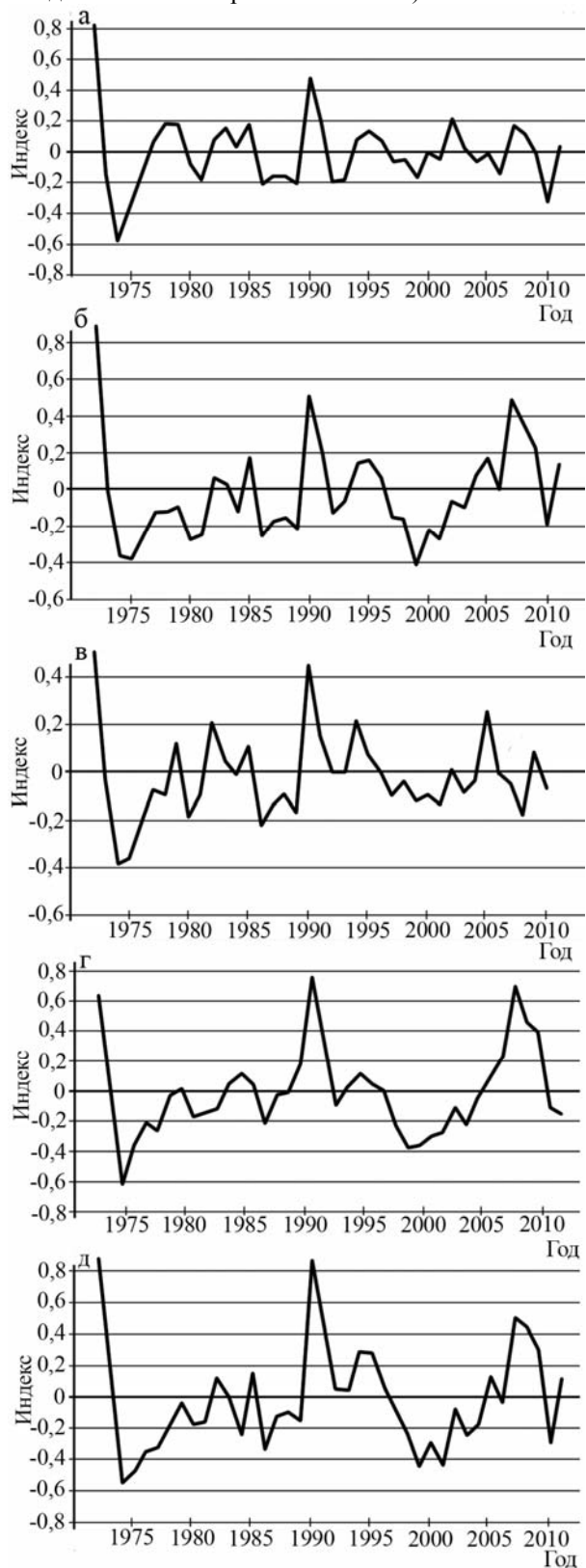


Рисунок 2 – Индексы радиального прироста сосны обыкновенной в разных эдафических условиях на полигоне № 1 (обозначения на рис. 1)

