

КОРНЕВАЯ ГУБКА (*HETEROBASIDION ANNOSUM* (Fr.) Bref.) В СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ И ФЛОРИДЕ – ОСОБЕННОСТИ КОНТРОЛЯ ПАТОГЕНА

доктор биологических наук, профессор Ю. Ф. Арефьев¹

В. А. Сенф²

1 – ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова»,
г. Воронеж, Российская Федерация

2 – Университет Северной Флориды, США

Корневая губка (*Heterobasidion annosum*) является одним из наиболее экономически значимых патогенных грибов сосновых насаждений Среднерусской лесостепи и Флориды. К настоящему времени рекомендован значительный комплекс мер по защите сосны от корневой губки. Но проблема остаётся, поскольку рекомендованные защитные меры не являются удовлетворительными с экологических, экономических или социальных позиций или рекомендованные защитные меры недостаточно эффективны. Цель данной работы – радикальное повышение эффективности превентивной защиты сосны от корневой губки на основе формирования насаждений, неблагоприятных для развития и распространения корневой губки. Наиболее интенсивные исследования в Среднерусской лесостепи проводятся с 2001 года, во Флориде – перманентно. Методики фитопатологических обследований и лабораторных микологических исследований стандартные. Условия проведения исследовательских работ – высокогетерогенные ландшафты. В результате исследований установлено, что разбиение популяции патогена на достаточно малые репродуктивно изолированные субпопуляции подавляет популяцию патогена. Сущность феномена заключается в том, что в пределах субпопуляций неизбежно возрастает вероятность близкородственного сексуального размножения патогена, что ведёт к увеличению гомозиготности потомств. Снижение уровня генетического разнообразия ухудшает приспособленность (*fitness*) субпопуляций патогена как способность выживать и воспроизводить потомство. Расчленение популяции патогена на субпопуляции достигается посредством формирования мозаичной структуры лесных экосистем. Эмпирически (на основании множественных лесных культур 1936 года и более поздних десятилетий в Среднерусской лесостепи) установлено: экологически изолированные участки сосны на площади 0,25 га достаточно неблагоприятны для развития и распространения патогена и могут быть эффективным фактором превентивной защиты сосновых насаждений от *H. annosum*. Групповое размещение селекционных улучшенных деревьев усиливает эффект инбридинговой депрессии в субпопуляциях патогена.

Ключевые слова: Патоген, гриб, сосна, лесостепь, защита леса, генетическое разнообразие, инбридинг.

ANNOSUM ROOT ROT (*HETEROBASIDION ANNOSUM* (Fr.) Bref.) IN THE PINE PLANTINGS OF THE CENTRAL RUSSIAN FOREST-STEPPE AND FLORIDA – THE FEATURES OF CONTROL OF THE PATHOGEN

DSc in Biology, Professor Yu. F. Arefev¹

V. A. Senf²

1 – Federal State Budget Education Institution of Higher Education «Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov», Voronezh, Russian Federation

2 – University of North Florida, USA

Abstract

The Annosum root rot (*Heterobasidionannosum*) is one of the most economically significant of the pathogens of pine plantings of the Central Russian forest-steppe and one Florida. The considerable package of measures on protection of a pine against Annosum root rot is so far recommended. But the problem remains as the recommended protective measures do not meet ecological, economic or social requirements, or they are insufficiently effective. The purpose of this work consists in the radical increase of efficiency of preventive pine protection against Annosum root rot on the basis of formation of plantings, adverse for development and distribution of the pathogen. The most intensive work in the Central Russian forest-steppe began in about 2001,

