

ПАТОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЕЙ И ИХ СООБЩЕСТВ

Санитарное состояние лесов Кавказского заповедника имеет важное значение не только в плане мониторинга его основных лесных экосистем, но и для правильного понимания их динамики — разнообразия причин экзогенных сукцессий. Изучение роли патологических факторов необходимо для решения вопросов восстановления и рационального использования лесных экосистем, разработки объективных рекомендаций по охране и защите отдельных видов и их сообществ.

Методологические принципы изучения патологических процессов

Леса заповедника — уникальный полигон для мониторинга патологических процессов в природе, вне действия антропогенных факторов. Состояние прилегающих лесхозов позволяет сравнить и учесть многообразие отрицательных факторов, выяснить удельный вес каждого из них. Изучение патологии объясняет многие стороны депрессионных явлений в лесных экосистемах, дает ключ к обоснованию понятия «устойчивый лесной фитоценоз». К патологии мы относим все виды нарушений и повреждений растения независимо от причин. Воздействующие патологические факторы делятся на абиогенные, биогенные и антропогенные.

Мы полагаем, что отправной точкой исследований в патологии леса является экологическая и экономическая оценка вредоносности воздействующего фактора. Временные депрессии в фитоценозе вызывают временное изменение биогеоценоза. Если после окончания действия отрицательного фактора фитоценоз восстанавливает утраченные функции, то устойчивым остается и биогеоценоз. Таким образом, экологическая вредоносность имеет две степени: 1-ая — когда равновесие восстанавливается после действия патологического фактора — это временная экологическая вредоносность (ВЭВ) этого фактора; он временно изменяет состав и состояние биотических и эдафических условий; 2-ая — когда депрессия необратима — это абсолютная экологическая вредоносность (АЭВ). В плане сохранения лесных экосистем первая — не опасна, вторая

опасна. Хозяйственной вредоносностью (ХВ) обладают факторы, имеющие и АЭВ, и ВЭВ. Она присуща любому фактору, который наносит хозяйственный вред (в растении поражаются части или органы, используемые человеком, происходит их частичная или полная утрата). Оценка состояния насаждения при диагностике должна быть функциональной. Важно знать, сможет ли пораженное насаждение в дальнейшем выполнять свои функции в фитоценозе (заповедные зоны), давать хозяйственную отдачу (эксплуатируемые зоны), иметь санитарно-гигиеническое и эстетическое значение (городские, парковые зоны). Поэтому независимо от внешней оценки вредоносности (ВЭВ, АЭВ, ХВ) любой патофактор должен быть оценен с точки зрения биологической вредоносности (БВ), которая касается поражаемого растения, его возможности существования. Очевидно, что для растения наиболее вредоносны факторы, поражающие жизненно важные не восстанавливающиеся органы и ткани (корни, камбий, проводящая система, листья вечнозеленых), что ведет к частичному или полному отмиранию. Именно на них должно концентрироваться внимание при лесопатологической диагностике.

Методы лесопатологической диагностики

В природе практически не встречается абсолютно здоровых растений. Каждая особь в течение своего развития испытывает воздействие различных патологических факторов. Постановка правильного диагноза — ключевой вопрос лесной патологии. Диагностику проводили путями рекогносцировочных (маршрутных) и детальных (с закладкой пробных площадей и рубкой модельных деревьев) лесопатологических обследований. Как основной применялся метод исключений (кроме него — методы постоянных и временных наблюдений, сопоставлений), суть которых состоит в последовательном исключении всех теоретически возможных этиологических моментов. Между тем при оценках усыхания и до сих пор применяется противоположный ему метод включения всех возможных причин, в результате чего и создавалась полиэтиологическая теория отмирания. За конгломератом различных факторов невозможно выявление как первопричины, так и следствий ее — вторичных (сопутствующих или способствующих) факторов усыхания. При патологических процессах часто происходит «напластование» факторов, причем из разных групп. При этом возможны различные комбинации, обусловленные паразитизмом, симбиозом и синергизмом патогенов в сочетании с непаразитарными факторами. Основная задача диагностики — дифференциация патофакторов, т. е. вскрытие причинно-

следственных связей. Диагностику осуществляли в биогеоэкологическом аспекте с учетом ценотических связей между компонентами и критическим анализом причин поражения. При этом было необходимо а) Установить происхождение воздействующего фактора или факторов; б) определить последовательность (либо совместность) воздействия, если выявлено несколько факторов; в) дать оценку вредоносности (сначала БВ, затем ВЭВ, АЭВ, ХВ). Полевые исследования дополнялись лабораторным изучением образцов с применением микроскопических, микологических и бактериологических анализов с выделением возбудителей и изучением их биологии.

Результаты обследований и изучения роли патологических факторов

Объем и результаты. Наиболее важными природными ограничителями развития и сохранения лесов являются депрессии, вызывающие угнетение, частичное или полное усыхание как отдельных особей или куртин, так и массовое, доходящее до полного выпадения древостоев. Во всем мире фактически вымерли ильмовые породы. Усыхание дубрав в больших масштабах происходит во всей дубравной зоне СССР, хвойных (сосна, пихта, ель и др.)—на Украине, Кавказе, в Сибири, на Дальнем Востоке. Усыхание пихты, ели, бука, дуба, каштана, ильмовых на Западном Кавказе изучали многие исследователи. По-разному трактуются и понимаются причины — климатические, эдафические условия, вредители и болезни, солнечная активность и другие факторы.