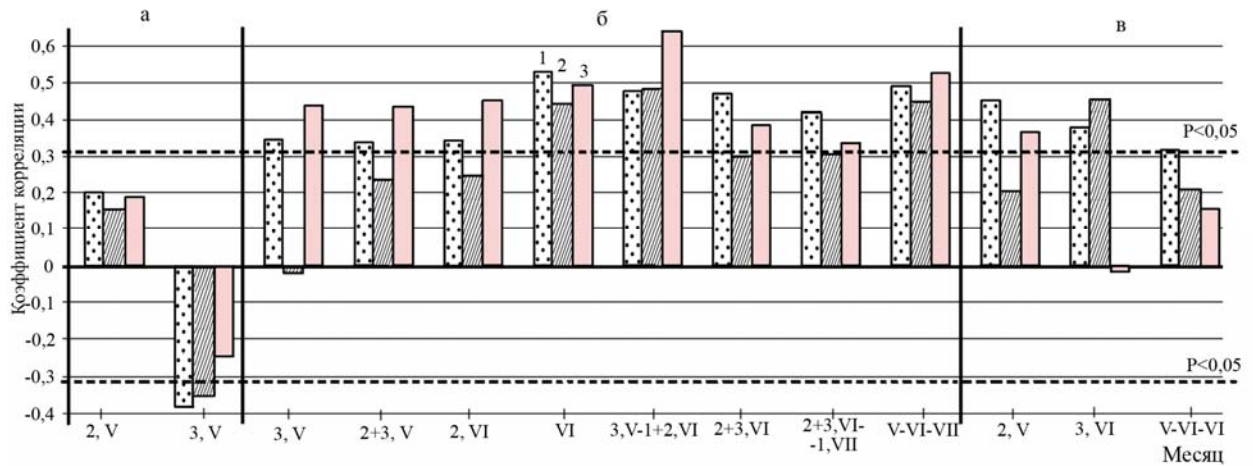


Рисунок 3 –Зависимость между индексами радиального прироста сосны обыкновенной и температурой приземного слоя воздуха текущего (а) и предыдущего (в) года, а также с количеством осадков текущего года (б). Группа пробных площадей с меньшей глубиной корнепроницаемого слоя в очаге усыхания, чем в контроле (1- деревья, примыкающие к очагам усыхания; 2- контроль; 3- погибшие деревья в очагах усыхания)

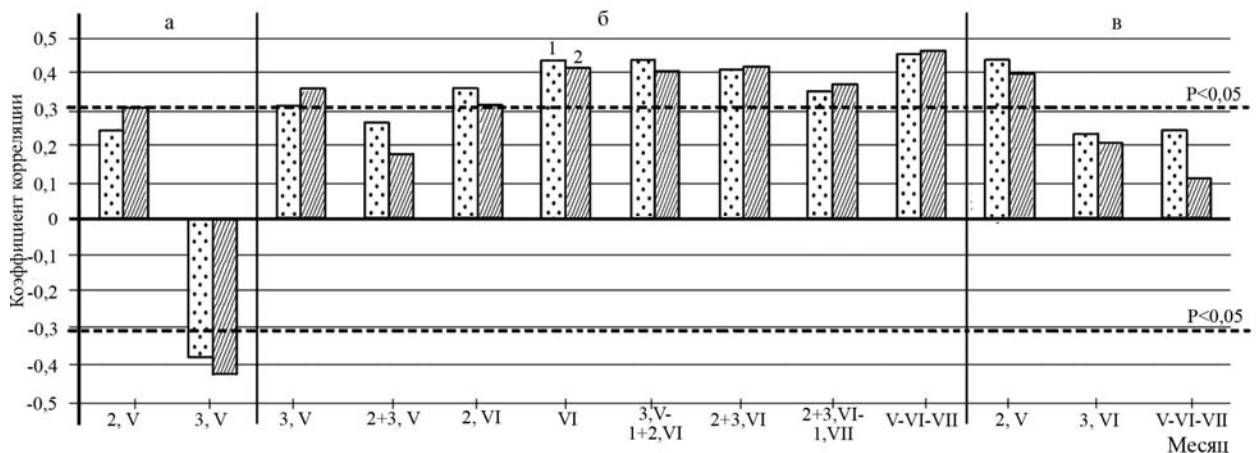


Рисунок 4 - Зависимость между индексами радиального прироста сосны обыкновенной и температурой приземного слоя воздуха текущего (а) и предыдущего (в) года, а также с количеством осадков текущего года (б). Группа пробных площадей с равной глубиной корнепроницаемого слоя в очаге усыхания и в контроле (1- деревья, примыкающие к очагам усыхания; 2- контроль)

В результате в течение нескольких лет было вырублено 600 тыс. м³. Возвращаясь через много лет в катастрофически усыхающие в прошлом насаждения (Шипов лес, Воронежский заповедник), установлено, что их состояние вполне удовлетворительное (Осипов, Селочник, 1989). Что все же говорит об устойчивости дуба в экстремальных ситуациях в связи со способностью оставшихся деревьев к восстановлению после снятия стресса и наступления более благоприятного периода для существования дубрав.