in Florida the researches in this field were carried out permanently. The methods of phytopathologic survey and methods of laboratory mycologic researches were standard. Research conditions were high-heterogeneous landscapes. As a result of researches it is established that splitting a pathogen population into the rather small reproductive isolated subpopulations suppresses pathogen population. The essence of this phenomenon is that within subpopulations the probability of pairing of genetically close individuals during change of generation inevitably increases. It causes the increase of homozygosity in the pathogen posterities. Decrease in level of a genetic variety worsens fitness of a pathogen. The fitness characterizes ability of a survival and reproduction of population. The pathogen population splitting on subpopulation is reached by means of mosaic structure formation. It is empirically established (on the basis of multiple forest cultures of 1936 and later decades in the Central Russian forest-steppe), that ecologically isolated pine sites on the patches of 0,25 ha are adverse for a development and distribution of the pathogen and can be an effective factor of preventive protection of pine plantings against *H. annosum*. Group placement of the selection improved trees strengthens effect of an inbreeding depression in pathogen subpopulations.

Keywords: Pathogen, fungi, pine, forest-steppe, forest protection, genetic diversity, inbreeding.

Введение

Корневая губка (*Heterobasidion annosum*), вызывающая пёструю ядровую гниль корней и комлевой части деревьев хвойных пород, является одним из наиболее распространённых и экономически значимых патогенов сосновых насаждений Среднерусской лесостепи и Флориды. К настоящему времени разработан значительный комплекс мер по защите сосны от корневой губки [1, 2, 3]. Кроме сосны корневая губка поражает и другие хвойные породы, но в меньшей степени. Поражение корневой губкой насаждений активизирует атаки деревьев короедами сосны и сосновым бражником. Среди защитных мер предложено проводить санитарные рубки, применять фунгициды и биопрепараты. В обоих регионах ведётся селекция сосны на резистентность к корневой губке.

Но проблема остаётся, поскольку рекомендованные защитные меры не являются удовлетворительными с экологических, экономических или социальных позиций или они недостаточно эффективны. Защита сосновых насаждений от корневой губки является актуальной интернациональной проблемой.

Цель данной работы – радикальное повышение эффективности превентивной защиты сосны от корневой губки на основе формирования насаждений, неблагоприятных для развития и распространения патогена *H. annosum*.

Исследования проводились в условиях высокогетерогенных ландшафтов Среднерусской возвышенности и Северной Америки. Несмотря на большие природные различия исследуемых регионов, в особенностях биологии патогена и развития эпифитотий есть общность. Прежде всего общность заключается в том,

что сосновые деревья в любом возрасте чувствительны к инфекции. Первостепенное значение имеет тот факт, что предпосылкой проблемы корневой губки в обоих регионах являются выборочные рубки в чистых сосновых насаждениях [4, 5, 6]. Сосновые насаждения, пройденные выборочными рубками, являются идеальным местом обитания корневой губки.

Наиболее интенсивные эколого-генетические исследования по проблеме защиты сосновых насаждений от корневой губки в Среднерусской лесостепи проводятся с 2001 года, во Флориде такие исследования проводятся перманентно. Методики рекогносцировочных и детальных лесопатологических обследований и лабораторных микологических исследований стандартные. Детально обследовались центры инфекционного развития болезни. Определялись параметры популяции патогена. Обилие спорофоров учитывалось как у основания стволов деревьев, так и на лесной хвойной подстилке, но как второстепенный показатель состояния популяций патогена.

В результате исследований установлено, что разбиение популяции патогена на достаточно малые репродуктивно изолированные субпопуляции подавляет популяцию патогена. Сущность феномена заключается в том, что в пределах субпопуляций неизбежно возрастает вероятность близкородственного сексуального размножения патогена, что ведёт к увеличению гомозиготности потомств. Снижение уровня генетического разнообразия ухудшает приспособленность (*fitness*) субпопуляций патогена как способность выживать и воспроизводить потомство. В то же время в целом в лесной экосистеме биологическое разнообразие как показатель устойчивости лесных сообществ [4] повышается.

Расчленение популяции патогена на субпопуляции достигается посредством формирования мозаичной структуры лесных экосистем. Эмпирически (на основании множественных лесных культур 1936 года и более поздних десятилетий в Среднерусской лесостепи [7, 8, 9]) установлено, экологически изолированные участки сосны на площади 0,25 га достаточно неблагоприятны для развития и распространения патогена и могут быть эффективным фактором превентивной защиты сосновых насаждений от *H. annosum*. Генотипические изменения адекватно отражаются в фенотипе.

