

ОСОБЕННОСТИ ПОРАЖЕННОСТИ СТВОЛОВОЙ ГНИЛЬЮ БЕРЕЗНЯКОВ В ЛЕСАХ КРАСНОЯРСКОЙ ГРУППЫ РАЙОНОВ

А.И. Татаринцев*, Н.П. Мельниченко

Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнева,
Красноярск, Россия

* Эл. почта: lespat@mail.ru

Статья поступила в редакцию 22.02.2023; принята к печати 25.04.2023

Насаждения березы (*Betula pendula* Roth.) широко представлены в освоенных и большей частью нарушенных лесах Красноярской группы районов. Состояние и продуктивность березняков часто определяет деятельность ксилотрофных грибов, вызывающих гнилевые поражения деревьев. В работе изучены эколого-лесоводственные особенности пораженности березняков стволовой гнилью в лесах рассматриваемой территории. Проведены детальные лесопатологические обследования древостоев на пробных площадях; стволовую гниль диагностировали по комплексу макроскопических признаков с идентификацией ксилотрофных грибов по базидиомам. Выполнена интегральная оценка состояния древостоев. На стволах вегетирующих деревьев, пораженных гнилью, выявлены ксилотрофные грибы (вероятные возбудители): *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Trametes versicolor*. Инфекция проникала спорами через механические и термические поранения на стволах и мицелиально-комлевым путем из материнских пней, оставшихся после рубки. Второй путь распространен в порослевых древостоях, что наряду с пониженным структурным иммунитетом определяет значимо большую их пораженность стволовой гнилью в сравнении с древостоями семенного происхождения. Достоверной связи распространенности гнили с лесотаксационными показателями древостоев не установлено по причине антропогенной нарушенности березняков (рубки, пожары, травмирование деревьев). При этом не установлена достоверная связь распространения гнили со стадией рекреационной дигрессии. В березняках стволовой гнилью поражаются деревья различных морфометрических параметров, обычно пропорционально их представленности в структуре древостоя. Прижизненное развитие гнили в стволе ослабляет деревья, что значимо проявляется в негативном изменении виталитетной структуры древостоя.

Ключевые слова: березняки, стволовая гниль, ксилотрофные грибы, происхождение древостоев, состояние деревьев.

CHARACTERISTICS OF BIRCH WOODS DAMAGE CAUSED BY STEM ROT IN THE KRASNOYARSK GROUP OF TERRITORIES

A.I. Tatarintsev*, N.P. Melnichenko

M.F. Reshetnev Siberian State University of Science and Technology, Krasnoyarsk, Russia

* Email: lespat@mail.ru

Birch (*Betula pendula* Roth.) woods are highly prevalent in managed and partly disturbed forests of the Krasnoyarsk group of territories. The condition and productivity of such woods are often impacted by xylophilic fungi, which cause rot lesioning of trees. In the present investigation, the ecological and silvicultural features of birch woods affected by stem rot in the above territories have been assessed. Stem rot rates in test plots were assessed by a complex of macroscopic indicators combined with identification of fungal species according to their basidiomes. An integral estimate of tree stand condition was made. The following xylophilic fungi were identified on tree stems affected by rot: *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, and *Trametes versicolor*. Infection was likely caused by the penetration of their spores through mechanical and thermal lesions of stems and by the spread of mycelia from parent stubs left after lumbering. The second route is more prevalent in the coppice forests, than in the forests originating from seeds, the former featuring compromised immunity and thus a significantly higher level of lesioning by rot. No significant association of rot prevalence with forest inventory parameters was found probably because of interference by anthropogenic factors, such as lumbering, fires, and damages. However, there was found no significant correlation of rot prevalence with the degree of recreational digression. In birch woods, stem rot affects trees having different morphometric parameters, usually proportionally to their contribution to tree stand composition. Stem rot of living trees compromises their viability and negatively influences the vital structure of a tree stand.

Keywords: birch woods, stem rot, xylophilic fungi, tree stand origin, tree stand condition.

Введение

Леса березовой формации широко распространены на территории Российской Федерации [17]. По состо-

янию на начало 2022 года на землях лесного фонда страны березняки в совокупности с насаждениями осины занимают 152,6 млн га (22,1%), и отмечается

тенденция увеличения их площади¹. На территории Красноярского края (Средняя Сибирь) насаждения с преобладанием в составе древостоев березы, преимущественно *Betula pendula* Roth., составляют 15,8% лесопокрытой площади региона, уступая по этому показателю лишь лиственничникам². Значительная часть березняков сосредоточена в антропогенно освоенных лесах подтаежных и лесостепных ландшафтов Красноярской (центральной) группы районов. Представлены они чаще производными древостоями семенного и порослевого происхождения; в подтаежных лесах присутствуют и коренные березняки с хорошо развитым злаково-разнотравным покровом [12]. Наряду с насаждениями хвойных формаций березняки имеют ресурсное значение (древесина, продукты побочного пользования) и выполняют весьма важные и разносторонние экосистемные функции.

Состояние и продуктивность березняков нередко определяется, наряду с влиянием комплекса абиотических факторов среды, деятельностью насекомых-дендрофагов и дендропатогенных организмов [26]. Среди последних наибольшее воздействие на древостой и в целом лесную экосистему оказывают полупаразиты (факультативные сапротрофы, факультативные паразиты), инициирующие некрозно-раковые и гнилевые болезни деревьев [19, 22]. Развитие стволовых гнилей у сырораствующих деревьев вследствие воздействия ксилотрофных грибов, в частности в березняках, имеет известную экологическую целесообразность [2, 27]. Однако стволовые гнили приводят к потерям деловой древесины, накоплению гнилевого ветролома, ухудшению санитарной обстановки в насаждениях и снижению их экологических функций [1, 5, 10, 11, 13, 26, 28]. Имеются данные о снижении резистентности к насекомым-филлофагам у пораженных стволовой гнилью деревьев *B. pendula* [14, 16].

