

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В.ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет

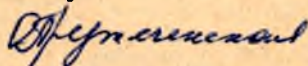
На правах рукописи

ПРЕДТЕЧЕНСКАЯ
Ольга Олеговна

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И БИОМАССА МИЦЕЛИЯ
МАКРОМИЦЕТОВ В ПОЧВАХ СОСНОВЫХ И БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ

Специальность 03.00.24 — Микология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Москва – 1998

Диссертационная работа выполнена в лаборатории лесной микологии и энтомологии Института леса Карельского научного центра РАН.

Научный руководитель: доктор биологических наук, засл. деятель науки РФ, засл. лесовод РК
В. И. Шубин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Л.Л.Великанов

кандидат биологических наук
О.Е.Марфенина

Ведущая организация: Ботанический институт им. В.Л.Комарова
РАН

Защита состоится 27 ноября 1998 г. в аудитории М-1 в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д.053.05.65 Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова по адресу: 119899, Москва, Воробьевы горы, МГУ, биологический факультет.
Факс (095) 939-43-09

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова

Автореферат разослан

23 октября

1998 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

С.Н.Лекомцева

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Макромицеты являются одной из основных частей гетеротрофного блока лесных экосистем. В таежной зоне грибы доминируют среди почвенных микроорганизмов. Грибы опада и подстилки вместе с другими группами микроорганизмов участвуют в разложении органического вещества. Макромицеты-симбиотрофы через микоризу играют важную роль в питании древесных растений. Микосимбиотрофия древесных растений является наиболее ярким примером консортивных отношений между автотрофами и гетеротрофами. Через нее осуществляются внутри- и межвидовые связи растений различных ярусов фитоценоза, которые, благодаря этому, выступают в роли целостной экологической системы. Обилие в лесных почвах мицелия микоризных грибов и относительно слабая специализация многих (до 40%) видов обеспечивает перераспределение элементов питания среди растений лесной экосистемы. В последнее время все большее внимание исследователей привлекает изучение значения микоризных грибов для защиты корней древесных растений от патогенных грибов и вредного влияния на растения загрязнения почвы чужеродными веществами.

Одной из основных задач изучения микосимбиотрофии древесных растений является выявление особенностей организации и структуры ценозов микоризных грибов. Как правило, изучение грибов в естественных условиях сводится к учету базидиом. Очень мало сведений о почвенном мицелии, являющимся вегетативным телом грибов. Между тем, по-видимому, именно мицелий выступает регулятором основных процессов, протекающих в биоценозах таежной зоны. В силу своего широкого распространения, мицелий грибов обладает огромными возможностями поглощения элементов питания. Это свойство мицелия становится особенно важным в случае применения минеральных удобрений, поскольку на лесных песчаных почвах, отличающихся низкой емкостью поглощения и хорошей водопроницаемостью, происходит быстрое вымывание питательных веществ за пределы корнеобитаемого слоя почвы.

Цель и задачи исследований. Целью наших исследований является выявление закономерностей развития и размещения мицелия макромицетов в почве в различных экологических условиях.

Для достижения этой цели решались следующие задачи:

1. Характеристика основных групп мицелия макромицетов.
2. Изучение характера размещения мицелия грибов по профилю почвы и в зависимости от напочвенного покрова.
3. Исследование сезонных колебаний биомассы мицелия в почве.
4. Изучение влияние применения минеральных удобрений (в сосняках)

на состояние почвенного мицелия.

5. Определения воздействия рекреационных нагрузок (в березняках) на рост мицелия.
6. Выявление связи биомассы почвенного мицелия с урожаем макромицетов.

Научная новизна и практическое применение. Впервые для лесов подзоны средней тайги Карелии получены данные об особенностях и характере распространения мицелия грибов в почве, сезонной динамике и реакции на антропогенное воздействие в виде рекреационного воздействия и внесения удобрений.

Установлено, что биомасса мицелия грибов в почве и подстилке лесов таежной зоны выше, чем в лесах более южных ландшафтно-климатических зон России. При этом уменьшается относительное количество темноокрашенного мицелия.

Изучены особенности сезонных изменений биомассы мицелия, и выявлено наличие осеннего пика его развития. В засушливые годы отмечено увеличение биомассы в летние месяцы.

Обнаружено, что удобрения и рекреационное воздействие на почву вызывают уменьшение содержания мицелия в почве, но увеличивают урожай грибов, изменяя видовой состав.

Установлено отсутствие прямой зависимости между биомассой мицелия и урожаем макромицетов.

Выявлено, что в пределах одного типа леса на биомассу мицелия влияют особенности живого напочвенного покрова.

Результаты исследований расширяют знания о структурно-функциональной организации ценозов макромицетов и их реакции на изменение экологических условий. Углубление подобных исследований позволит подойти к прогнозированию состава и урожаев грибов. Изучение макромицетов, в первую очередь, микоризообразователей, является важным звеном при разработке научных основ повышения продуктивности и устойчивости лесных экосистем таежной зоны.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на Всесоюзном совещании "Экология и плодоношение макромицетов-симбиотрофов древесных растений" (Петрозаводск, 1992), на III Всероссийской конференции "Проблемы лесной фитопатологии и микологии" (Москва, 1994), на IV Международной конференции "Проблемы лесной фитопатологии и микологии" (Москва, 1997), на II (X) съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, 2 работы находятся в печати.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 9 глав, включающих обзор литературы, описание района исследований, методическую часть, заключения, списка литературы (164 источника, из них 59 иностранных), 11 приложений. Работа иллюстрирована 8 таблицами и 10 рисунками. Общий объем диссертации 117 стр.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Проблемы изучения макромицетов лесных фитоценозов.

Глава содержит анализ литературы по исследованиям макромицетов, о роли грибов в лесных сообществах.

2. Природные условия района исследований.

Дано общее описание лесов таежной зоны Европейского Севера с характеристикой особенностей ландшафта, почв, состава и распространения основных лесообразующих пород.

Участки для исследований расположены в подзоне средней тайги. В ней более половины покрытой лесом площади занимают ельники, сосновые леса — около одной трети, остальная часть приходится на лиственные, преимущественно березовые насаждения. Среди еловых лесов преобладают ельники черничные и долгомошные, реже встречаются брусничные и сфагновые. Среди сосновых лесов доминируют черничные и брусничные (более половины площади), менее распространены сосняки сфагновые и вересковые, еще реже встречаются долгомошные и лишайниковые. Леса средней подзоны тайги в отличие от северной подзоны характеризуются большей сомкнутостью древостоев (0.6-0.7) и более высокой производительностью (III-IV классы бонитета). Средний запас спелых древостоев около 150 м³ на гектаре.