В 1972—82 гг. мы провели изучение усыхающих древесных пород в Кавказском заповеднике и эксплуатируемой зоне региона (в лесах Гузерипльский, Майкопский, Лазаревский, Новороссийский, Армавирский, Краснодарский, Первомайский и др., в зеленых зонах Майкопа, Сочи). Обследовались разнообразные древостои в разных экологических условиях: девственные, семенные и порослевые, культуры, питомники. На стадиях онтогенеза анализировались взрослые деревья, подрост, самосев, сеянцы, плоды, листья, семена и соцветия. Пройдено более 1,5 тыс. км рекогносцировочных ходов по маршрутам, заложено и детально изучено 56 пробных площадей, проанализировано 388 модельных деревьев, лабораторно изучено около 100 штаммов патогенов из нескольких сот излятов (культурно-морфологические, биохимические, физиологические и патогенные свойства), собраны коллекции поврежденных, составлена фототека.

В результате исследований мы пришли к выводу, что основной причиной усыхания являются биогенные факторы, развитие которых обуславливается действием абиогенных и антропогенных факторов. Изучение причин усыханий проводится в заповеднике с момента создания лаборатории (1970 г.) лесной патологии (Майкоп). Круг изучавшихся вопросов включал мониторинг общего патологического фона, выявление и изучение бактериозов и их спутников, микозов. Такая направленность диктовалась необходимостью. В существовавшей до 1970 г. литературе достаточно полно отражено изучение роли энтомовредителей, грибных болезней, климатических и эдафических условий в усыхании леса. «Белым пятном» оставались бактериальные болезни. Сотрудниками лаборатории опубликовано более 20 научных работ, изучены возбудители усыхания ильмовых, бактериальная водянка бука, пихты, сосны, наиболее вредоносная микрофлора основных лесообразователей (Голгофская, 1975; Голгофская, Щербин-Парфененко, 1975; Щербин-Парфененко, Черпаков, 1975; Черпаков, Цилосани, 1981 а, б; Цилосани, Черпаков, 1981). Впервые выявлен и описан на территории СССР новый бактериоз лесных пород — бактериальный ожог (*Erwinia amylovora* var. *ligniphila*), изученный на 13 лиственных и ряде хвойных пород (Черпаков, 1979).

За 60-летнюю историю заповедника отмечалась гибель леса в результате пожаров, ветровалов, лавин, повреждений животными, инфекционных заболеваний, деятельности человека. Это было в отдельных участках причиной экзогенных сукцессий древесной растительности. Но анализа патологических состояний не проводилось ввиду отсутствия специальной исследовательской темы. Наши данные позволили пересмотреть роль в усыхании леса энтомовредителей, дереворазрушающих грибов, климатических и эдафических условий, имеющих, по устоявшимся взглядам, решающее значение.

Общее санитарное состояние лесов. Ежегодные обследования показали, что отпад происходит на локальных участках и обусловлен в большей степени усыханием деревьев и в меньшей — влиянием стихийных бедствий. Усыхания происходят очагами, что говорит об инфекционной природе большинства поражений. В 1981 г. автор участвовал в проведении лесоустройства по лесопатологической оценке насаждений заповедника. Нами были разработаны «Рекомендации по полевой диагностике» с применением оценочных шкал степени поражения и учета очагов, которые применялись 2-й Воронежской экспедицией «Леспроект». В заповеднике учтено

1316,6 тыс. м³ сухостойного леса и 2880,1 тыс. м³ захламлений, что в общем составляет 0,4% от общего запаса насаждений. Это говорит о незначительном экономическом (ХВ) значении отпада. Однако этот объем не характеризует большие и усыхающие насаждения. Например, общая зараженность вредителями и болезнями составила 29,7% площади насаждений. Сюда не отнесены древостои со скрытой формой поражения, летне-осенний период не позволил таксаторам учесть вредителей и болезни, следы которых можно заметить только в весенний период.

Учитывая, что леса заповедника являются эталонным участком биосферы Западного Кавказа, где исключена хозяйственная деятельность и экосистемы являются саморегулирующимися, считаем, что общее санитарное состояние их удовлетворительное, патологические процессы незначительно уменьшают общий запас древесины. Однако это не распространяется на популяции отдельных лесообразователей. Поскольку ценность лесонасаждений заповедника прежде всего в его генофонде, патология отдельных видов может играть решающее значение в их сохранении.

Влияние абиогенных факторов. Резкие отклонения от оптимальных значений главных компонентов фитосреды (влажность, освещенность, климат) неблагоприятно сказываются на растении. В литературе немало публикаций, где в качестве причин усыханий называют морозы, засухи, изменения климата, уровня грунтовых вод, переувлажнение и др. Мы не можем судить о каждом конкретном случае, но трудно согласиться, когда приводятся взаимоисключающие факторы (засухи—переувлажнения, понижение—повышение грунтовых вод и т. д.). Колебания климатических условий некоторые объясняют радиационной активностью Солнца, в связи с чем приходят к выводу о «закономерности» (?) усыхания лесов. Однако эта теория в последнее время опровергается даже некоторыми из ее сторонников. К тому же Солнце—космический фактор, на который человек влиять не может.