Несмотря на большой объем имеющейся в литературе отчетной и научной информации по разным аспектам поражения березняков стволовыми гнилями, эта проблема недостаточно изучена в лесах Красноярского края. В связи с этим цель настоящей работы – выявить некоторые эколого-лесоводственные особенности пораженности стволовой гнилью древостоев *B. pendula* на территории Красноярской группы районов.

Материалы и методы исследований

Объектами исследований явились березняки травяных типов на территории шести приближенных к

¹ О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2021 году. Государственный доклад. М.: Минприроды России; МГУ имени М.В. Ломоносова; 2022.

² Лесной план Красноярского края, утвержденный Указом Губернатора Красноярского края от 21.12.2018 № 332-уг (в ред. от 01.11.2019 № 300-уг).

г. Красноярску лесничеств, где их относительная площадь составляет от 17 (Мининское лесничество) до 47% (Балахтинское лесничество)³. В соответствии с принятым лесорастительным районированием изучаемые насаждения входят в состав Среднесибирского подтаежно-лесостепного района Лесостепной зоны и Алтае-Саянского горно-таежного района Южно-Сибирской горной зоны. Все березняки характеризуются определенной антропогенной нарушенностью вследствие рекреационного лесопользования, низовых пожаров, проводимых рубок. Последнее определяет значительное присутствие древостоев порослевого происхождения, в первую очередь в лесостепных колковых насаждениях.

В типичных для района исследований березняках выполнено детальное обследование древостоев на пробных площадях (ПП) числом 31, включая по лесничествам: Красноярское – 7, Мининское – 10, Емельяновское – 5, Маганское – 3, Большемуртинское – 3, Балахтинское – 3. На пробных площадях определяли основные лесоводственные показатели насаждений методами глазомерной и инструментальной таксации (табл. 1), дополнительно устанавливали стадию рекреационной нарушенности (дигрессии) березняков трансектным методом согласно ОСТ 56-100-95⁴. Деревья сплошным пересчетом распределяли по четырехсантиметровым ступеням толщины и общепринятым категориям состояния⁵: 1 – без признаков ослабления; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – погибшие, в том числе свежий и старый сухостой, ветровал, бурелом. Пораженность деревьев стволовыми гнилями выявляли глазомерно по комплексу макропризнаков: плодовые тела ксилотрофных грибов, дупла, загнившие сучья; сухобочины, подгарты, пожарные подсушины, морозобойные трещины с признаками раневых гнилей, заходящих вглубь ствола. Видовую принадлежность обнаруженных плодовых тел грибов определяли, руководствуясь справочной литературой [21].

При дальнейшем количественном анализе рассматривается совокупное явление – «стволовая гниль» без дифференциации на возможные варианты стволовых гнилей в сырораствующих деревьях березы по возбудителям, особенностям проникновения грибной инфекции, локализации в стволе. По материалам проведенного обследования на каждой пробной площади

³ Лесохозяйственные регламенты лесничеств Красноярского края на период 2019–2028 гг. [Электронный ресурс]. Министерство лесного хозяйства Красноярского края; [дата обращения: 20.02.2023]. URL: http://mlx.krskstate.ru/npravdeet/gos_les_reestr/les_reglam.

⁴ ОСТ 56-100-95 «Методы и единицы измерения рекреационных нагрузок на лесные природные комплексы».

⁵ Правила санитарной безопасности в лесах: Утверждены постановлением правительства Российской Федерации от 9 декабря 2020 года № 2047.

Табл. 1

Характеристика насаждений (древостоев) на пробных площадях

ПП	Тип березняка	Преобладающее происхождение	Состав древостоя	Средние величины			Класс бонитета	Относительная полнота	Рекреационная дигрессия (стадия)
				возраст, лет	высота, м	диаметр, см			
<i>Таетжные (подтаежные) леса</i>									
1Т	Осочково-разнотравный	п*	10Б+Ос едС	55	17,0	17,7	3	0,8	II
2Т	Осочково-крупнотравный	с**	10Б едС, Л	75	22,5	23,7	2	0,6	III
3Т	Разнотравно-орляковый	с	10Б+С едОс, Л	60	21,0	21,3	2	0,7	I
4Т	Разнотравно-орляковый	с	8Б2С+Ос	75	28,0	29,4	1	0,8	I
5Т	Осочково-разнотравный	с	10Б едОс	84	21,0	24,2	3	0,7	I
6Т	Орляково-разнотравный	с	9Б1Ос+С	90	25,0	26,8	2	0,6	I
7Т	Орляково-крупнотравный	с	10Б едС, Ос	86	24,0	31,9	2	0,8	I
8Т	Разнотравный	п	10Б	90	22,5	32,8	3	0,5	IV
9Т	Орляково-разнотравный	с	10Б	85	27,5	30,8	1	0,7	I
10Т	Крупнотравно-орляковый	с	10Б едС	100	26,5	34,6	2	0,6	III
11Т	Разнотравный	п	10Б едОс	98	25,5	34,0	2	0,5	IV
12Т	Орляково-разнотравный	п	9Б1С	96	28,5	40,4	1	0,6	III
13Т	Орляково-крупнотравный	с	9Б1С едОс, П	101	28,0	31,4	1	0,6	I
14Т	Вейниково-разнотравный	с	8Б2С	91	25,0	32,4	2	0,7	I
15Т	Вейниково-разнотравный	с	8Б2С+Ос	86	24,5	26,2	2	0,7	I
16Т	Разнотравный	п	6Б4С	88	24,8	26,9	2	0,8	II
<i>Лесостепь</i>									
1Л	Осочково-разнотравный	п	10Б+Ос	81	22,0	29,0	3	0,8	II
2Л	Осочково-разнотравный	п	10Б	71	23,5	25,6	2	0,9	I
3Л	Разнотравный	п	10Б	81	23,0	22,8	2	0,7	III
4Л	Осочково-разнотравный	с	10Б	55	20,0	19,0	2	0,8	I
5Л	Осочковый	п	10Б	60	17,0	18,5	3	0,6	III
6Л	Осочково-крупнотравный	с	10Б+С	55	19,5	20,7	2	0,7	I
7Л	Разнотравный	п	10Б+Ос,С	66	21,5	22,1	2	0,6	II
8Л	Разнотравно-осочковый	п	9Б1С	65	24,5	25,3	1	0,7	I
9Л	Разнотравно-осочковый	п	9Б1С+Л,Е	65	18,5	21,3	3	0,7	I
10Л	Разнотравный	п	9Б1С едЛ,Е	60	18,0	21,2	3	0,7	I
11Л	Вейниково-разнотравный	п	9Б1С едОс	50	15,5	16,4	3	0,6	II
12Л	Злаково-разнотравный	п	10Б	50	15,5	15,4	3	0,5	I
13Л	Осочково-разнотравный	п	10Б+С	45	15,0	14,2	3	0,5	I
14Л	Разнотравный	п	10Б	45	17,5	17,0	2	0,6	II
15Л	Разнотравный	п	10Б едС	55	16,5	17,0	3	0,8	IV