3. Объекты и методика исследований

Объектом исследований является почвенный мицелий макромицетов в сосняке брусничном, где ежегодно применяются минеральные удобрения, и в березняке разнотравном, где изучается влияние рекреации на макромицеты. Работа проводилась на опорном пункте Института леса Карельского научного центра РАН. Участки находятся на территории Нелгомозерского лесничества Спасогубского лесхоза в 100 км северо-западнее г. Петрозаводска.

3.1 Сосняк брусничный.

Изучение влияния применения минеральных удобрений на развитие почвенного мицелия макромицетов проводилось в 1990-1994 гг. в сосняке брусничном II класса возраста. Культуры сосны обыкновенной были созданы посевом в 1961г. на вересково-паловых вырубках из-под

сосняков брусничных. Почва представлена маломощными песчаными поверхностно-подзолистыми разновидностями, бедна гумусом, подвижными формами азота и калия. В результате сплошных палов лесная подстилка была почти полностью уничтожена.

Опыты с удобрениями заложены в 1967 г. Удобрения вносили ежегодно по схеме: без удобрений (контроль), N, P, K, NP, NK, PK и NPK. С 1967 по 1972 г. азот и калий вносили из расчета 60, фосфор — 120 кг/га действующего вещества, а с 1973 г. каждое удобрение вносили из расчета 120 кг/га. Применяли хлористый калий, гранулированную мочевицу и суперфосфат. Удобрения разбрасывали вручную ранней весной.

Работа по изучению мицелия проводилась на двух участках: без внесения удобрений (контроль) и с многолетним ежегодным внесением азота и калия (опыт). Выбор данного варианта опыта был обусловлен тем, что на участке с внесением NK урожаи макромицетов были максимальными по сравнению с контролем, а также опытами с внесением N, P, K, NP, PK и NPK.

В настоящее время на контроле сильно развит лишайниково-моховой покров (общее проективное покрытие примерно 98%), где доля лишайников составляет около 47%, мхов — 51%. Из лишайников доминируют *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. (24.2%) и *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda (18.3%), из мхов — *Pleurozium Shreberi* (Brid.) Mitt (47%). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса около 39%, доминируют *Vaccinium vitis-idaea* (17%) и *Calluna vulgaris* (22%).

На участке с внесением азотно-калийных удобрений (опыт) живой напочвенный покров слабо развит (проективное покрытие около 36%), почва покрыта сосновым опадом. Мхи покрывают примерно 16% площади, встречаются *Dicranum polysetum* Hedw. (8%) и *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (8%). Доля проективного покрытия лишайников составляет около 14% от площади опытной делянки, встречаются *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm., *Cladonia grayi* G.Merr. et Sandst. и *Cladonia sp.* Травяно-кустарничковый ярус слагают *Vaccinium vitis-idaea* L. (4%) и *Calluna vulgaris* (L.) Hill (7%).

3.2 Березняк разнотравный.

Изучение влияния рекреационной нагрузки на развитие и распределение почвенного мицелия проводится в березняке разнотравном IV класса возраста с 1992 г. Почва — подзол гумусово-железистый супесчаный, слабокультуренный. Лесная подстилка толщиной до 2 см, состоит из опада березы и трав.

Нижний ярус развит слабо, среднее проективное покрытие от 5 до 25%. Травяной покров слагают *Melampyrum pratense* L., *Veronica chamaedrys* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Carex canescens* L., с участием злаков — *Agrostis tenuis* Sibth. и *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. Мхи встречаются в виде мелких куртинок, в основном это *Pleurozium Schreberi* и *Polytrichum commune* Hedw.

Наша работа выполнена на двух участках: на площади, подвергнутой интенсивному рекреационному воздействию (опыт), и на невытоптанном участке (контроль).

Опыт с рекреационным воздействием был заложен в 1991 г. Использован участок березняка разнотравного размером 25x20 м, где с 1985 г. проводились регулярные сборы плодовых тел макромицетов, был поделен пополам. Одна половина была оставлена в качестве контрольной, а на опытной осуществлялось вытаптывание из расчета 250 проходов (за 5 приемов) на 1 м² в период основного плодоношения. Вытаптывание было осуществлено в августе-сентябре 1991 г. с интервалом в 10 дней.

3.3 Методика отбора образцов, камеральная обработка и учет мицелия.

В этой части дан обзор основных способов изучения макромицетов, и приводится обоснование выбора метода определения биомассы почвенного мицелия.

Отбор почвенных проб для анализа на контрольном и опытном участках производили из двух горизонтов: гумусового (A0+A1A2) и минерального (Bf) до глубины 10 см в шести повторностях. Образцы в сосняке брусничном отбирались ежемесячно с мая по октябрь, а в березняке разнотравном — 3 раза в течение вегетационного периода (в мае, июле и сентябре). До анализа образцы хранились в замороженном виде.

Таблица 1

Средний диаметр гиф разных групп в сосняке брусничном и березняке разнотравном.

Тип мицелия	Диаметр мицелия (мкм) на разных участках	
	сосняк	березняк
Весь мицелий	3,1	3,3
Светлый	3,1	3,2
Темный	3,2	3,3
Пряжковый	4,1	4,2

Анализ содержания мицелия в почве проводился нами стандартным методом агаровых пленок Джонса и Моллисона (Jones, Mollison, 1948) в модификации Т.Г. Мирчинк (1972).

Диаметр мицелия был определен экспериментально (табл. 1). Из общей массы мицелия были выделены три группы гиф: светлые, темные и с пряжками; для каждой группы в сосняке и березняке был определен средний диаметр. Проведена статистическая обработка числового материала, расчеты выполнены с использованием электронных таблиц (Excel).

За период исследований (1990-1994 гг.) собрано и обработано более 1500 образцов.

4. Особенности почвенного мицелия.

При изучении мицелия в сосняке брусничном II класса возраста и в березняке разнотравном IV класса возраста нами были выделены 3 группы гиф: светлые, темные и с пряжками.

Наиболее часто встречается светлый (непигментированный) мицелий (табл.2, 3). Его общая длина (включая и гифы с пряжками) в сосняке

Таблица 2

Длина мицелия разных групп в сосняке брусничном в опыте с внесением НК.