Анализ литературы показал, что усыхания происходят и в период засух, и в местах, никогда их не знавших, и в период ливней, и в теплые и в морозные зимы, и на подтопленных почвах и на сухих, в разных экологических условиях и географических районах. Это же подтвердили и наши исследования в природе. Так, усыхание и отпад бука в р-не Гузерипля происходили ежегодно в течение всего периода наблюдения (1972—1978 гг.) при разных климатических условиях каждого года. Обследуя каштанники и дубравы, мы одновременно фиксировали усыхания в заболоченных и в сухих местах на возвышении.

В условиях саморегулирующейся экосистемы заповедника любые отклонения ее главных компонентов можно рассматривать как временные изменения ее оптимальных условий. Особенности проявления компонентов фитосреды и эдатопа—это воздействие на большие по площади участки растительности, а не на отдельные особи. Появление усохшей краснохвойной пихты в окружении зеленых собратьев, следуя методу исключения, нельзя объяснять неблагоприятным воздействием климатических и эдафических факторов, так как растения находятся в одинаковых условиях. Более того, усыхания часто происходят в оптимальных условиях, когда деревья ничем не угнетены. Например, внезапная гибель в течение двух месяцев 25-летнего дерева дуба в культурах I бонитета (Майкопский лесокombинат), имеющего прекрасный среднегодовой прирост по диаметру, не могла быть вызвана изменением климата или эдатопа. Характерная их черта — одинаковость проявления для всего древостоя, но не избирательность. Наши обследования и данные «Летописи природы» в заповеднике не выявили фактов усыханий, связанных с действием морозов, засух, переувлажнений, освещенности, почвенных условий.

Отрицательное воздействие стихийных бедствий (ветровалы, снеголомы, лавины, паводковые воды и т. п.) характерно для горно-лесных территорий. В заповеднике они происходят ежегодно в разных участках с разной интенсивностью. Мы отмечали снеголомы в долинах Имеретинки, притока р. Закан, Аспидной (1976), Юхи (1981), Вечной балке (1982) от нескольких до десятков га по площади. В долине Юзи причиной снеголома являются лавины, сходящие с левого склона. Судя по тому, что в буреломе находились пихты в возрасте 80—100 лет, можно предположить, что лавины такой разрушительной силы в этом участке случаются не чаще одного раза в 100 лет. Бурелом находился и в лотках лавиноброса, что свидетельствует о периодичности схода лавин, так как лотки зарастают. В 1982 г. мощный ветровал в долинах Чвежипсе, Ачипсе и Березовой затронул участки леса на террасных выступах склонов. На площади в несколько сот га были повалены буки 1-го яруса в возрасте 100—200 лет, что также говорит о редкости ветровалов большой сокрушительной силы. В 1957 г. после разрушительных паводковых потоков Никитинки — правого притока р. М. Лаба, захламленность в ущелье составила около 2 тыс. м³. Возникновению потоков во многом способствовали интенсивные рубки леса в верховье (дополнительное воздействие антропогенных факторов). На 1981 г. общая площадь снеголома в заповеднике составила 1851 га, или 2,4% от общей покрытой

Таблица

Распределение площадей основных лесообразователей по видам и стадиям (I, II, III) повреждений (по материалам лесоустройства, 1981 г.), га, %

Порода	Покрытая поврежд. лесом площадь	Побурение хвои		Бактериальная водянка		Бактериозы (симптомы)	Голландская болезнь			Стволовая гниль			Поврежд. диким жив.	Снеголом			Итого по всем видам		
		I	II	I	II	I	I	II	III	I	II	III	I	I	II	III	I	II	III
Пихта	32071	9300	40	2972	—	—	—	—	18897	503	163	131	65	—	—	—	—	—	—
Сосна	15935	255	—	—	—	15317	—	—	265	—	—	—	98	—	—	—	—	—	—
Ель	113	86	—	—	—	—	—	—	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Бук	26165	—	—	16002	40	215	—	—	8255	365	291	—	904	58	35	25376	463	326	—
Дуб	105	—	—	—	—	—	—	—	54	51	—	—	—	—	—	54	51	—	—
Ильм	1221	—	—	—	—	—	6405	07	72	2	—	—	—	—	—	642	507	72	—
Граб	7	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—
Каштан	151	—	—	—	—	20	—	—	92	16	23	—	—	—	—	112	16	23	—
Ясень	35	—	—	—	—	—	—	—	35	—	—	—	—	—	—	35	—	—	—
Клен	100	—	—	—	—	—	—	—	58	2	—	—	35	15	—	93	7	—	—
Береза	716	—	—	—	—	—	—	—	60	50	—	—	340	215	96	400	265	96	—
Осина	1483	—	—	—	—	—	—	—	701	202	580	—	—	—	—	701	202	580	—
Ольха	193	—	—	—	—	1	—	—	87	57	48	—	—	—	—	88	57	48	—
Итого	78340	9641	40	18974	40	15553	6405	07	72	28540	1246	1105	131	1442	2781	74921	2111	1308	—
%	100	12,3	0,1	24,2	0,1	19,8	0,8	0,6	0,1	36,4	1,6	1,4	0,2	1,8	0,4	0,2	95,6	2,7	1,7

поврежденным лесом (таблица) площади. Затронуты в большей степени букняки и березняки, в меньшей — сосняки, пихтарники, кленовики. Воздействие стихийных бедствий в заповеднике можно рассматривать как характерную особенность эталона дикой природы Западного Кавказа, а неизбежную гибель деревьев при этом — как закономерность, играющую определенную роль в балансе лесных экосистем (бурелом—среда обитания вторичных энтомофитовредителей). Вредоносность (БВ, АЭВ, ХВ) локальна и не распространяется на популяции лесообразователей.