* Порослевое; ** семенное.

определялась распространенность стволовой гнили (иначе пораженность древостоя) по формуле:

$$P = 100 \cdot n / N, \quad (1)$$

где: P – распространенность гнили, %; n – число пораженных деревьев, шт.; N – общее количество учтенных деревьев на ПП, шт.

Состояние древостоя и его части, пораженной стволовой гнилью, устанавливали через расчет среднего индекса состояния – K_{cp} ⁶:

⁶ Правила санитарной безопасности в лесах: Утверждены постановлением правительства Российской Федерации от 9 декабря 2020 года № 2047.

$$K_{cp} = (P_1 \times K_1 + P_2 \times K_2 + P_3 \times K_3 + P_4 \times K_4 + P_5 \times K_5) / 100 \quad (2)$$

где: P_i – доля стволового запаса каждой категории состояния деревьев, %; K_i – индекс категории состояния деревьев (1 – без признаков ослабления, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие, 5 – погибшие).

При $K_{cp} \leq 1,5$ совокупность деревьев в среднем не имеет видимых признаков ослабления; $1,5 < K_{cp} \leq 2,5$ – в среднем ослаблены; $2,5 < K_{cp} \leq 3,5$ – сильно ослаблены; $3,5 < K_{cp} \leq 4,5$ – усыхают; $K_{cp} > 4,5$ – погибли.

Выбор статистических критериев значимости различий (t -критерий) и корреляций (параметрический коэффициент корреляции Пирсона или непараметрический коэффициент корреляции Спирмена) основывался на проверке соответствия выборок нормальному распределению по критерию Колмогорова-Смирнова (d_{k-s}). При этом различия в распределении данных в эмпирических выборках от нормального распределения считаются недостоверными при значениях d_{k-s} , соответствующих $p > 0,05$. Соотношение эмпирических рядов распределения деревьев по ступеням толщины (диаметра стволов на высоте 1,3 м) оценивали по критерию λ [29]. Статистические расчеты проводили с помощью программ STATISTICA 10.

Результаты и обсуждение

При известном разнообразии видового состава ксилотибиоты в березняках [2, 8, 20, 24, 25] представители биотрофного комплекса, осуществляющие ксилотиз древесины в сырораствующих деревьях, представлены незначительно. В задачи наших исследований не входило установление всего комплекса ассоциированных с березой дереворазрушающих грибов; обнаружены на стволах вегетирующих деревьев были базидиомы следующих видов: *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *Phellinus igniarius* (L.) Quél., *Inonotus*

obliquus Pilát. (видовые таксоны приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum). Плодовые тела первых трех видов отмечены исключительно на сухобочинах, что указывает на первоначальное развитие вызываемой ими стволовой гнили как раневой. Дереворазрушающие грибы стволового комплекса проникают в дерево с помощью базидиоспор через отмирающие сучья и сучковые раны (в первую очередь *P. igniarius* и *I. obliquus*), глубокие поранения на стволах (сухобочины, подгары, морозобойные трещины), у порослевых деревьев – преимущественно посредством мицелиального инокулюма из материнских пней. У живых деревьев гниль в поперечном направлении развивается предпочтительно в центральной части ствола, где, в отличие от заболони, отсутствуют физиолого-биохимические факторы устойчивости к прижизненному биоразрушению. Однако стволовая гниль раневого происхождения от вышеуказанных грибов (факультативных паразитов) нередко охватывает и заболонь, особенно у деревьев, сильно ослабленных пожаром, рекреационной нагрузкой.