Тип мицелия	Горизонт почвы	Длина мицелия, мг/г почвы					Сред- нее
		1990	1991	1992	1993	1994	
КОНТРОЛЬ							
Весь мицелий	A0+A1A2	963.7	1320.6	1040.8	913.4	1010.7	1049.8
-"	Bf	233.1	316.3	236.8	236.6	309.6	266.5
Светлый	A0+A1A2	881.0	1206.3	916.0	755.8	826.0	917.0
-"	Bf	216.1	300.6	221.2	217.4	283.7	247.8
в том числе пряжковый	A0+A1A2	52.0	163.6	32.0	81.6	90.1	83.9
-"	Bf	13.1	33.4	6.9	9.1	24.1	17.3
Темный	A0+A1A2	82.7	114.3	124.8	157.6	184.7	132.8
-"	Bf	16.8	15.7	15.6	19.2	25.9	18.6
ОПЫТ							
Весь мицелий	A0+A1A2	818.1	1031.6	816.6	672.0	938.8	855.4
-"	Bf	253.6	359.8	315.2	305.6	352.3	317.3
Светлый	A0+A1A2	772.4	964.4	747.0	598.6	817.4	780.0
-"	Bf	241.7	342.9	297.3	281.7	322.6	297.2
в том числе пряжковый	A0+A1A2	88.0	152.1	75.3	101.5	121.9	107.8
-"	Bf	20.5	39.0	17.2	21.5	30.9	25.8
Темный	A0+A1A2	45.7	67.2	69.6	73.4	121.4	75.5
-"	Bf	11.9	16.9	17.9	23.9	29.7	20.1

Примечание. Азотно-калийные удобрения вносили ежегодно с 1967 г.

составляет от 87 до 93% (рис.1), а в березняке — от 73 до 83% от суммарной длины гиф (рис.2). Поверхность светлого мицелия может быть как гладкой, так и инкрустированной. При анализе препаратов ветвящиеся гифы встречаются редко, что обусловлено способом подготовки образцов для анализа, при котором длинные грибные нити разрываются на части разной длины.

В почве, не подвергавшейся предварительному растиранию при подготовке препаратов, довольно часто встречались ветвящиеся гифы с перегородками. Инкрустация, как правило, отмечалась на гифах с пряжками. Цвет такого мицелия очень светлый серовато-зеленоватый и розоватый.

Темные или пигментированные гифы имеют цвет от коричневого до черного. Они, обычно, гладкие, не инкрустированные, из-за темной ок-

Таблица 3
Длина мицелия разных групп в березняке разнотравном в опыте с выгаптыванием.

Тип мицелия	Горизонт почвы	Длина мицелия, м/г почвы			Среднее
		1992	1993	1994	
КОНТРОЛЬ					
Весь мицелий	A0+A1A2	678.4	735.4	925.0	779.6
"-	Bf	283.6	285.4	414.1	327.7
Светлый	A0+A1A2	578.9	560.8	708.9	616.2
"-	Bf	240.0	233.7	331.2	268.3
в том числе					
пряжковый	A0+A1A2	43.8	79.0	123.7	82.2
"-	Bf	4.1	18.3	36.4	19.6
Темный	A0+A1A2	99.5	174.6	216.1	163.4
"-	Bf	43.6	51.7	82.9	59.4
ОПЫТ					
Весь мицелий	A0+A1A2	524.1	602.1	840.9	655.7
"-	Bf	278.4	292.7	404.1	325.1
Светлый	A0+A1A2	485.5	479.2	686.6	550.4
"-	Bf	239.8	239.9	333.2	271.0
в том числе					
пряжковый	A0+A1A2	43.2	49.3	147.1	79.9
"-	Bf	7.2	18.5	58.1	27.9
Темный	A0+A1A2	97.5	122.9	154.3	124.9
"-	Bf	38.6	52.8	70.9	54.1

Примечание. Выгаптывание выполнено в августе-сентябре 1991 г.

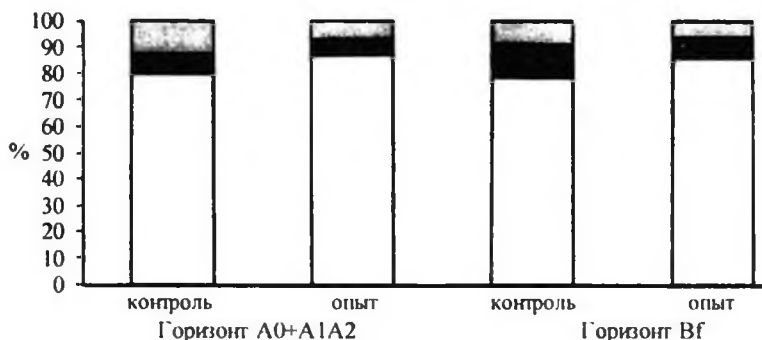


Рисунок 1. Среднее содержание мицелия различных групп в сосняке брусничном (опыт с внесением НК).

□ - светлый; ■ - пряжковый; ▒ - темный.

раски содержимое не просматривается, отмечены перегородки. Ветвление встречается очень редко.

В сосняке брусничном темный мицелий составил в горизонте A0+A1A2 5,6-18,3% от общей длины мицелия и в Bf — 4,7-8,4% (табл.2, рис.1). Длина светлых гиф в березняке разнотравном примерно в 3,2-5,8 раз выше, чем длина темноокрашенного мицелия (табл.3). Преобладание непигментированных гиф в наших опытах согласуется с составом макромицетов. Сопоставление найденных нами в литературе описаний мицелия различных видов макромицетов с видовым составом грибов показывает, что мицелий наиболее распространенных видов имеет светлую окраску. В сосняке брусничном на обоих участках обильно плодоносит *Lactarius rufus* (Scop.: Fr.) Fr. (почвенный мицелий сероватого цвета), кроме того, на контроле доминирует *Suillus bovinus* (L.: Fr.) O. Kuntze (больше 50% от общего урожая), почвенный мицелий которого имеет кремовую окраску, а на опытном участке — *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr. (цвет почвенного мицелия от коричневого до светло-бурого, кремового) и *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Pers. (серовато-белый мицелий). В березняке разнотравном на контрольном и опытном участках часто встречаются *Lactarius vietus* (Fr.: Fr.) Fr., *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) Gray. (почвенный мицелий белого или слегка желтоватого цвета), *Russula aeruginea* Lindbl., на контроле доминирует *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) Gray. (мицелий кремовый, светлый), а на опытном участке