Отмеченная нами (Павлов и др., 2007) ранее значительная гибель подроста в очагах развития армилляриоза (при наличии мицелия на корнях, редко – базидиом) также прекратилась. В дальнейшем можно ожидать формирование разновозрастного, смешанного по составу древостоя, отличающегося большей устойчивостью к болезням (Стороженко и др., 1992).

Для поиска закономерностей влияния погоды на рост сосны обыкновенной предварительно было

проведено индексирование прироста (рис.2). Как и следовало ожидать, в данных условиях лимитирующим фактором является увлажнение. Особенно в июне-июле, в период активного роста деревьев и исчерпания почвенного запаса влаги. Наиболее чувствительны к выпадающим осадкам текущего года оказались деревья в очагах усыхания на маломощных почвах (рис.3). Так, за период третья декада мая - вторая декада июня коэффициент корреляции между осадками и индексами радиального прироста составил 0,64 ($p < 0,001$). В условиях равной глубины корнепроницаемого слоя в очаге усыхания и в контроле отклик радиального прироста сосны на атмосферные осадки практически одинаковый (рис. 4).

Причина отрицательной корреляции с температурой третьей декады мая заключается в том, что еще не полностью оттаявшая корневая система не может обеспечить достаточного количества влаги для кроны в период резкого увеличения температуры воздуха, что ведет к иссушению хвои и в даль-

нейшем к снижению прироста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом по результатам многолетних исследований можно выделить алгоритм образования и затухания очагов куртинного усыхания в результате воздействия одного из самых опасных корневых патогенов (*A. borealis*). Запуск многоэтапного механизма разрушения древостоя, где основная роль принадлежит опенку, происходит в результате сопряженного взаимодействия комплекса факторов: физиологическое старение древостоя, антропогенная нагрузка, неблагоприятные изменения погоды и климата.

Так в исследуемых нами сосновых древостоях на **первом этапе** при **достижении определенной возрастной стадии** (приспевающие и спелые) с высокой равномерной полнотой (0,8-1,2) и без ярко выраженных куртин усохших деревьев отпаду подвергается сосна IV-V классов Крафта а также сопутствующие спелые и перестойные деревья осины и березы (Павлов и др., 2007). Происходит **накопление инфекции**. Наличие плодовых тел опенка на некоторых экземплярах сухостоя, сильно ослабленных и усыхающих деревьев, макроскопические особенности гнили свидетельствуют о развитии очага инфекции.

На **втором этапе**, обилие субстрата для роста опенка, оптимальный термический режим почвы в разреженных насаждениях, интенсивное развитие живого напочвенного покрова, ослабление древостоя рекреационным и техногенным воздействием способствуют усилению вирулентности и агрессивности опенка. Условия, благоприятствующие заражению и массовому воспроизводству патогена, увеличивают вероятность образования более вирулентных рас (Помазков, 1990). **И после неблагоприятной погодной аномалии** (например, длительный засушливый период) происходит гибель деревьев, образующих основной полог насаждения, размещенных в неблагоприятных эдафических условиях (малая глубина корнепроницаемого слоя). В очагах усыхания влияние выпадающих осадков в период активного роста выше, чем в прилегающем неповрежденном древостое. К этому периоду часть корней уже заражены *A. boreales*. Ослабленные в результате напряженной внутриценотической конкуренции (эффект группового угнетения), имеющие менее развитую корневую систему, более подвержены воздействию опенка. Смоляной рак и другие болезни и вредители нелетального характера усиливают патогенное действие опенка. Часто в дальнейшем эти деревья становятся центром образования очагов усыхания.

На третьем этапе – в образовавшихся окнах **более вирулентный** (чем первоначально) патоген, распространяясь от погибших деревьев через сросшиеся корни по многим направлениям, поражает корневую систему деревьев I-II классов Крафта. Затем, также, например, **после засушливого периода**, значительно ослабленные деревья (с по-

врежденной корневой системой) не могут сопротивляться **стволовым вредителям** (малому и большому сосновым лубоедам) в период их массового размножения и погибают. В результате образуются усохшие куртины деревьев площадью от 70 до 1200 м². В ряде случаев наблюдается окольцовывание хвойных деревьев на уровне (и выше) корневой шейки мицелием опенка и быстрая гибель наступает в результате полного уничтожения камбиального слоя.