Лесные пожары — основная причина сукцессий сибирских пихтово-кедровых лесов. В заповеднике и прилегающих лесах в последние десятилетия пожары возникали не каждый год, никогда не были большими по площади (несколько га) и продолжительности и всегда самоликвидировались. Известны небольшие очаги старых горельников на хр. Инженерном, Ахцархве, Кочерге, в р-не Умпыря, сосняков Сергеевого гая, устье р. Имеретинки (кор. Закан). По шкале классов пожарной опасности (I—V) леса заповедника относятся к III классу и ниже. Основными ограничителями пожаров являются а) отсутствие близости дорог и жилья; б) преобладание в составе пихты и бука, состав подлеска и травостоя соответствуют III классу пожарной опасности; в) обильность осадков (до 3 тыс. мм/г), большая влажность склонов, отсутствие «сухой» подстилки; г) множественность микросообществ напочвенного покрова; д) рельеф, препятствующий фронту огня. Пожары как ограничивающий фактор в лесах заповедника не имеют существенного значения.

Влияние биогенных факторов. Проявление и активность биогенных факторов зависят от абиогенных, а в эксплуатируемых зонах — и от антропогенных. Воздействие биогенных факторов различно и специфично. Если животные (млекопитающие, насекомые, нематоды, клещи и др.) наносят только механические повреждения, то растения (грибы, бактерии, вирусы, микоплазмы) изменяют в основном физиологию дерева, вследствие чего происходят патологические изменения анатомии.

Роль млекопитающих в повреждении и уничтожении деревьев и подростов особенно возрастает в резерватах. В заповеднике характерны погрызы, обдиры, скусы на деревьях, подросте и побегах пихты, граба, ильма, осины, бука, других пород оленями, зубрами, кабанами, косулями, подростом и самосева — мышевидными грызунами. Повреждаются кора и побеги, используемые для питания, в особенности в зимне-весен-

ний период. Количество повреждений значительно лишь в местах зимних концентраций копытных. Так, в местах обитания зубров повреждено более 60% ильма — излюбленного кормового растения. Олени в местах скопления (р-н Умпыря) могут повреждать от 20 до 50% подроста пихты. В разных районах встречаются группы (по 3—8 деревьев) пихт с повреждениями кабанов — обгладывание коры комля и корневых лап. Повреждения появляются в период очистки рогов, гона оленей, в результате меток стволов медведями. Из всех пород наиболее повреждена пихта — 131 га, или 0,2% от общей площади повреждений. Вредоносность воздействия млекопитающих невелика (ВЭВ), страдают обычно отдельные деревья, а усыхают только при окольцовках коры. В эксплуатируемой зоне из-за небольшой численности диких животных вред от них не выражен.

Другая группа животных — насекомые. Лесная энтомология делит энтомофагов на группы: первичные (хвое-листогрызущие), вторичные (стволовые), вредители плодов и семян. Роль каждой группы в патологии леса особенна, но в пределах групп существуют свои общие закономерности. Прежде всего вред от воздействия насекомых может рассматриваться лишь в периоды инвазий. За историю заповедника инвазии в нем не зарегистрированы.

Наиболее опасный вид из листогрызущих — непарный шелкопряд (*Operia dispar* L.) — за последние 50 лет образовывал на Северном Кавказе две непродолжительные инвазии — в начале 50-х гг. и в 1981—1983 гг. Пострадали в основном предгорные дубравы, но леса заповедника не затронулись. В заповеднике непарник встречается единично. Из других листогрызущих встречаются дубовый блошак (*Haltica saliceti* Wse.), дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.), златогызка [*Euproctis chrysois rhoea* L.], пяденица зимняя (*Operoptera brumata* L.), обдирало (*Erannis defoliaria* C.), лунка серебристая (*Phalera bicerphala* L.), виды минирующих молей, листоверток, галлиц, орехотворок, тлей и др. Перечисленные виды полифагии повреждают дуб, ясень, граб, ильмовые, дикоплодовые и др. На буке характерны буковая тля (*Phyllaphis fagi* L.), долгоносик (*Rhynchoncha fagi* L.), дубовый блошак, краснохвост (*Dasychira pudibunda* L.), лунка, зимняя пяденица, виды молей, галлиц и др. Ежегодно в заповеднике можно собрать большой набор листогрызущих, но встречаются они единично и являются неотъемлемым компонентом лесных фитоценозов. В отдельные годы повреждаемость листвы дубовым блошаком (долина р. Киша, хр. Грушовый, р-н Красной Поляны и др.) достигала

20—30%, но в очагах отсутствовало усыхание. Воздействие листогрызущих выражается в небольшом ослаблении деревьев и уменьшении прироста. Даже инвазии в 2—3 года не в состоянии вызывать усыхание. Дубы, начисто объедаемые листоверткой, в течение трех лет подряд дают новую листву, а по окончании инвазии восстанавливается и прирост за счет увеличения в последующие 2—3 года среднегодового. Мы считаем, что значение и роль в усыханиях листогрызущих насекомых значительно преувеличены и должны быть пересмотрены.