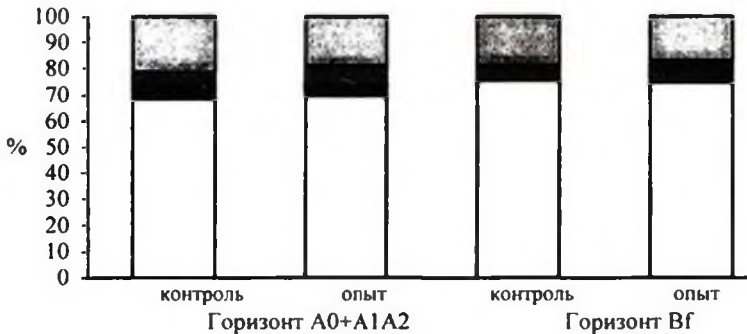


Рисунок 2. Среднее содержание мицелия различных групп в березняке разнотравном (опыт с выгаптыванием).

□ - светлый; ■ - пряжковый; ▣ - темный.

обильно плодоносят *Amanita muscaria* (мицелий белый, серовато-белый, иногда с розоватым оттенком) и *Lactarius necator* (Bull.: Fr.) P. Karst. (почвенный мицелий кремевый или светло-бурый, почти белый). В 1992 г. на опытном участке в березняке был отмечен высокий урожай *Paxillus involutus*.

Таким образом, все доминирующие виды в сосняке брусничном и березняке разнотравном отличаются светлым мицелием. Более того, из всех плодоносящих на данных участках видов грибов, цвет мицелия которых известен, только *P. involutus* может иметь темноокрашенный мицелий, но, как указано выше, оттенок его гиф варьирует от темного до светлого. Возможно, данное обстоятельство является одной из причин доминирования светлого мицелия в нашем эксперименте.

В главе приводится анализ литературных данных о соотношении различных групп мицелия в разных типах леса.

Исходя из сказанного выше, относительная встречаемость того или иного типа мицелия зависит от видового состава грибов, который в свою очередь определяется особенностями почвы и растительности. Возможно, низкое содержание пигментированного мицелия, отмечаемое в нашей работе, является особенностью почв сосняков Карелии а, вероятно, и средней подзоны тайги европейской части России.

Мицелий с пряжками, так как он представляет особую группу, учитывали отдельно. Пряжковые гифы, как правило, имеют светлую окраску (на пигментированной форме пряжки были отмечены только один

раз), поверхность может быть инкрустирована. Средний диаметр такого мицелия максимален (табл.1). Длина пряжковых гиф в сосняке колеблется в пределах от 3 до 15% от общей длины мицелия (табл.2), в среднем — 6-8% (рис.1), в березняке от 5 до 14% (табл.3; рис.2), но необходимо отметить, что учет мицелия используемым методом не дает возможности адекватно оценить количество гиф с пряжками.

В почве, отобранной для описания встречающегося мицелия и не подвергавшейся растиранию, мицелий с пряжками встречался достаточно часто. Отмечены белые, зеленоватые, розоватые, желтоватые гифы, с ветвлением и без, поверхность часто инкрустирована. Из видов макромицетов, для которых имеется описание мицелия и карпофоры которых найдены на участках как в сосняке, так и в березняке, только *Paxillus involutus* и *Tricholoma sp.* (часто), а также *Suillus bovinus* и *S.variegatus* (Sw.: Fr.) O. Kuntze (редко) имеют пряжки на мицелии.

По результатам наших исследований, количество мицелия с пряжками (3-15%), и урожай макромицетов-симбиотрофов (82-99% от общего урожая) дают основание предположить, что наличие пряжек на мицелии не является характерным признаком микоризообразующих грибов.

5. Распределение мицелия макромицетов по генетическим горизонтам почвы.

В главе дан аналитический обзор работ по изучению динамики развития почвенного мицелия. Приводятся данные о содержании мицелия и состава грибов в почве в зависимости от географической широты и типа растительности.

Основная масса мицелия макромицетов сосредоточена в горизонте A0+A1A2 (на глубине до 2,5 см). Здесь количество гиф в 3-4 раза выше, чем в горизонте Bf (табл.2, 3).

В сосняке брусничном общая длина мицелия в горизонте A0+A1A2 составляет на контроле 1094,8 в опыте — 855,4 м/г, в горизонте Bf — 266,5 и 317,3м/г, соответственно. В березняке разнотравном этот же показатель в горизонте A0+A1A2 составляет на контроле 779,6 м/г почвы, в опыте — 675,4 м/г, в горизонте Bf — 327,5 и 328,0 м/г, соответственно.

Сопоставление наших данных с найденными в литературе позволяет сделать вывод, что в почве сосняков березняков Карелии очень высоко содержание мицелия макромицетов.

Распределение мицелия разных типов — темного, светлого и пряжкового одинаково, как в сосняке, так и в березняке (табл. 2, 3).

6. Сезонная динамика развития мицелия в почве и урожай макромицетов.

Дан анализ литературных данных по сезонной динамике.

В результате наших исследований отмечено, что в течение сезона в развитии мицелия четко выражен осенний пик, регистрируемый в сентябре-октябре, как в сосняке брусничном (рис. 3), так и в березняке разнотравном (табл. 4). Осенний скачок увеличения массы гиф проявляется ежегодно, независимо от погодных условий в течение вегетационного периода.

В березняке разнотравном сложно проследить динамику развития мицелия по трем срокам отбора образцов. Как правило, в мае и сентябре уровень биомассы почвенных макромицетов максимален (табл. 4). Только в 1994 г. наблюдалось плавное увеличение содержания гиф в почве в течение вегетационного периода.

Весенний пик в развитии мицелия в сосняке нами регистрировался в 1990 и 1993 гг. Возможно, отсутствие регистрации четкого весеннего повышения уровня биомассы в нашем эксперименте связано с поздним началом наблюдений (середина мая), поскольку в литературе максимум развития мицелия в почве отмечается в марте-апреле.

Таблица 4

Динамика биомассы почвенного мицелия и урожай макромицетов в березняке разнотравном в опыте с вытаптыванием.