Групповое размещение селекционно улучшенных деревьев усиливает эффект инбридинговой депрессии в субпопуляциях патогена. Мозаичные лесные экосистемы наиболее соответствуют принципу устойчивого развития насаждений в условиях изменчивой среды.

Методология

В основе данной работы – анализ особенностей развития, распространения и контроля патогенного базидиомицета *H. annosum* в различных по видовой композиции, структуре и условиям произрастания сосновых насаждениях Среднерусской лесостепи и Флориды. Был применён комплекс натуральных, лабораторных и биометрических методов.

Натурная инвентаризация лесонасаждений проводилась по методу систематически-случайного выбора пунктов учёта, позволяющего оперативно получать достоверную информацию о состоянии жизнеспособности (здоровья) насаждений, об уровне их разнообразия, степени дигрессии и таксационно-лесоводственных параметрах. Обследования проводились в июне-августе, когда основные изучаемые параметры наиболее выражены. Сеть пунктов учёта определялась на основе координатной сети (*referenzgrid*). Сторона каждого квадрата сети соответствовала расстоянию на местности 20 м. Точки пересечения горизонталей и вертикалей определяли места закладки пунктов наблюдений. На местности пункты наблюдений определялись по плану лесонасаждений и спутниковому навигатору *GPS*.

В каждом пункте наблюдений закладывалась круговая пробная площадь с разбивкой на четыре сектора, ориентированных по направлениям север-восток-юг-запад. Радиус круговой пробной площади равен 17,84 м, площадь – 1000 м². В пределах каждого секто-

ра в случайном порядке отбирались 6 деревьев (всего для одной круговой пробной площади отбирались 24 дерева) для оценки состояния здоровья (жизнеспособности деревьев). Жизнеспособность деревьев и насаждений оценивалась по 6-балльной шкале (табл. 1). Поражённость деревьев корневой губкой определялась по наличию спорофоров патогена и язв развития гнили на корнях инфицированных деревьев. Дополнительная информация об особенностях патогена и поражённых тканях деревьев была получена при лабораторных исследованиях.

Уровень гетерогенности насаждений оценивался по формуле Клода Шеннона [1, 2, 3]:

$$H = -k \sum_{i=1}^N p_i \ln p_i, \quad (1)$$

где H – уровень гетерогенности,

i – учитываемые источники разнообразия изучаемой лесной экосистемы,

p_i – вероятность их проявления,

N – число учтённых источников разнообразия,

k – константа).

Встречаемость патогена определялась как процент пробных площадей, в которых патоген был обнаружен.

Статистический анализ. Количественные оценки были получены на основе однофакторного вариантного анализа. Их достоверность проверялась посредством χ^2 . Уровень значимости $P \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Естественное распространение корневой губки в сосновых насаждениях зависит от уровня их гетерогенности (табл. 2). Насаждения с низким (3,62 бита) и средним (5,41 бита) уровнем гетерогенности восприимчивы к *H. annosum*. Композиция древесных пород и структура древостоя имеют ключевое значение. Чистые насаждения сосны более восприимчивы, чем смешанные.

Экспериментально на опытно-производственных объектах Среднерусской лесостепи установлено, что экологически изолированные участки насаждений площадью 0,25 га достаточны для проявления инбридинговой депрессии и аллельного дрейфа. Генотипические изменения вполне адекватно выражаются в фенотипической характеристике популяции патогена и являются основой превентивного контроля патогена. Мозаичная структура насаждений, для которых харак-