Стволовая гниль встречается в березняках повсеместно. С учетом влияния происхождения древостоев на их качественное состояние [3, 5, 15, 18] полученные данные о распространенности гнили организованы в две выборки: первая – пробные площади с преобладанием деревьев семенного, вторая – порослевого происхождения (табл. 2). Распределение данных в каждой из указанных выборок не отличается от нормального распределения, что позволяет по отношению к ним использовать параметрические критерии статистического анализа. При этом совокупная выборка не соответствует нормальному распределению. Пораженность стволовой гнилью обследованных древостоев в среднем не превышает 8% при минимальном значении 0,7% (ПП 15Т), максимальном – 24,6% (ПП 8Л) (табл. 2). Варьирование распространенности гнили в березняках района исследований обусловлено влиянием комплекса факторов (эколого-лесоводственных,

Табл. 2

Распространенность стволовой гнили (P) в березняках (с анализом выборок на нормальность распределения по критерию d_{k-s})

ПП	P, %	ПП	P, %	ПП	P, %	ПП	P, %	ПП	P, %
<i>Семенные (n = 13)</i>		10Т	2,0	<i>Порослевые (n = 18)</i>		3Л	3,4	13Л	8,5
2Т	6,8	13Т	7,5	1Т	19,2	5Л	8,0	14Л	14,4
3Т	5,4	14Т	2,5	8Т	7,0	7Л	7,9	15Л	6,8
4Т	5,4	15Т	0,7	11Т	7,5	8Л	24,6	$d_{k-s} = 0,211 (p > 0,05)$	
5Т	8,2	4Л	3,6	12Т	11,2	9Л	10,0	<i>Совокупная выборка (n = 31)</i>	
6Т	4,8	6Л	3,2	16Т	12,6	10Л	6,8	$M \pm m$	$7,8 \pm 0,9$
7Т	9,1	$d_{k-s} = 0,100 (p > 0,05)$		1Л	6,5	11Л	3,0	$d_{k-s} = 0,188 (p < 0,05)$	
9Т	6,4			2Л	8,5	12Л	11,2		

антропогенных) на систему дерево ↔ ксилотрофные грибы.

Сопоставление усредненных данных по древостоям разного происхождения и сравнительная оценка выборочных средних по *t*-критерию указывают на значимо большую пораженность стволовой гнилью насаждений с преобладанием деревьев порослевого происхождения (рис. 1).

Масштабы распространения стволовой гнили в таких березняках доходят до наличия очагов с пораженностью древостоя от слабой (распространенность гнили 10–20%) до средней (21–30%) степени (табл. 2). Это согласуется с данными других исследователей [5, 6, 15] и находит свое объяснение. Во-первых, в порослевых древостоях существует возможность многоканальной инвазии грибной инфекции: раневые пути, мицелиально-комлевой путь. Последний вариант, как отмечалось выше, для порослевых деревьев является преобладающим и обеспечивает клональное заражение стволов от материнского пня с молодого возраста. Во-вторых, у деревьев порослевого происхождения пониженный иммунный статус [15], что не позволяет им проявлять достаточную устойчивость к проникновению и распространению патогенов, в первую очередь поражающих ткани стволовой биомассы. Признаками этого являются старая материнская корневая система, часто с выраженным односторонним развитием, широкие годичные кольца с рыхлой ксилемой и иные [5]. Следует отметить, что преобладающая часть порослевых березняков расположена в лесостепной зоне, где в доступных для лесопользования древостоях (факторы доступности: примыкание к сельхозугодьям, близость населенных пунктов, наличие подъездных путей) на протяжении многих лет проводились рубки с дальнейшим вегетативным их возобновлением.

Для выяснения связи степени пораженности стволовой гнилью с лесоводственно-таксационными параметрами древостоев выполнен парный корреляционный анализ (табл. 3). Поскольку совокупная выборка не соответствует нормальному распределению (см. выше), анализ проведен с использованием непараметрического коэффициента Спирмена. В результате по всем вариантам группировки данных не выявлено значимой связи распространенности гнили с учетными показателями, в том числе наиболее ожидаемой – с возрастом древостоев *Betula pendula*. Многие исследователи отмечают повышение пораженности древостоев стволовыми гнилями по мере их взросления [4, 7, 9, 23], что обусловлено возрастным снижением структурного иммунитета в ксилеме стволов и появлением значительного количества естественных ворот инфекции – сучковых ран при отмирании нижних ветвей. В исследуемых березняках данная закономерность лимитирована вследствие значительной представленности порослевых древостоев и успешной первичной инвазии ксилотрофных грибов по причинам, таким как механическое и термическое травмирование стволов, не связанным с онтогенезом деревьев и возрастной динамикой древостоев. Таким образом, отсутствие достоверной связи пораженности березняков стволовой гнилью с лесотаксационными характеристиками указывает на антропогенную нарушенность насаждений района исследований.

В результате корреляционного анализа по всем вариантам выборок не установлено значимой связи распространенности стволовой гнили со стадиями рекреационной дигрессии (нарушенности) березняков (табл. 4). Но при этом нельзя вовсе отрицать негативное влияние лесной рекреации (особенно неорганизованных ее форм), прежде всего таких ее атрибутов, как механическое травмирование деревьев, незакон-

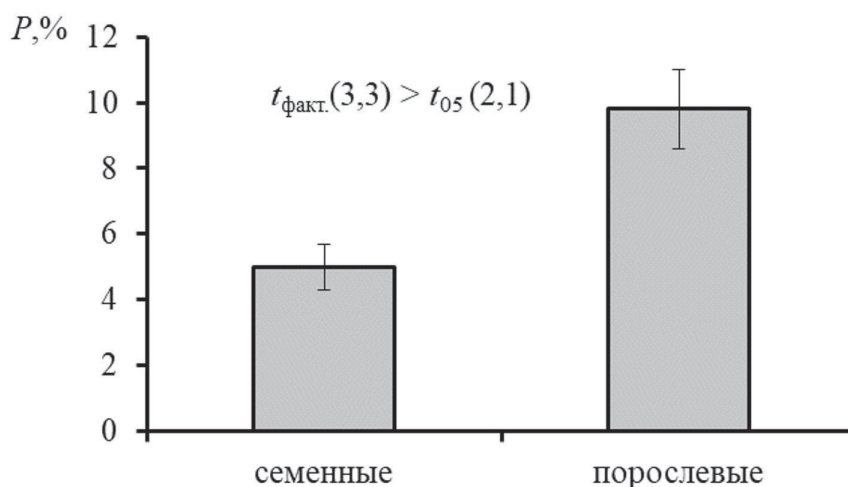


Рис. 1. Сравнительный анализ распространенности стволовой гнили (*P*) в березняках разного происхождения: диаграммы – средние значения; планки погрешностей – стандартные ошибки