Это не относится к хвоегрызущим. Полное объедание хвои (например, сибирским мелкопрядом) ведет к гибели дерева, так как хвоя после объедания не восстанавливается. На Западном Кавказе хвоегрызущие никогда не образуют инвазий и встречаются в незначительных количествах. В заповеднике на хвойных обитают пяденицы (*Semiothisa liturata* L., *Ellopija fasciaria* L., *Tephroclystia lanceata* Hb), листовертка (*Cacoecia histrionana* Froel.), вред от которых не выражен.

Роль стволовых вредителей (усачи, златки, короеды, рогохвосты и др.) давно и ясно определена. Они могут заселять только больные и ослабленные деревья и вполне правильно называются вторичными. В заповеднике обычны следующие: на пихте — рогохвост аргонавт (*Sirex argonautorum* Sem.), рогохвост малый (*Paucurus dux* Sem.), серый усач (*Rhagium inguisitor* L.), черный домовый дровосек (*Hylotrupes bajulus* L.), короеды — полосатый древесинник (*Xyloterus lineatus* Oliv.), большой пихтовый (*Pityokteine curvidens* Germ.), малый восточный (*Cryphalus orientalis* Egg.), ряд других усачей и короедов, златки, слоники, другие; на буке — усач сикофант (*Rhagium sycophantha* L.), зеленая златка (*Agrilus elongatus* Hrbst.), удлинённая дубовая златка (*Agrilus elongatus* Hrbst.), листовное сверлило (*Elatroides dermestoides* L.), ряд усачей-короедов и др., на ели — большой еловый лубоед (*Dendroctonus micans* Kug.) и др. Стволовые вредители — обитатели буреломов и захламленных мест — встречаются на пнях и валеже, златки могут заселять и растущие деревья, но ослабленные, усыхающие. В заповеднике их инвазий не отмечено. Стволовые насекомые являются не столько биологическими, сколько техническими вредителями, портящими древесину (большая ХВ и незначительная ВЭВ), и не могут рассматриваться как первопричина усыхания леса.

Иной подход к вредителям плодов и семян, которых нельзя делить на первичных и вторичных. Наиболее значимы буковая плодоярка (*Carposapsa grossana* Hw.), дубовый долгоносик (*Curculio glandium* Marsh.), дубовая плодоярка (*Laspeyresia*

splendana L.), каштановый долгоносик (*Curculio elephas* Gyll.), шишковая огневка (*Dioryctria abietella* Schiff.) Их роль в отдельные годы велика (ХВ), однако они имеют ВЭВ—не разрушают сложившиеся фитоценозы и не вызывают усыхания, т. е. не обладают БВ и АЭВ.

Заключая анализ роли животных, можно констатировать, что их влияние хоть и значительно, тем не менее в заповеднике гибель леса от их воздействия не превышает 1%. Роль животных в патологических процессах выявилась совсем в другом плане — перенос и внедрение опасных инфекций (мехповреждения — «ворота инфекции»). Миграции насекомых, их трофические связи с растениями способствуют переносу и внедрению фитопатогенных микроорганизмов, особенно это относится к опылителям, колюще-сосущим и стволовым насекомым. Мы неоднократно отмечали бактериальные заражения от ходов златок, сверлила (дуб, бук), рогахостов (пихта), причем часто наблюдалась гибель личинок и даже имаго от отравления продуктами жизнедеятельности фитопатогенных бактерий.

Учитывая, что усыхание в заповеднике происходит в разных экологических и климатических условиях при отсутствии инвазий и хозяйственной деятельности, а усыхающие породы имеют характерные признаки заражений, мы пришли к выводу о том, что инфекции — основной фактор поражения и гибели леса. Лесная фитопатология хотя и подразделяет возбудителей по характеру их трофической зависимости от пород-хозяев, однако трофические цепи, которые в конечном итоге и определяют вредоносность возбудителя в фитоценозе, фактически остаются неизученными. Взаимоотношения в системе «патоген—растение-хозяин» чрезвычайно сложны. По трофическим уровням патогенов делят на паразитов и сапрофитов. Поскольку мы рассматриваем факторы, воздействующие на растущий лес, т. е. объектом поражения являются растения как форма существования живой материи, то казалось бы, должны рассматриваться лишь паразиты на фитоценотическом уровне. Это упрощенный подход, патологические процессы должны анализироваться на биогеоценотическом уровне, так как паразиты и сапрофиты могут быть облигатными и факультативными, с множеством переходов из одной формы в другую, к тому же их вредоносность зависит от того, что поражено. Возбудитель может иметь авирулентные расы, латентную стадию, обладать большой агрессивностью, но слабой патогенностью и наоборот, т. е. его состояние, его вредоносность зависят от условий среды и от особенностей его биологии. Многие патогены развиваются на мертвом субстрате, а при определенных условиях проявляют