Шкала оценки состояния деревьев и насаждений

Состояние деревьев	Характеристика состояния	Балл состояния
Здоровые деревья	Без признаков значительных повреждений или ослабления	5
Ослабленные деревья	Крона заметно ($\approx 5\%$) ажурная и (или) тусклая; могут быть механические повреждения	4
Больные 1-й степени	Крона значительно ($\approx 15\%$) ажурная, прирост заметно ($\approx 5\%$) уменьшен; возможно выздоровление	3
Больные 2-й степени	Крона сильно ($> 25\%$) ажурная, прирост значительно ($\approx 25\%$) уменьшен; выздоровление маловероятно	2
Отмирающие деревья	Отмирающие скелетные ветви составляют $> 15\%$ кроны, прироста нет, могут быть следы внедрения стволовых насекомых	1
Отмершие деревья	Без признаков жизни (зелёных элементов в кроне нет)	0

Таблица 2

Распространение корневой губки в сосновых насаждениях в зависимости от их уровня гетерогенности

Уровень гетерогенности насаждений, бит	Распространение патогена, %	Общее состояние насаждений, балл
Низкий уровень – 3,62. Линейные однопородные, одновозрастные культуры сосны. Подрост и подлесок отсутствуют. Напочвенный покров редкий.	12*	3,16 ^{n.s.}
Средний уровень – 5,41. Линейные сосново-берёзовые одновозрастные культуры сосны. Подрост отсутствует, подлесок редкий. Напочвенный покров редкий.	8*	3,24*
Высокий уровень – 8,42. Мозаичная структура сосново-дубово-берёзовых насаждений. Подрост и подлесок редкие. Напочвенный покров хорошо развит.	0	4,46*

Примечание. *Достоверность различия 5 %. n.s. – различия недостоверны.

терен наиболее высокий уровень гетерогенности (8,42 бита), неблагоприятна для патогена *H. annosum*. В результате репродуктивной изоляции популяция патогена в мозаичных насаждениях расчленяется на достаточно малые субпопуляции. В пределах субпопуляций возрастает вероятность спаривания генетически близких особей патогена, вследствие чего при достаточно быстрой смене генераций повышается гомозиготность потомств. Соответственно этому снижается генетическое разнообразие и биологическая приспособленность, как способность к выживанию и репродукции. Инбридинг, возникающий в популяциях биологических видов в результате сексуального размножения близкородственных родительских особей, широко распространён в природе. Актуальная задача заключается в том, чтобы использовать эффекты инбридинговой депрессии и генетического дрейфа для подавления патогенных организмов в искусственно создаваемых лесных экосистемах.

Культуры сосны с низким (3,62 бит) и средним уровнем гетерогенности восприимчивы к *H. annosum*.

Композиция древесных пород и структура древостоя имеют ключевое значение.

Лесозащитный эффект инбридинговой депрессии и аллельного дрейфа может быть значительно усилен селекцией сосны на резистентность к патогену и активизацией микоризообразования, но основой контроля патогена является композиция древесных пород и мозаичная структура лесных экосистем. Это положение относится как к сосновым лесам Среднерусской лесостепи, так и Флориды.

В сосновых лесах Флориды наиболее значима сосна ладанная (*Pinus taeda*). Сосна ладанная является быстрорастущей высокорослой породой с тонкой декоративной светло-зелёной хвоей. В естественных условиях Флориды растёт в низменных местах на достаточно сырых песчаных почвах. Хвоя и живица сосны ладанной обладает высокой антимикробной избирательной активностью.

Сосна ладанная широко используется в парковых насаждениях. В естественных лесах сосна ладанная *Loblolly pine (Pinus taeda L., Pinaceae)* образует пре-

имущественно чистые древостой, но также смешанные с твердолиственными породами и другими видами сосны. Данный вид является очень агрессивным колонизатором и способен занимать смежные территории. С середины 1950 года проводится селекция сосны ладанной на резистентность к корневой губке. Ладанная сосна стала первым видом, у которого полностью определён геном.

Распространению эпифитотий *H. annosum* в Среднерусской лесостепи и Флориде способствуют выборочные рубки (*thinning*). Жаркая сухая погода, нередкая в обоих исследуемых регионах, не способствует прорастанию спор патогена. Проникновению спор через почву к корням способствуют осадки. Видимые надземные симптомы болезни отчётливо проявляются в фенотипических признаках и свойствах через 2-3 года после инфицирования. Хорошо дренированные песчаные и супесчаные почвы являются основой для распространения патогена.