Год	Горизонт	Биомасса мицелия, мг/г почвы				Урожай грибов за сезон, кг/га
		май	июль	сентябрь	среднее за сезон	
КОНТРОЛЬ						
1992	A0+A1A2	1,09	1,32	1,24	1,22	233,94
	Bf	0,64	0,42	0,47	0,51	
1993	A0+A1A2	1,41	1,22	1,33	1,32	158,74
	Bf	0,57	0,49	0,47	0,51	
1994	A0+A1A2	1,27	1,74	1,97	1,66	90,50
	Bf	0,78	0,69	0,76	0,74	
ОПЫТ						
1992	A0+A1A2	1,14	0,94	1,06	1,05	412,20
	Bf	0,59	0,43	0,47	0,50	
1993	A0+A1A2	1,02	0,95	1,27	1,08	291,60
	Bf	0,45	0,59	0,54	0,52	
1994	A0+A1A2	1,34	1,51	1,68	1,51	129,80
	Bf	0,61	0,59	0,96	0,72	

Примечание. Вытаптывание выполнено в августе-сентябре 1991 г.

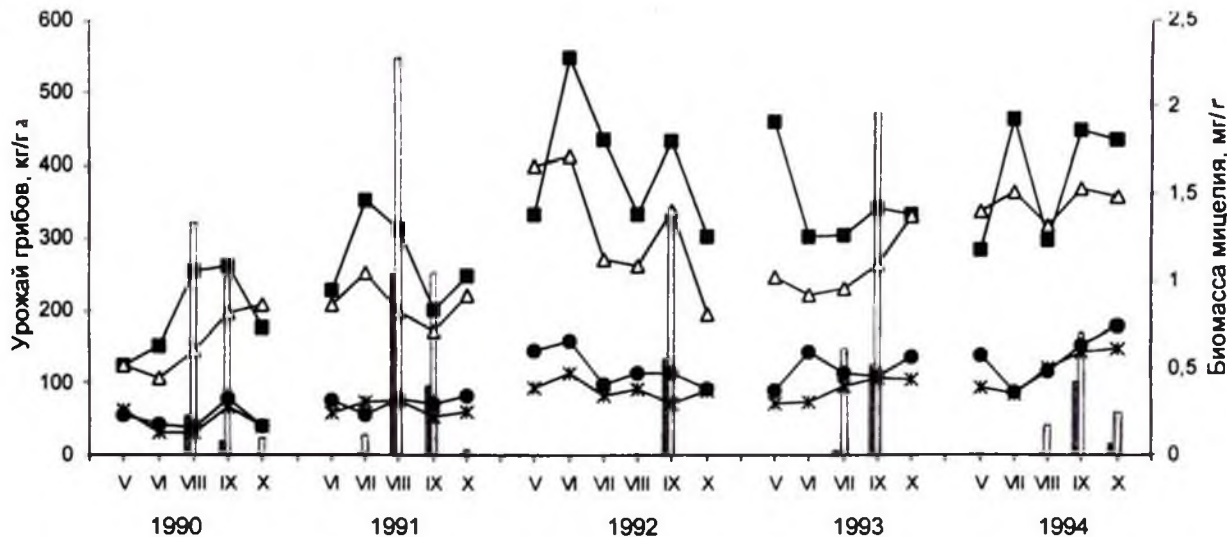


Рисунок 3. Динамика биомассы мицелия и урожая грибов в сосняке брусничном в опыте с внесением NK

Урожай грибов: ■ контроль; □ опыт (NK).
 Мицелий: Горизонт A0+A1A2 ■ контроль; —△— опыт (NK).
 Горизонт Bf * контроль; —●— опыт (NK).

В 1991, 1992 и 1994 гг. в сосняке брусничном наблюдались резкие увеличения биомассы в июне-июле, количество мицелия в почве в этот период превышало даже осенние показатели. Возможно, это связано с характером увлажнения в течение вегетационного периода: в 1991, 1992 и особенно в 1994 гг. летние месяцы были засушливыми.

В горизонте Vf не происходит значительных колебаний биомассы мицелия в течение сезона, пики в развитии гиф макромицетов сглажены и довольно часто не совпадают с точками максимумов в гумусовом горизонте (рис. 3).

В березняке разнотравном развитие мицелия разных групп происходит сходно. Общая динамика (табл. 4) определяется ростом светлого мицелия. Развитие темноокрашенного и пряжкового мицелиев также подчиняется общим закономерностям — пики в мае и сентябре-октябре.

В сосняке брусничном, напротив, в динамике развития мицелия разных групп происходит смещение максимумов и минимумов. Общая динамика (рис. 3), как и в березняке, определяется ростом светлого мицелия. Для этой группы характерно наличие пика в сентябре-октябре и резкое увеличение биомассы в июне-июле 1991, 1992 и 1994 гг.

Темноокрашенный мицелий на контроле развивается во времени практически так же, как и непигментированный. На опытном участке, напротив, смещение пиков достаточно четко выражено. Так, в 1991 г. наблюдалось отсутствие, а в 1992 г. — смещение с июня на июль летнего максимума. В 1994 г. произошло смещение осеннего пика с октября на сентябрь. Развитие пряжкового мицелия на контроле в целом повторяет общую схему развития гиф. На опытном участке наблюдается некоторое смещение максимумов. Например, в 1992 и 1994 гг. здесь не произошло летнего увеличения уровня биомассы. Возможно, это вызвано повышенной чувствительностью пигментированного и пряжкового мицелия к влажности окружающей среды. Поскольку большая часть опытного участка не имеет живого напочвенного покрова, изменения температуры и влажности здесь выражены сильнее, чем на контроле.

Сопоставление в сосняке брусничном динамики развития мицелия с урожаями макромицетов показывает, что в большинстве случаев осенний всплеск обилия почвенных макромицетов совпадает с максимумом урожая плодовых тел (рис. 3).

7. Взаимосвязь характера напочвенного покрова и особенностей развития макромицетов.

Развитие грибов в почве тесно связано с высшими растениями. Дан анализ работ по изучению влияния характера растительности на грибы.

7.1 Сосняк брусничный.

В сосняке брусничном на контрольном участке был проведен анализ зависимости уровня обилия гиф в почве от характера напочвенного покрова. Исследовались две основные парцеллы: с преобладанием зеленых мхов (в основном род *Pleurozium*) и с преобладанием лишайников (род *Cladonia*) в напочвенном покрове. Биомасса мицелия в гумусовом горизонте под зелеными мхами выше, чем под лишайниками ($P < 0.05$). Этой закономерности подчиняются и светлые, и пигментированные гифы. Для гиф с пряжками и для всех групп мицелия в горизонте Vf различия недостоверны (табл. 5).