агрессивность в отношении живых растений и колонизируют их. Цепь «патоген—растение-хозяин» может рассматриваться только в среде, во взаимоотношениях с различными компонентами биогеоценозов. По степени паразитической активности первыми будут облигатные паразиты, затем факультативные сапрофиты и факультативные паразиты. Степень БВ зависит от патогенности возбудителя, обусловленной ферментативной активностью, токсигенностью и другими особенностями. Отношение возбудителя к другим патогенам того же субстрата может проявляться в форме антагонизма, симбиоза или синергизма. Велика зависимость патогенов и от абиогенных факторов, способствующих или сдерживающих их существование и развитие (t° , влажность, рН и др.). Все вместе нередко способствует появлению рас или штаммов, обусловленных мутациями, сильно отличающихся от типовых форм. Учитывая большую сложность индивидуальной биологии возбудителей и их взаимоотношений с компонентами биогеоценозов, мы рассматриваем их в оптимальных условиях среды, в момент наивысшей агрессивности и вирулентности, когда патоген способен к типичному проявлению с типичными симптомами, т. е. имеется внедрение, заражение и распространение в растении, в результате чего происходит угнетение, частичное или полное отмирание растения, а при переносе инфекции заражаются и другие растения.

Большинство грибов леса — типичные сапрофиты или факультативные паразиты. Многочисленные гименомицеты из подкласса *Homobasidiycetidae*, вызывающие гнили древесины, как типичные сапрофиты поселяются на мертвых или ослабленных первичными паразитами тканях, поэтому их роль вторична и они не могут рассматриваться как патогены растений. Наиболее обычные дереворазрушающие грибы на пихте — *Polyporus montanus* R. Ferry, *P. Schweinitzii* Fr, *Armillariella mellea* (Fr.) Karst., *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst., *Ganoderma applanatum* (Wallr.) Pat. и др. на буке — *Fomes fomentarius* (L.) Gill, *Inonotus cuticularis* (Bull. ex Fr.) Karst., *Stereum hirsutum* Fr., *Schizophyllum commune* Fr., *Pleurotus ostreatus* Jacq. и др. Указанные виды — полифаги и встречаются на других породах, характерны для валежа и пней, хотя могут встречаться и на растущих деревьях. Многие исследователи придают этому большое значение, считают их паразитами, но это неверно, так как не означает, что трутовики развиваются в живых тканях. Плодовые тела на растущем дереве — признак его отмирания. Некрозы коры бука покрыты *Pleurotus*, *Schizophyllum* и другими, которые никогда не проникают в зону живого камбия.

Распространение оленка (*A. mellea*) по камбиальному слою у дуба, пихты и других всегда сопутствует предварительному и быстрому отмиранию камбия, причем дуб может еще не успеть сбросить листву, а пихта — принять красный цвет хвои. Так создается впечатление о колонизации оленком внешне здоровых деревьев. То же относится и к корневой губке (*F. annosa*), на которую обычно списывают массовые поражения сосны и других хвойных. Ее плодовые тела мы изредка находили на пихтовых пнях. На Кавказе отсутствуют очаги корневой губки, и усыхание пихты, сосны, ели мы связываем с бактериозами. Для получения сравнительных данных мы изучили усыхание сосны в Черниговском лесхоззаге УССР, где расположены массовые очаги усыхающей от корневой губки сосны. Проанализировав около 300 моделей разных возрастов, мы не нашли на живых и усыхающих соснах признаков характерной грибной гнили корней. Гриб не выделялся и на питательных средах. Отмирание корней происходило по мокрому бактериальному типу, а корневая губка встречалась только на пнях. Трутовики и другие дереворазрушители не вызывают мгновенных поражений, так как их развитие циклично. Они тесно связаны с хозяином, местной микрофлорой и быстро захватывают лишь подготовленные (ослабленные, мертвые) ткани и только на определенной стадии своего развития. Их роль в биогеоценозах огромна (разложение органических веществ), а в патологических процессах, занимая отработанные первичными паразитами ткани, они разрушают древесину (ХВ), довершая гибель дерева. Из других микозов распространены: опухольевидный рак (единично) пихты (*Melampsorella* Sp.), ведьмины метлы пихты (*Melampsorella cerastii* Wint.), березы, сосны— существенного влияния на состояние дерева не оказывают; перетяжки коры стволов и ветвей пихтового подроста (*Phomopsis abietina* Grov.)—выше перетяжек происходит отмирание—встречаются единично. Из облигатных паразитов в лесу мы встречали ржавчинные (*Melampsorella*), сумчатые (*Microsphaera alphitoides* Griff. et Maubl.) на дубе, из факультативных сапрофитов— сумчатые (*Rhytisma acerinum* (Pers, Fr.), на клене—грибы, развивающиеся на листьях. Вредоносность указанных видов незначительна, так как дерево не гибнет (угнетение, потеря прироста). Наиболее вредоносны грибы, поражающие сосуды и сеянцы (ВВ). При сосудистых поражениях дуба, ильмовых грибы выявлены в сопряженных инфекциях (вместе с бактериями), что не позволило их классифицировать по степени вредоносности как самостоятельную группу. При лабораторном анализе образцов поражений лиственных пород из сосудов дре-

весины мы изолировали грибы родов *Verticillium*, *Phomopsis*, *Ceratocystis* (*Graphium*, *Cephalosporium*), которые выделялись совместно с бактериями рода *Erwinia*. Повсеместно распространен возбудитель голландской болезни язвов *Ceratocystis ulmi* (Buism) C. Moreau (конид. стадия *Graphium ulmi*).