В сосняках Среднерусской лесостепи отбор плюсовых деревьев на резистентность к корневой губке и другим патогенным организмам проводится с 1979 г. Семена плюсовых по резистентности деревьев высевались на опытно-производственном участке лесных культур [3] в бывшем очаге корневой губки. По состоянию на 2016 г. выживаемость разновозрастных потомств составляет 35 %.

Роль гетерогенности насаждений в распространении корневой губки проявляется в насаждениях сосны различных видов. Иницирующим фактором обычно являются выборочные рубки (табл. 3).

Как следует из табл. 2, достоверные различия в оценке влияния выборочных рубок (*thinning*) на распространение патогена проявились в отношении осветления, прочистки и прореживания. Наибольшее влия-

ние оказывает прореживание – встречаемость патогена после 5-летнего периода возросла до 85,78 %.

Патоген *H. annosum* является доминирующим видом в чистых сосновых насаждениях Среднерусской лесостепи и в сосновых лесах Флориды [10, 11, 12, 13, 14]. Редкие и скрытые виды лесного биоценоза в чистых сосняках сосны подавляются. Актуальная задача заключается в том, чтобы радикально увеличить биоразнообразие сосновых насаждений.

Прикладной аспект исследований

В качестве основы превентивной защиты сосны от корневой губки рекомендуется формировать мозаичную структуру лесных экосистем (рис. 1).

Дуб красный (*Quercus rubra*) рекомендуется для введения в мозаичное насаждение сосны обыкновенной в качестве репродуктивного барьера для корневой губки. Данная порода является наиболее массовым в Европе североамериканским видом рода *Quercus*. Естественная регенерация насаждений дуба красного в благоприятных условиях произрастания обычно удовлетворительная.

Заключение

Особенности контроля корневой губки в сосновых лесах Среднерусской лесостепи и Флориды заключаются в синергизме инбридинга, аллельного дрейфа, резистентности сосны к патогену и эктомикоризного симбиоза. В определённом смысле мозаичная структура лесных экосистем соответствует драматическому призыву «назад к природе», поскольку активизирует естественные интеграционные механизмы, и в данном случае является основой превентивной защиты сосны от корневой губки. Мозаичные лесные экосистемы наиболее адекватны принципу устойчивого развития в условиях современной изменчивости окружающей среды.

Таблица 3

Влияние выборочных рубок (*thinning*) на распространение *H. annosum* в чистых сосновых насаждениях Среднерусской лесостепи

Виды рубок	Возраст насаждений, лет	Встречаемость <i>H. annosum</i> , %	
		до рубки	5 лет после рубки
Осветление	12	0,24	23,41*
Прочистка	18	1,62	24,86*
Прореживание	25	1,83	85,78*
Проходная рубка	60	0,44	1,12 ^{n.s.}

Примечание. *Достоверность различия 5 %. n.s. – различия недостоверны.

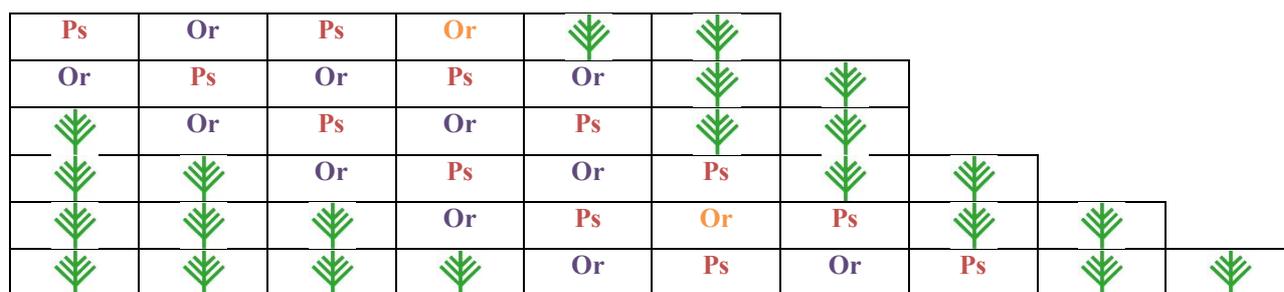


Рис. 1. Мозаичная структура сосново-дубового насаждения: Ps – сосна обыкновенная, Or – дуб красный