Табл. 3

Матрицы корреляций лесотаксационных показателей древостоев и распространенности стволовой гнили (P): жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0,05$)

Показатели	Доля березы в составе	Средний возраст	Средняя высота	Средний диаметр	Класс бонитета	Относительная полнота	P
<i>Семенное происхождение (коэффициенты корреляции Пирсона)</i>							
Доля березы в составе	1						
Средний возраст	-0,329	1					
Средняя высота	-0,498	0,756	1				
Средний диаметр	-0,329	0,864	0,848	1			
Класс бонитета	0,306	-0,161	-0,718	-0,392	1		
Относительная полнота	-0,078	-0,495	-0,217	-0,198	-0,030	1	
P	0,409	0,090	0,047	0,064	-0,059	0,088	1
<i>Порослевое происхождение (коэффициенты корреляции Пирсона)</i>							
Доля березы в составе	1						
Средний возраст	-0,267	1					
Средняя высота	-0,307	0,892	1				
Средний диаметр	-0,193	0,933	0,912	1			
Класс бонитета	0,254	-0,446	-0,780	-0,552	1		
Относительная полнота	-0,264	0,035	0,147	-0,020	-0,060	1	
P	-0,196	-0,147	0,139	-0,007	-0,432	0,161	1
<i>Совокупная выборка (коэффициенты корреляции Спирмена)</i>							
Доля березы в составе	1						
Средний возраст	-0,307	1					
Средняя высота	-0,400	0,874	1				
Средний диаметр	-0,269	0,943	0,912	1			
Класс бонитета	0,298	-0,461	-0,801	-0,548	1		
Относительная полнота	-0,121	-0,078	0,068	0,014	-0,092	1	
P	0,097	-0,201	-0,188	-0,160	0,098	-0,030	1

Табл. 4

Корреляция распространенности стволовой гнили со стадией рекреационной дигрессии насаждений

Анализируемая выборка	Коэффициент корреляции	p
Семенные березняки	-0,098*	> 0,05
Порослевые березняки	-0,342*	> 0,05
Совокупная выборка	0,117**	> 0,05

* По Пирсону, ** по Спирмену.