Поскольку грибы хорошо изучены, а их признаки (гнили) и органы (гифы, пленки, плодовые тела, эцидии и т. д.) хорошо видны, то при диагностике усыхание часто им и приписывают. Бактерии не видны невооруженным глазом и определяют бактериозы по специфичности симптоматики. Отличительная особенность наиболее вредоносных бактериозов — внезапность и быстрота поражения и отмирания (1—3 месяца). Бактерии размножаются делением, за 2—3 ч потомство одной палочки в лабораторных условиях достигает сотен млрд. ед. Такой способностью мгновенно накапливать инфекционную массу не обладают грибы. Больные ткани (влажные или мокрые) грибов обычно бывают сухого типа и имеют небольшую скорость поражения. Из бактериозов мы выявили и изучили бактериальную водянку (*Erwinia multivora* Scz.—Parf.), бактериальный ожог (*Erwinia amylovora* var. *ligniphila*) и бактериальный некроз коры (возбудитель из рода *Pseudomonas*).

Бактериальный ожог — наиболее вредоносный бактериоз древесных пород. Его симптомы — внезапный ожог листьев, цветов, завязей, веток, коры (дерево словно опалено огнем), капельный бактериальный экссудат на пораженных частях. В острой форме дерево отмирает за 1—2 месяца, имея неопавшие сухие листья и полностью отмершую кору до шейки корня или середины ствола; иногда процесс ограничивается отдельными ветвями. Под корой поражена прилегающая ксилема.

Для бактериальной водянки характерны сочащиеся трещины (разрыв древесины под давлением жидкости и газа, образуемых бактериями), мокрая древесина (патологическое ядро) с кислым запахом; поражение по типу мокрых гнилей с мацерацией корней, корневой шейки; бессимптомная зараженность плодов и семян. Наиболее характерна хроническая форма (3—5 лет), но может быть острая (один год). Оба бактериоза поражают основные лесообразователи региона и широко в нем распространены, вызывают смешанную инфекцию на одном дереве. Ожог нами изучен на пихте, сосне, буке, дубе, грабе, ильме, березе, каштане, орехе, ясене, иве, рябине, альбиции, гледичии, айланте (искусственно заражалось еще 15 видов). Водянка встречается у следующих пород: пихта, ель, сосна, дуб, бук, береза, липа, граб, осина, тополь, амурский

бархат, клен, ильм, груша, орех, белая акация, яблоня, боярышник, каштан, альбиция. Очаги поражений бактериозами возникают периодически наряду с ежегодными единичными поражениями в разных участках. Если усыхание сразу не произошло, очаг «дорабатывается» вторым эшелом — дереворазрушающими грибами и стволовыми насекомыми. Бактерии выделялись из пораженных тканей и из внешне здоровых (бессимптомная зараженность). Общая площадь поражений с симптомами бактериозов (с учетом сопряженных инфекций) составила, по учетам, 58%. Наиболее распространены в заповеднике стволовая гниль и бактериальная водянка — 11,7% и 11,2% от лесопокрытой площади. Катастрофически сильно поражены ильмовые: из 1221 га доля внешне здоровых составляет лишь 2 га (640 га — в I, 507 — во II, 72 — в III стадиях). Мы установили, что причиной гибели ильмовых являются также бактериозы, поэтому под «голландской болезнью» подразумеваем как комбинированное воздействие *G. ulmi* с бактериями, так и самостоятельное проявление бактериозов. Из 150 моделей ильма из МОПЛК графитозные закупорки имели 60%, ядро водянки — 90%. Некрозы коры (*Pseudomonas* sp.) не имеют широкого распространения, к тому же поражения образуют локальные участки на стволах. Наиболее высокой степенью БВ, АЭВ, ВЭВ обладают бактериозы — ожог и водянка. Их возбудители — полифаги а) поражают все основные лесообразователи; б) практически все органы и ткани дерева (листья, почки, цветы, семена, кору, камбий, древесину, корни, всходы); в) вызывают внезапное их отмирание и имеют большую скорость поражения; г) широко распространяются человеком, животными-переносчиками и по воздуху на огромные расстояния; д) вызывают внутреннюю бессимптомную зараженность и обладают синергизмом; е) вызывают не только отмирание (БВ), но и дают толчок к развитию массовых усыханий — АЭВ (первично ослабляя ткани, способствуют заселению их вторичными организмами).