В нашем эксперименте на контроле сильно развит покров из *Di-*

Таблица 5

Биомасса мицелия в сосняке брусничном (контроль) и березняке разнотравном в зависимости от напочвенного покрова.

Тип леса	Участок	Горизонт почвы	Напочвенный покров	Биомасса мицелия, мг/г					
				1990	1991	1992	1993	1994	среднее
Сосняк брусничный	Контроль	A0+A1A2	Лишайник	0,68	1,02	1,26	1,37	1,46	1,16
			Зеленый мох	0,91	1,21	1,93	1,51	1,75	1,46
	Vf	Лишайник	0,17	0,25	0,33	0,35	0,46	0,31	
		Зеленый мох	0,21	0,24	0,42	0,40	0,50	0,35	
Березняк разнотравный	Контроль	A0+A1A2	Без трав. покрова	–	–	1,33	1,17	1,67	1,39
			Травяной	–	–	1,07	1,45	1,65	1,39
	Опыт	A0+A1A2	Без трав. покрова	–	–	1,04	0,95	1,51	1,17
			Травяной	–	–	1,01	1,24	1,51	1,25
	Контроль	Vf	Без трав. покрова	–	–	0,53	0,49	0,75	0,59
			Травяной	–	–	0,48	0,52	0,74	0,58
	Опыт	Vf	Без трав. покрова	–	–	0,46	0,53	0,78	0,59
			Травяной	–	–	0,54	0,51	0,66	0,57

cranum polisetum и *Pleurozium Shreberi*. Эти мхи обеспечивают стабильную влажность почвы, создавая тем самым благоприятные условия для развития грибов.

С другой стороны, низкий уровень развития мицелия на участках с преобладанием лишайников может быть вызван тем, что лишайники напочвенного покрова в меньшей степени предохраняют почву от пересыхания, а также содержат антибиотики, ингибирующие развитие почвенных грибов. Наличие лишайников в напочвенном покрове создает менее благоприятные условия для развития макромицетов по сравнению с зелеными мхами.

Необходимо отметить, что показатели уровня биомассы мицелия макромицетов в горизонте A0+A1A2 на участках с лишайниками (0,68-1,46 мг/г почвы) и в опыте (0,68-1,49 мг/г) очень близки. Можно предположить, что низкое количество мицелия на опытном участке вызвано особенностями температурного и водного режимов, поскольку живой напочвенный покров на данной площади развит чрезвычайно слабо.

7.2 Березняк разнотравный

В березняке разнотравном проводилось исследование влияния травяного покрова на почвенный мицелий. На каждой пробной площади отбирали образцы на участках без травяного покрова (напочвенный покров представлен опадом и мхами родов *Polytrichum* и *Dicranum*) и с травяным покровом (в основном различные злаки, грушанка круглолистная, рамишия и вероника лекарственная). Достоверных различий в количестве мицелия в зависимости от состава напочвенного покрова не наблюдается (табл. 5). Таким образом, наличие или отсутствие травяного покрова в березняке разнотравном не повлияло на содержание гиф базидиомицетов в почве.

8. Влияние азотно-калийных удобрений на развитие мицелия и плодоношение макромицетов в сосняке брусничном.

Дан обзор работ, посвященных изучению влияния применения удобрений на грибы.

В сосняке брусничном II класса возраста анализ зависимости между применением удобрений, биомассой мицелия в почве и урожаем макромицетов показал, что общая масса мицелия в гумусовом горизонте на контроле достоверно выше, чем в опыте ($P < 0,01$). В то же время, урожай грибов на контроле в 2-4 раза меньше (табл. 6, рис. 4). Вероятно, это связано с тем, что многолетнее ежегодное применение азотно-калийных удобрений изменило состояние почвы. На опытном участке улучшился

рост сосны, запас древесины на контроле почти в три раза ниже, чем в опыте. А, следовательно, увеличилась насыщенность почвы корнями, и возросла обеспеченность микоризных грибов выделениями корней. При этом на участке с применением азотно-калийных удобрений были встречены микоризы, характерные для безазотных вариантов, и изменений в полноте спектра микориз на участке с применением азотно-калийных удобрений, по сравнению с контролем, нет. Грубогумусная почва с обильным видимым мицелием (контроль) заменилась тонким слоем мягкого гумуса. На опытном участке горизонт А0+А1А2 выражен слабо, местами обнажается минеральный горизонт. Живой напочвенный покров слабо развит, верхний слой почвы сильно пересыхает, что отрицательно

Таблица 6

Биомасса мицелия и урожай макромицетов в сосняке брусничном в опыте с внесением удобрений.

Год	Биомасса мицелия по горизонтам почвы, мг/г		Урожай. кг/га
	А0+А1А2	Вf	
КОНТРОЛЬ			
1990	0,80	0,19	77,8
1991	1,11	0,27	352,8
1992	1,65	0,37	134,5
1993	1,44	0,38	123,0
1994	1,60	0,49	119,4
Среднее	1,32	0,34	161,5
ОПЫТ			
1990	0,68	0,21	592,1
1991	0,87	0,27	829,5
1992	1,50	0,37	339,5
1993	1,07	0,49	920,4
1994	1,49	0,56	265,2
Среднее	1,12	0,38	589,3

Примечание. НК вносили ежегодно с 1967 г.

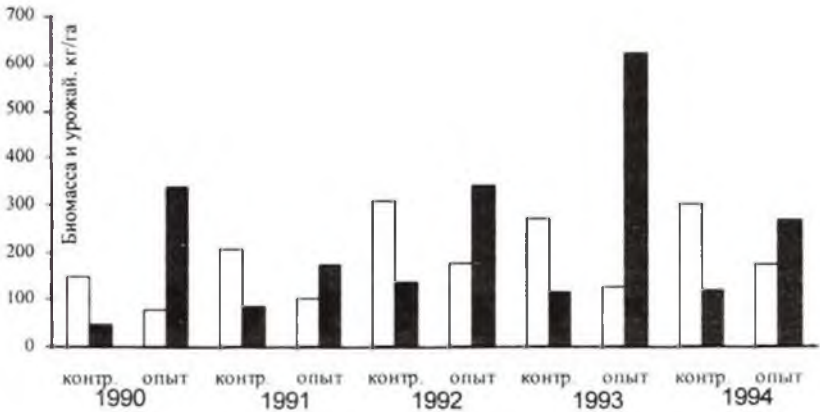


Рисунок 4. Биомасса мицелия в горизонте A0+A1A2 и урожай грибов в сосняке брусничном в опыте с внесением НК.