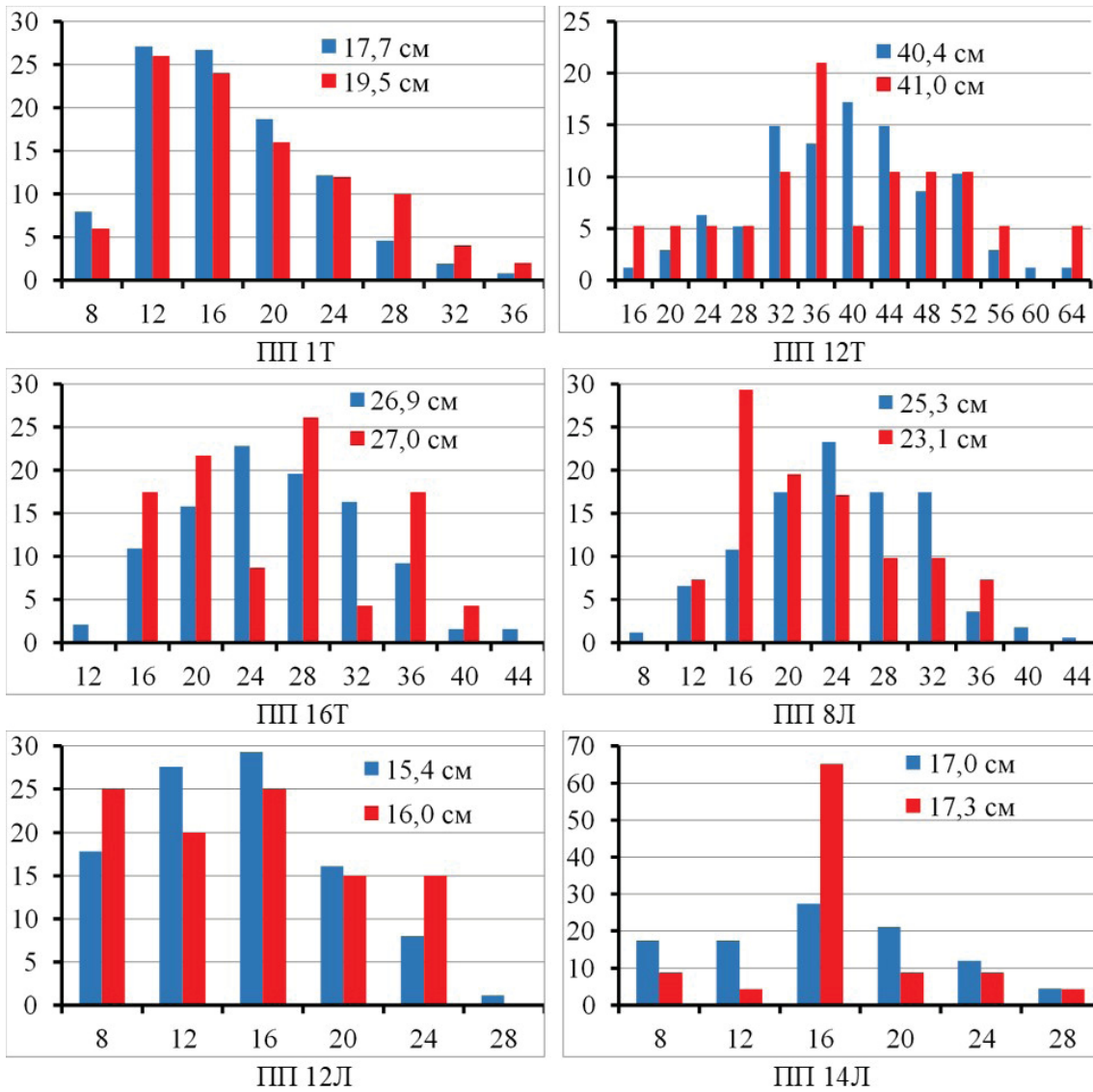


Рис. 2. Репрезентативные распределения по ступеням толщины и средние диаметры (см) деревьев в пределах древостоя (синий цвет) и его части, пораженной стволовой гнилью (красный цвет): по горизонтали – ступени толщины (см), по вертикали – относительное количество деревьев (%)

Табл. 5

Сравнительный анализ строения по диаметру древостоя и его части, пораженной стволовой гнилью (по данным диаграмм на рис. 2)

ПП	Анализ по критерию λ (при $\lambda_{05} = 1,36$)
1Т	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,62 < \lambda_{05}$
12Т	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,64 < \lambda_{05}$
16Т	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,73 < \lambda_{05}$
8Л	$\lambda_{\text{расч.}} = 1,43 > \lambda_{05}$
12Л	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,51 < \lambda_{05}$
14Л	$\lambda_{\text{расч.}} = 1,56 > \lambda_{05}$

Оценка влияния стволовой гнили на состояние березняков

Происхождение древостоев	$K_{\text{ср}}^*$ (числитель: пораженная часть древостоя; знаменатель: весь древостой)	Анализ сравниваемых выборок на нормальность распределения: (значения критерия d_{K-S})	t -критерий для различий по $K_{\text{ср}}$ ($t_{05} = 2,1$)
Семенное	$1,94 \pm 0,09 / 1,58 \pm 0,06$	$0,266 (p > 0,05) / 0,196 (p > 0,05)$	$3,3 > t_{05}$
Порослевое	$1,96 \pm 0,10 / 1,58 \pm 0,04$	$0,186 (p > 0,05) / 0,159 (p > 0,05)$	$3,4 > t_{05}$

* Средний индекс состояния, см. Материалы и методы.

ные рубки, антропогенные лесные пожары, на санитарное состояние насаждений и распространенность гнилевых поражений древостоев.

Поражению стволовой гнилью в дендроценозах *Betula pendula* подвержены деревья разного размера (диаметра). Сравнительный анализ рядов распределения деревьев по ступеням толщины, выполненный по данным пробных площадей с распространенностью гнили более 10% (очаговое поражение) с привлечением критерия λ , в большинстве случаев не выявил значимых различий в строении по диаметру всего древостоя и его части, пораженной стволовой гнилью (рис. 2, табл. 5). Средние диаметры древостоев в пределах сравниваемых частей ценопопуляций близки. Иначе говоря, стволовой гнилью обычно поражаются деревья, относящиеся к разным ступеням толщины, пропорционально доле их представленности в структуре ценопопуляции. Отклонения от этой закономерности (ПП 8Л, 14Л) вероятно обусловлены частой инвазией дереворазрушающих грибов через случайно возникающие на стволах механические поранения (морозобойные трещины, глубокие обдиры, затески).

Прижизненное поражение стволовой гнилью обычно не затрагивает физиологически активную водопроводящую заболонь и не является прямым фактором летализации деревьев. Тем не менее, распространение стволовой гнили в березняках приводит к негативному изменению виталитетной структуры древостоев вследствие ослабления деревьев, пораженных гнилью. Последнее одинаково значимо проявляется в древостоях как семенного, так и порослевого происхождения (табл. 6).

Развитие стволовой гнили в синергизме с бактериальной водянкой, распространенной в березняках района исследований [30], тем более при присоединении корневой гнили (возбудитель – *Armillaria mellea* s.l.), приводит к сильному ослаблению и патологическому отпаду деревьев. Кроме того, на стадиях глубокого ксилолиза древесины ствола гниль повышает ветроломность деревьев и становится фактором ухудшения санитарной обстановки в насаждениях, приводя к накоплению гнилевого бурелома.

Заключение

В березняках Красноярской (центральной) группы районов стволовая гниль встречается повсеместно как результат неизбежного процесса прижизненной деструкции древесной биомассы, накапливаемой в древостоях. В качестве инициаторов стволовой гнили установлены *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Trametes versicolor*, последние три вида – гнили раневого генеза.

Распространенность стволовой гнили значимо ниже в березняках с преобладанием деревьев семенного происхождения в сравнении с преимущественно порослевыми древостоями, в которых пораженность может превышать 20%. Это обусловлено пониженным структурным иммунитетом у порослевых деревьев и возможностью их активного заражения мицелиально-комлевым путем от материнских пней, начиная с молодого возраста. Раневые пути проникновения инфекции в стволы (механические и термические травмы, подгары) в основном связаны с антропогенной деятельностью. Отсутствие значимой связи распространенности стволовой гнили с лесотаксационными показателями – дополнительное проявление антропогенной нарушенности березняков. При этом достоверной связи распространения гнили со стадией рекреационной дигрессии не установлено.