Поражения, вызывающие пятнистость листьев, разрастание тканей, заражение ядровой части, обладают ВЭВ, ХВ и не имеют БВ, так как не уничтожают растения. В этой связи проявление вирусов на лесных породах, которые обычны для листьев, аналогично. Что касается поражения плодов и семян грибами и бактериями, то они, вызывая бессимптомную зараженность, проявляются на этапах онтогенеза, приводя к гибели семян и лесные культуры (БВ, АЭВ, ВЭВ, ХВ).

Влияние мхов, лишайников и высших растений на древесной с точки зрения вредоносности несущественно. В кронах

пихт характерны лишайники (*Usnea*), стволы деревьев нередко обвиты плющом колхидским, хмелем, диким виноградом. На пихте, дубе, груше обычен полупаразит—омела (*Viscum album* L.). Влияние других цветковых паразитов невелико. Основной формой отрицательного влияния между самими лесообразователями является угнетение, обусловленное борьбой за свет.

Влияние антропогенных факторов. Отрицательное воздействие хозяйственной деятельности на лесные породы заключено прежде всего в рубках как непосредственном способе сведения лесов и в системах рубок. Последствия — эрозия почвы, понижение уровня подпочвенных вод, что отражается на прилегающих древостоях. Поражения при всех видах рубок ведут к инфекционной зараженности, уничтожение подстилки — к развитию корневых инфекций, так как в почве исчезают антагонисты. Распространение большого посевного и посадочного материала, отсутствие контроля за зараженностью способствуют увеличению заболеваемости и усыханий в культурах и в питомниках. Поскольку рубки — это государственная, хозяйственная необходимость, главным отрицательным фактором хозяйственной деятельности (сюда относятся все виды лесоиспользования и рекреация) следует считать распространение инфекции и инфекционного материала. Антропогенные факторы способствуют биогенным в возникновении и распространении патологических процессов. В заповеднике влияние человека на лес незначительное, хозяйственная деятельность сведена к минимуму и проявляется лишь вблизи границ и кордонов.

Выводы, сделанные в разделах статьи, основаны на изучении ведущих патологических факторов в заповеднике и характеризуют их роль прежде всего в ненарушенных лесных экосистемах. Их значение в целом характерно для региона, но может быть, что видно из приводимых данных, значительно изменено в условиях эксплуатируемых зон.

Л и т е р а т у р а

Голгофская К. Ю. Бактериальный мокрый рак бука в Кавказском заповеднике.—В кн.: Фитопатогенные бактерии. Киев, 1975, с. 288—292.

Голгофская К. Ю., Щербин-Парфененко А. Л. Усыхание пихты в Кавказском заповеднике.—Там же, с. 302—305.

Цилосани Г. А., Черпаков В. В. Болезни пихтового подростка.—В кн.: Материалы докладов IV научной конференции микробиологов и вирусологов. Тбилиси, 1981, с. 111—112.

Черпаков В. В. Бактериальный ожог лиственных пород Северо-Западного Кавказа и обоснование мер борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1979.

Черпаков В. В., Цилосани Г. А. Возбудители усыхания ильмовых

пород.—В кн.: Материалы докладов IV научной конференции., 1981 а, с. 113—114.

Черпаков В. В., Циросани Г. А. Отрицательное воздействие бактерий в процессе естественного возобновления букового самосева.—В кн.: Защита леса от вредителей и болезней, вып. 2. Тбилиси, 1981б, с. 130—136.

Щербин-Парфененко А. Л., Черпаков В. В. Бактериоз сосновых культур и его диагностика.—В кн.: Фитопатогенные бактерии..., с. 300—302.

УДК 634.0.181.522+311.1

И. И. ХУТОРЦОВ

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЛОДОНОШЕНИЯ СЕМЕЙСТВА БУКОВЫХ В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Плодоношение лесов изучалось 26 лет (1957—1982 гг.) на постоянных пробных площадях в типичных древостоях на высоте 600—1200 м, по участкам на горно-экологических профилях, охватывающих высоты 600—1800 м, и по отдельным массивам. Наблюдения выполнены в трех геоботанических округах (по Шифферс, 1951); в Лабинском (бас. М. Лабы), Майкопском (бас. Белой) и Сочинском (бас. Мзымты и Шахе), в лесах Кавказского заповедника.

Урожай плодов дубов и бука еженедельно определялись при опадении их с деревьев на почву. Для этих целей закладывалось по 50 учетных земляных площадок размером каждая по 1 м². На площадках лесная подстилка снималась, верхний горизонт почв уплотнялся, а боковые стенки закреплялись деревянными обрубками. Собранные плоды анализировались методом взрезывания. В каштановых сообществах плоды учитывались по количеству осыпавшихся плюсок (оберток) на закладываемые 100 площадок по каждой пробной площади. На участках горных профилей и в лесных массивах урожайность выявлялась в баллах величины по шкале проф. В. Г. Каппера. В результате выполненных работ получены следующие данные.

Дубовые леса в заповеднике распространены небольшими участками на площади 3325 га, с учетом же долевого их участия в других лесных сообществах их общая площадь равна 7754 га. Значительные массивы дубняков, произрастающие на бурых горно-лесных почвах разной мощности (до высоты 1200—1300 м, а кое-где — до 1500—1600 м), примыкают к границам заповедника. Высокоствольные древостои имеют состав 8Дб 2Гр, низкоствольные—7Дб 3Гр. Продуктивность их