□ биомасса мицелия.

■ урожай грибов.

сказывается на развитии почвенного мицелия. В результате участие макромицетов в минерализации опада и подстилки снизилось. Сочетание этих факторов, по-видимому, создало условия на опытном участке для сохранения разнообразия видов и резкого увеличения урожая макромицетов-симбиотрофов, при меньшем обилии мицелия в почве.

В нашем эксперименте применение азотно-калийных удобрений вызвало смену видов-доминантов: в контроле преобладает *Suillus bovinus*, в опыте — нитрофилы *Lactarius rufus* и *Paxillus involutus*.

Длина как светлого, так и темного мицелия в горизонте A0+A1A2 на контроле выше, чем в опыте ($P < 0.05$) (см. табл. 2). В то же время, длина мицелия с пряжками на контроле ниже, чем на удобренном участке. Возможно, применение удобрений стимулирует развитие видов макромицетов, имеющих пряжки на мицелии. Видовой состав этих макромицетов на данном этапе изучения определить невозможно.

Различия биомассы мицелия в минеральном горизонте недостоверны. Применение удобрений вызывает изменения в первую очередь в подстилке и верхнем почвенном горизонте. По-видимому, это и обеспечивает отсутствие различий в обилии мицелия в минеральном горизонте между контролем и опытом.

Анализ взаимосвязи обилия мицелия в гумусовом горизонте с общим урожаем грибов показал отсутствие прямой зависимости между этими величинами. По-видимому, на плодоношение грибов влияет сочетание разных факторов, и только на основании оценки биомассы мицелия в почве нельзя составить прогноз величины урожая плодовых тел.

Внесение минеральных удобрений, особенно азотных, может привести к изменениям микробиоты почвы, ухудшению свойств почвы, а также к исчезновению ценных съедобных видов грибов. В лесных экосистемах микоценозы почв наиболее отзывчивы на изменение содержания подвижных форм азота, что обусловлено постоянным его дефицитом.

9. Влияние рекреации на развитие мицелия и плодоношение макромицетов в березняке разнотравном.

Рекреация — один из важных видов антропогенного воздействия на лесные биогеоценозы. Рекреационная нагрузка вызывает глубокие изменения исходного состояния биогеоценоза, включая все его компоненты.

В главе приводится обзор работ по влиянию рекреационного воздействия на лесные экосистемы.

Наши исследования показали, что рекреационная нагрузка в березняке разнотравном вызвала уменьшение содержания мицелия в почве ($P < 0.05$). В то же время за три года наблюдений общий урожай плодовых тел макромицетов в опыте на 43-82% больше (см. табл. 3, рис. 5). Кроме того, произошла смена видов-доминантов: на опытном участке упал урожай *Lactarius torminosus*, но возросло количество *Amanita muscaria* и *Lactarius necator*. В 1992 г. на опытном участке урожай *Paxillus involutus* был почти в 20 раз больше, чем на контроле (контроль — 0,6 кг/га, опыт — 12,4 кг/га). В последующие два года массового появления свинушки на обоих участках не наблюдалось.

Длина светлого и темного мицелия в горизонте A0+A1A2 на контроле достоверно ($P < 0.05$) выше, а мицелия с пряжками — ниже, чем в опыте (см. табл. 3). Различия между контролем и опытом для пряжкового мицелия в горизонте A0+A1A2 и для всех групп мицелия в Vf недостоверны. Как известно, интенсивная рекреационная нагрузка вызывает сильное уплотнение и разрушение именно верхнего, гумусового горизонта.

По литературным данным, регулярный сбор грибов и оказываемая при этом нагрузка на почву не влияют отрицательно на плодоношение

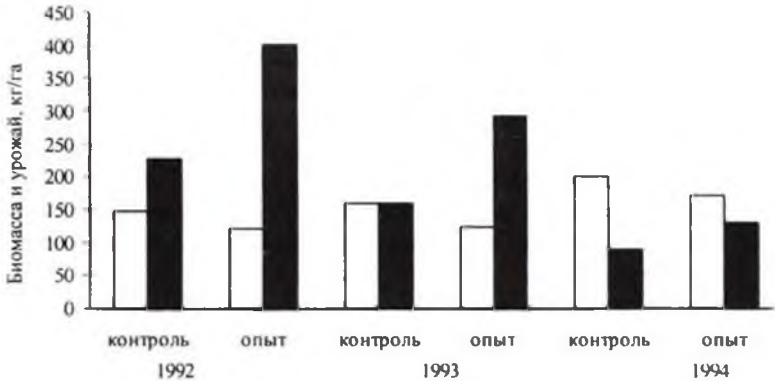


Рисунок 5. Биомасса мицелия в горизонте А0+А1А2 и урожай грибов в березняке разнотравном в опыте с вытаптыванием.

□ биомасса мицелия.

■ урожай грибов.

многих съедобных видов, в том числе, и на урожаи груздя настоящего и волнушки, но с другой стороны, интенсивное посещение грибных угодий, сопровождающееся уплотнением почвы и изменением состава растений напочвенного покрова, ухудшает плодоношение макромицетов. При этом снижается плодоношение наиболее ценных съедобных видов (*Boletus edulis*, *Leccinum aurantiacum*, *L. versipelle*, *Lactarius resimus*), места плодоношений которых посещаются грибниками наиболее часто. В то же время, потери урожая некоторых видов макромицетов из-за посещения населением грибных угодий могут компенсироваться усилением плодоношения в последующие 2-3 года. Вероятно, травмирование мицелия в результате умеренной рекреации стимулирует плодоношение макромицетов, но при этом происходит более интенсивное лизирование обрывков гиф в почве, в результате чего биомасса почвенного мицелия уменьшается. В нашем опыте эффект вытаптывания сказывался спустя три года после закладки опыта.