References

1. Alexander S. A., J.M. Skelly, and R.S. Webb. Effects of Heterobasidion annosum radial growth in southern pine beetle-infested loblolly pine. *Phytopathology*, 1981, 71, pp. 479-481.
2. Anderson, R.L., and P.A. Mistretta. Management strategies for reducing losses caused by fusiform rust, annosus root rot, and littleleaf disease. U.S. Department of Agriculture Forest Service, Cooperative State Research Service, Agriculture Handbook 1982, 597, 30 p.
3. Arefjev, Yu. F. Breeding for pest resistance in forest trees. *Forest genetics, breeding and physiology of woody plants*. Moscow, 1989, pp. 154-155.
4. Asiegbu, F. O., A. Adomas, and J. Stenlid. Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. *s.l.* *Molecular Plant Pathology* 2005, 6, pp. 395-409.
5. Barnard, E.L., S.P. Gilly, and W.N. Dixon. Incidence of *Heterobasidion annosum* and other root-infecting fungi in residual stumps and roots in thinned slash pine plantations in Florida. *Plant Disease*, 1991, 75, pp. 823-828.
6. Barnard, E. L. Annosus Root Rot of Pines in Florida. Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Gainesville. *Plant Pathology Circular No. 1999*, pp. 398.
7. Boyce, J.S., Jr. Colonization of pine stem sections by *Fomes annosus* and other fungi in two slash pine stands. *Plant Disease Reporter*, 1963, 47, pp. 320-324.
8. Kuhlman, E.G. Number of conidia necessary for stump root infection by *Fomes annosus*. *Phytopathology*, 1969, 59, pp. 1168-1169.
9. Kuhlman, E.G., C.S. Hodges, Jr., and R.C. Froelich. Minimizing losses to *Fomes annosus* in the southern United States. USDA Forest Service, Research Paper SE-151. 1976, 16 p.
10. Kuzmichev, E. P., Sokolova S.S. Common fungal diseases of Russian forests. USDA Forest Service Publications Distribution, 2001, 137 p.
11. Morris, C.L. Volume losses from *Fomes annosus* in loblolly pine in Virginia. *Journal of Forestry*, 1970, 68, pp. 283-294.
12. Powers, H.R., Jr., and A.F. Verrall. A closer look at *Fomes annosus*. *Forest Farmer*, 1962, 21(13), pp. 8-9, 16-17.
13. Ross, E.W., and C.S. Hodges, Jr. Control of *Heterobasidion annosum* colonization in mechanically sheared slash pine stumps treated with *Peniophora gigantea*. USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station. Research Paper SE-229, 1981, 3 p.
14. Slaughter, G.W., and D.M. Rizzo. Past forest management promoted root disease in Yosemite Valley. *California Agriculture* 1999, 53(3), pp. 17-24.

Сведения об авторах

Арефьев Юрий Фёдорович – профессор кафедры экологии, защиты леса и лесного охотоведения ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», доктор биологических наук, профессор, г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: arefjev@voronezh.net

Сенф Виктор Анатольевич – студент Университета Северной Флориды, США; e-mail: victorsenf@gmail.com

Information about authors

Arefev Yury Fedorovich – Professor, Department of ecology, forest protection and forest hunting management of Federal State Budget Education Institution of Higher Education «Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov», DSc in Biology, Professor, Voronezh, Russian Federation; e-mail: arefjev@voronezh.net

Senf Viktor Anatolyevich – student of the University of North Florida, USA; e-mail: victor-senf@gmail.com