В пределах дендроценозов отмечается тенденция поражения стволовой гнилью деревьев различного размера (диаметра) соответственно их представленности в структуре древостоя. Возможные отклонения от этого вероятно связаны с появлением на стволах случайных ворот инфекции. Развитие гнили в стволах ослабляет деревья, что значимо проявляется на ценогическом уровне вне зависимости от происхождения древостоев.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по выполнению сотрудниками научной лаборатории «Защита леса» проекта «Фундаментальные основы защиты лесов от энтомо- и фитовредителей в Сибири» (№ FEFE-2020-0014).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Амосова ИБ, Евдокимов ВН. Закономерности распространения стволовой гнили березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в таежных лесах Архангельской области. Экологические проблемы Арктики и северных территорий. 2012;(15):54-7.
2. Арефьев СП. Системный анализ биоты доразрушающих грибов. Новосибирск: Наука; 2010.
3. Атрохин ВГ. Лесоводство и дендрология. М.: Лесная промышленность; 1982.
4. Баландайкин МЭ. Детерминация частоты встречаемости *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. возрастом древостоя. Ученые записки Орловского государственного университета. Сер. Естественные, технические и медицинские науки. 2012;(3):322-6.
5. Баландайкин МЭ. Распространение макромицета *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. в березовых насаждениях различного происхождения. Вестник КраСГАУ. 2013;4(79):218-24.
6. Баландайкин МЭ. Сравнительный анализ березовых древостоев с различными морфологическими характеристиками по встречаемости макромицета *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilat. Естественные науки. 2014;1(46):7-16.
7. Богомолова ОИ. Некоторые особенности зараженности стволовыми гнилями *Quercus robur* L. на территории Оренбургской области. Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013;4(42):224-6.
8. Ежов ОН. Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: РИО УрО РАН; 2013.
9. Ежов ОН, Минкевич ИИ. Особенности распространения стволовой гнили сосны. Лесной журнал. 1998;(2-3):12-17.
10. Жуков АМ. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука; 1978.
11. Залесов СВ, Колтунов ЕВ. Корневые и стволовые гнили сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в Нижне-Исетском лесопарке г. Екатеринбург. Аграрный вестник Урала. 2009;1(55):73-5.
12. Ильина ИС. Зональные закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины. Известия ВГО. 1982;(5):376-86.
13. Кашин ДА, Фомина ОА. Лиственные породы юга Тюменской области: основные пороки, хозяйственная деятельность и способы повышения выхода из них деловой древесины. В кн.: Актуальные вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения. Сб. матер. ЛIII Междунар. студенч. научно-практ. конф.; 2019. С. 596-601.
14. Колтунов ЕВ. Влияние стволовой гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Химия растительного сырья. 2019;(3):169-76.
15. Колтунов ЕВ. Стволовые гнили березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в городских лесопарках и пригородных лесах г. Екатеринбурга и Свердловской обл. Современные проблемы науки и образования. 2016;(6):493.
16. Колтунов ЕВ, Яковлева МИ. Влияние стволовой гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесах Зауралья в условиях антропогенного воздействия. Современные проблемы науки и образования. 2015;(5):647.
17. Коропачинский ИЮ, Встовская ТН. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: СО РАН, филиал «Гео»; 2002.
18. Мартынов АН, Мельников ЕС, Ковязин ВФ, Аникин АС, Минаев ВН, Беляев НВ. Основы лесного хозяйства и таксация леса. СПб.: Лань; 2008.
19. Минкевич ИИ. Эпифитотология грибных болезней лесных пород. Л.: ЛТА; 1977.
20. Мухин ВА. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука»; 1993.
21. Ниемея Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России. *Norrinia* 8; 2001.
22. Павлов ИН. Макромицеты бореальной зоны. Хвойные бореальной зоны. 2009;26(1):7-8.
23. Сафонов МА, Остапенко АВ. Влияние экологических факторов на распространение стволовых гнилей осины. Научная жизнь. 2017;(1):76-85.
24. Сафонов МА, Сафонова ТИ. Доразрушающие грибы, обитающие на древесине *Betula pendula* в Южном Приуралье (Оренбургская область). Вестник ОГУ. 2012;6(142):66-71.
25. Сафонова ТИ. Трофическая структура микобиоты березняков Южного Приуралья. Вестник ОГУ. 2011;16(135):211-3.
26. Синадский ЮВ. Береза. Ее вредители и болезни. М.: Наука; 1973.
27. Стороженко ВГ. Эволюционные принципы поведения доразрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К; 2014.
28. Татаринцев АИ. Лесопатологическое состояние березняков на территории Красноярской группы районов. В кн.: Материалы международной конференции «VII чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений». СПб.: СПбГЛТУ; 2013. С. 92-3.

29. Фалалеев ЭН, Смольянов АС. Математическая статистика. Красноярск: Изд-во КГУ; 1981.