Рекреационная нагрузка в березняке разнотравном вызвала изменения, сходные с действием азотсодержащих удобрений в сосняке брусничном. Произошло уменьшение содержания мицелия в почве, и увели-

чилоь плодоношение макромицетов. Увеличение урожая на опытном участке произошло за счет грибов-нитрофилов *Lactarius necator* и *Paxillus involutus*, что свидетельствует об изменении азотного питания, а именно, увеличения содержания в почве доступных соединений азота, вызванного повреждением в период закладки опыта напочвенного покрова, поверхностно расположенных корней растений, плодовых тел и мицелия макромицетов.

Исследования соотношения обилия почвенного мицелия и урожая грибов на каждом участке показал отсутствие прямой зависимости между этими показателями (рис. 5).

Рекреационные воздействия вызывают глубокие изменения исходного состояния лесных сообществ. Изучение закономерностей жизнедеятельности и восстановления рекреационно нарушенных биогеоценозов создает основу для разработок предложений по рациональному использованию лесных экосистем.

Выводы:

1. В почве сосняка брусничного и березняка разнотравного выделены три группы гиф, среди которых преобладают светлые. Количество пигментированных гиф не превышает 13 % в сосняке брусничном и 21 % в березняке разнотравном. Это значительно ниже, чем в почвах более южных регионов. Пряжки обнаружены только на светлых гифах (не более 15% в сосняке и 14% в березняке).

2. Основная часть почвенного мицелия сосредоточена в гумусовом горизонте, а в минеральном горизонте его количество резко уменьшается. Распределение по почвенному профилю всех групп гиф происходит аналогично. Общее количество мицелия в почве сосняка брусничного и березняка разнотравного значительно превышает показатели для аналогичных типов леса южной подзоны тайги.

3. В сосняке брусничном в развитии мицелия в течение сезона отмечаются весенний и осенний пики. В засушливые годы наблюдается резкое увеличение биомассы мицелия в июне-июле. В березняке разнотравном не выявлено летнего всплеска обилия гиф. В минеральном горизонте масса макромицетов менее подвержена сезонным изменениям. Осеннее увеличение биомассы гиф макромицетов в почве совпадает с максимумом урожая плодовых тел.

4. Ежегодное многолетнее применение азотно-калийных удобрений в сосняке брусничном ослабило развитие мицелия в почве, но стабилизировало плодоношение макромицетов, вызвав смену доминирующих

видов. Высокое содержание азота способствует плодоношению *Lactarius rufus* и *Paxillus involutus*. Различия в биомассе гиф наиболее выражены в гумусовом горизонте и не затрагивают минеральный горизонт.

5. В березняке разнотравном рекреационное воздействие подавило развитие мицелия в почве. На опытном участке увеличились урожай грибов, и произошла смена доминирующих видов. Стимулирование на опытном участке плодоношения грибов-нитрофилов *Lactarius necator* и *Paxillus involutus* свидетельствует об увеличении содержания в почве доступных соединений азота, которое, по-видимому, вызвано повреждением в период закладки опыта напочвенного покрова, поверхностно расположенных корней растений, плодовых тел и мицелия макромицетов.

6. Между средним количеством мицелия макромицетов в почве и общим урожаем грибов отсутствует прямая зависимость. Вероятно, на плодоношение грибов влияет сочетание разных факторов, в частности, состояние микориз основных лесообразующих пород и наличие в почве основных элементов питания в легкодоступной форме.

7. Большое влияние на распространение макромицетов имеет живой напочвенный покров. В сосняке брусничном лишайники оказывают отрицательное воздействие на развитие мицелия базидиомицетов в гумусовом горизонте почвы вследствие ксерофитизации почвы и повышения ее токсичности для макромицетов. Покров из зеленых мхов создает благоприятные условия для интенсивного роста гиф. Наличие или отсутствие травяного покрова в березняке разнотравном не влияет на содержание мицелия макромицетов в почве.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Предтеченская О. О. К развитию мицелия грибов в сосняке брусничном // Экология и плодоношение макромицетов-симбиотрофов древесных растений. Петрозаводск, 1992. С. 48-49.

2. Предтеченская О. О. О морфологических особенностях мицелия грибов в почве сосняка брусничного // Экология и плодоношение макромицетов-симбиотрофов древесных растений. Петрозаводск, 1992. С. 49-50.

3. Предтеченская О. О. Почвенный мицелий и урожай макромицетов в сосняке брусничном. // Проблемы лесной фитопатологии и микологии (тезисы докладов III Международной конференции). М., 1994. С. 60-62.

4. Предтеченская О. О. Биомасса мицелия и урожай макромицетов в сосняке брусничном средней подзоны тайги // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28, вып.4. С. 15-19.

5. Предтеченская О. О. Развитие почвенного мицелия и урожай макромицетов в березняке разнотравном после усиления рекреации // Третья молодежная научная конференция Института биологии Коми НЦ УрО РАН (тезисы докладов). Сыктывкар: Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, 1995. С. 51-52

6. Предтеченская О. О. Характер напочвенного покрова и развитие мицелия макромицетов в сосняке брусничном // Экология и охрана окружающей среды (тезисы докладов). Пермь, 1995. Ч. 3. С. 32-34.

7. Шубин В.И., Предтеченская О. О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. I. Урожай и биомасса мицелия макромицетов // Микология и фитопатология. 1996. Т.30, вып. 5-6. С. 45-50.

8. Шубин В.И., Предтеченская О. О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. II. // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 54-60.

9. Предтеченская О. О. Особенности развития мицелия и плодоношение макромицетов в лесных экосистемах // Проблемы лесной фитопатологии и микологии (тезисы докладов IV Международной конференции). М., 1997. С.69-70.

10. Предтеченская О. О. О мицелии макромицетов в почве сосняка брусничного // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 2. С.-Пб., 1998. С. 33.

11. Предтеченская О. О. Воздействие послынного удаления почвы на развитие мицелия макромицетов в березняке разнотравном // Экология таежных лесов: Тез. докл. Международной конференции, 14-18 сентября 1998 г.; г. Сыктывкар. Сыктывкар, 1998. С. 125-126.

12. Предтеченская О. О. Присутствие *Corticium bicolor* PK. и общая биомасса почвенного мицелия в березняке разнотравном // Тез. докл. юбилейной конф. каф. микологии и альгологии МГУ (21-23 апр. 1998 г.). М., 1998. (в печати).

13. Предтеченская О. О. Влияние лишайникового и мохового покрова на развитие мицелия макромицетов в почве сосняка брусничного // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. (в печати).