Далее, при достижении границ эдафической аномалии, распространение очага прекращается. С нашей точки зрения, главной причиной является **устойчивость** хвойных деревьев к корневым патогенам **на более глубоких почвах**. Также, факторами, способствующими затуханию усыхания, являются подсушивание верхнего слоя почвы, препятствующее распространению ризоморф и инокуляции в живые ткани корней, а также формирование патогенного для опенка сообщества микроорганизмов. Конечно, возможны определенные исключения, определяемые погодой, сопутствующими болезнями и вредителями.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бабушкина ЕА, Кнорре АА, Ваганов ЕА, Брюханова МВ. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топоэкологических условий их произрастания. География и природные ресурсы, 2011, 1: 159-166.
- Ваганов, Е.А. Рост и структура годичных колец хвойных / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. – Новосибирск: Наука, 2000. – 232 с.
- Зубаков, В.А. Глобальные климатические события неогена / В.А. Зубаков. - Л.: Гидрометеиздат, 1990. - 223 с.
- Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. - М: Наука, 2004. - 299 с.
- Манько, Ю.И. Динамика усыхания пихтово-еловых лесов в бассейне р. Единка (Приморский край) / Ю.И. Манько, Г.А. Гладкова, Г.Н. Бутовец // Лесоведение. – 2009. -№1. – С. 3-10.
- Осипов, В.В. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи по рекогносцировочной оценке в экспедиционных маршрутах 1984—1987 гг. / В.В. Осипов, Н.Н. Селочник // Состояние дубрав лесостепи. - М: Наука, 1989. - С.199-205.
- Осипов, В.В. Состояние дубрав лесостепи / В.В. Осипов. - М.: Наука, 1989. - 230 с.
- Павлов, И.Н. Активизация патогенных свойств грибов комплекса *Armillaria mellea sensu lato* в хвойных лесах юга Восточной Сибири/ И.Н. Павлов, А.Г. Миронов, Т.Ю. Юшкова //Хвойные бореальной зоны. - 2007. – Т.24. – № 1. – С. 9-20.
- Стороженко, В.Г. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В.Г. Стороженко [и др.]. – М.: Наука, 1992. – 220 с.
- Чумаков, Н.М. Климат во время пермо-триасовых перестроек. Климат ранней перми / Н.М. Чумаков, М.А. Жарков // Стратиграфия. Геол. Корреляция. - 2002. - Т. -10. - № 6. - С. 62-81.
- Шишов, В.В. Анализ изменчивости радиального прироста древесных растений на территории северной части Евразии в последние десятилетия / В.В. Шишов

- [и др.] // Изв. РАН, сер. Географическая. – 2007. - № 3. –С. 49-58.
- Ballantyne, A.P. Increase in observed net carbon dioxide uptake by land and oceans during the past 50 years / A.P. Ballantyne, et. al. // Nature – 2012. – Vol. 488. – P. 70-72.
- Houle, D. Compositional vegetation changes and increased red spruce abundance during the Little Ice Age in a sugar maple forest of north-eastern North America / D. Houle , et. al. //Plant Ecol. – 2012. P. 1027 – 1035.
- Juday, G. Forests, Land management and Agriculture / G. Juday, et. al. // ACIA, Arctic Climate Impact Assessment. - 2005.
- Linares, J. C. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo* – *Pinus halepensis* forest / J. C. Linares, et. al. // Climatic Change. -2011. - Vol. 65. - P. 67–90.
- Lloyd, A.H. Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability / A.H. Lloyd, A.G. Bunn // Environmental research letters. – 2007. - Vol.2. – P.13
- Runion, G.B. Effects of elevated atmospheric CO2 on two southern forest diseases / G. B. Runion, et. al. // New Forests. – 2010. – Vol. 39. – P. 275-285.
- Taggart, R.E. Global greenhouse to icehouse and back again: The origin and future of the Boreal Forest biome / R.E. Taggart, A.T. Cross // Global And Planetary Change. - 2009. - Vol. 65. – P. 115-121.
-

Поступила в редакцию 2 февраля 2013 г.
Принята к печати 16 мая 2013 г.