Общий список литературы/References

1. Amosova IB, Yevdokimov VN. [Regularities in the spreads of stem rot of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in taigas of Arkhangelsk Oblast]. *Ekologicheskiye Problemy Arktiki i Severnykh Territoriy* 2012;15:54-7. (In Russ.)
2. Arefyev SP. *Sistemnyi Analiz Bioty Derevorazrushayuschikh Gribov*. Novosibirsk: Nauka; 2010. (In Russ.)
3. Atrokhin VG *Lesovodstvo i Dendrologiya*. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1982. (In Russ.)
4. Balandaykin ME. [Determination of *Inonotus obliquus* (Pers.) prevalence by tree stand age]. *Uchenye Zapiski Orlovskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ser Yestestvennye, Tekhnicheskiye i Meditsinskiye Nauki*. 2012;(3):322-6. (In Russ.)
5. Balandaykin ME. [Prevalence of the macromycete *Inonotus obliquus* (Pers.) in birch plantations of different origins]. *Vestnik KrasGAU*. 2013;4(79):218-24. (In Russ.)
6. Balandaykin ME. [A comparative analysis of the prevalence of the macromycete *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) in birch tree stands having various morphological characteristics]. *Yestestvennye Nauki*. 2014;1(46):7-16. (In Russ.)
7. Bogomolova OI. [Characteristics of *Quercus robur* L. lesioning by stem rot in Orenburg Oblast]. *Izvestiya Orenburgskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2013;4(42):224-6. (In Russ.)
8. Yezhov ON. *Afilloforoye Griby Arkhangelskoy Oblasti*. Yekaterinburg: RIO UrO RAN; 2013. (In Russ.)
9. Yezhov ON, Minkevich II. [Characteristics of the prevalence of pine stem rot]. *Lesnoy Zhurnal*. 1998;(2-3):12-7. (In Russ.)
10. Zhukov AM. *Gribye Bolezni Lesov Verkhnego Priobya*. Novosibirsk: Nauka; 1978. (In Russ.)
11. Zalesov SV, Koltunov EYe. [Root and stem rots of the Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the Nizhne-Issetkiy woodland park of Yekaterinburg]. *Agrarnyi Vestnik Urala*. 2009;1(55):73-5. (In Russ.)
12. Plyina IS. [Zonal regularities in the vegetation cover of West Siberian Plain]. *Izvestiya VGO*. 1982;(5):376-86. (In Russ.)
13. Kashin DA, Fomina OA. [Deciduous trees of the south of Tyumen Oblast: their main defects and exploitation modes and approaches to increasing their industrial wood yield]. In: *Aktualnye Voprosy Nauki i Khoziaystva: Novye Vyzovy i Resheniya*. Tyumen; 2019. P. 596-601. (In Russ.)
14. Koltunov YeV. [The influence of stem rot on the composition and content of phenolic compounds in the leaves of silver birch (*Betula pendula* Roth.)]. *Khimiya Rastitelnogo Syrya*. 2019;(3):169-76. (In Russ.)
15. Koltunov YeV. [Stem rots of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the city woodland parks and suburban forests of Yekaterinburg and Sverdlovskaya Oblast]. *Sovremennyye Problemy Nauki i Jbrzovaniya*. 2016;(6):493. (In Russ.)
16. Koltunov YeV, Yakovleva MI. [The influence of stem rot on the composition and content of phenolic compounds in the leaves of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in trans-Urals forests under anthropogenic impact]. *Sovremennyye Problemy Nauki i Obrazovaniya*. 2015;(5):647. (In Russ.)
17. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. *Drevesnye Rasteniya Aziatskoy Rossii*. Novosibirsk: SO RAN; 2002. (In Russ.)
18. Martynov AN, Melnikov YeS, Kovyazin VF, Anikin AS, Minaev VN, Beliaev NV. *Osnovy Lesnogo Khoziaystva i Taksatsiya Lesa*. Saint Petersburg: Lan; 2008. (In Russ.)
19. Minkevich II. *Epifitotologiya Gribnykh Bolezney Lesnykh Porod*. Leningrad: LTA; 1977. (In Russ.)
20. Mukhin VA. *Biota Ksilotrofnykh Bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy Ravniny*. Yekaterinburg: UIF Nauka; 1993. (In Russ.)
21. Niemelya T. *Trutovye Griby Finlyandii i Prilegayuschey Territorii Rossii*. Norrlinia 8; 2001. (In Russ.)
22. Pavlov IN. [Macromycetes of the boreal zone]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2009;26(1):7-8. (In Russ.)
23. Safonov MA, Ostapenko AV. [The effects of ecological factors on the prevalence of aspen stem rots]. *Nauchnaya Zhizn*. 2017;(1):76-85. (In Russ.)
24. Safonov MA, Safonova TI. [Wood decaying fungi dwelling on *Betula pendula* wood in Southern Sub-Urals (Orenburg Oblast)]. *Vestnik OGU*. 2012;6(142):66-71. (In Russ.)
25. Safonova TI. [The trophic structure of microbiota in South Sub-Urals birch woods]. *Vestnik OGU*. 2011;16(135):211-3. (In Russ.)
26. Sinadskiy YuV. *Bereza. Yeyo Vrediteli i Bolezni*. Moscow: Nauka; 1973. (In Russ.)
27. Storozhenko VG. *Evolutsionnye Principy Povedeniya Derevorazrushayuschikh Gribov v Lesnykh Biogeotsenozakh*. Tula: Grif i K; 2014. (In Russ.)
28. Tatarintsev AI. [Forest pathology conditions of birch woods in the Krasnoyarsk group of territories]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsii «VII Chteniya Pamiati O.A. Katayeva. Vrediteli i Bolezni Drevesnykh Rasteniy»*. Saint Petersburg: SPbGLTU; 2013. P. 92-3. (In Russ.)
29. Falaleyev EN, Smolyanov AS. *Matematicheskaya Statistika*. Krasnoyarsk: KGU; 1981. (In Russ.)
30. Tatarintsev AI. Ecological-coenotic characteristics of the bacterial dropsy infection rate in birch forests in the southern part of Middle Siberia (Krasnoyarsk Group of Areas). *Contemp Probl Ecol*. 2014;7(2):221-7.