

МОЗАИЧНОСТЬ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Юрий Федорович Арефьев
Дмитрий Юрьевич Капитонов

Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова

В связи с тем что лесные монокультуры интенсивно поражаются фитопатогенами и фитофагами, проведены исследования с целью обоснования ключевой роли мозаичности в развитии инбридинговой депрессии в субпопуляции модельного патогена – сумчатого гриба *Erisiphe alphitoides* (возбудителя мучнистой росы дуба) методом сравнения исследуемых параметров в открытых и экологически изолированных насаждениях на относительно малых участках. Исследования методов экологической защиты культур дуба от вредителей и болезней проводились в условиях Шипова леса Воронежской области, были начаты в 1991 г., результаты экспериментов фиксировались поэтапно в 1996, 2000, 2005, 2010 и 2015 гг. Выполненное на опытно-производственных объектах разбиение патогенных популяций модельных видов на достаточно малые субпопуляции инициировало эффект инбридинговой депрессии и способствовало снижению активности патогенов. Установлено, что поражаемость патогеном мучнистой росы дуба черешчатого в биогруппах значительно ниже (12,3%), чем опушечных деревьев (67,4%). В условиях частичной репродуктивной изоляции отмечено уменьшение ключевых параметров генеративных органов *E. alphitoides*. Так, например, частота клейстотеций снизилась в 7,3 раза, а длина и ширина конидий – соответственно на 7,9 и 4,4 μm , что свидетельствует о возникновении эффекта инбридинговой депрессии. Разделение целой популяции на относительно малые (0,25 га) изолированные группы (субпопуляции) ослабляет популяцию, поскольку повышается вероятность спаривания между особями с идентичными генами. Преимущество мозаичной структуры насаждений проявляется также в том, что смежность разнопородных биогрупп обеспечивает экологическую изоляцию, существенно затрудняющую инвазию спор патогенных организмов. Показано, что эффект инбридинговой депрессии в популяциях патогенов может быть использован в качестве превентивной защиты леса от них и будет способствовать устойчивому развитию мозаичных лесных экосистем в условиях юга Среднерусской возвышенности.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: субпопуляция, биогруппа, фитопатоген, *Erisiphe alphitoides*, фитофаг, инбридинг, изоляция.

MOSAIC STRUCTURE AS A FACTOR OF SUSTAINABLE DEVELOPMENT OF FOREST ECOSYSTEMS UNDER CONDITIONS OF THE SOUTH OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND

Yuriy F. Arefev
Dmitriy Yu. Kapitonov

Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov

Due to the fact that forest monocultures are intensively affected by phytopathogens and phytophages the authors have conducted studies in order to prove the key role of mosaic structure in the development of inbreeding depression in the subpopulation of a model pathogen – the *Erisiphe alphitoides* sac fungus (the causative agent of oak powdery mildew). The research strategy was based on comparison of investigated parameters in open and ecologically isolated plantations on relatively small land plots. Studies of environmental protection of oak cultivars from pests and diseases were carried out in the Shipov forest in Voronezh Oblast. Studies were initiated in 1991 and the results of experiments were recorded phase by phase in 1996, 2000, 2005, 2010 and 2015. Pathogenic populations of model species were divided in relatively small subpopulations in experimental production facilities, which initiated the effect of inbreeding depression and promoted a decrease in the activity of pathogens. It was found that vulnerability of pedunculate oak to the powdery mildew pathogen was significantly lower in biogroups (12.3%) than in populations of forest edge trees (67.4%). In the conditions of partial reproductive isolation a reduction of the key parameters of generative organs of *E. alphitoides* was noted. For example, the number of cleistothecia decreased by 7.3 times, and the length and width of conidia decreased by 7.9 and 4.4 μm , respectively, which is

indicative of the effect of inbreeding depression. Splitting the whole population in relatively small (0.25 ha) isolated groups (subpopulations) weakens the population, because the likelihood of mating between individual subjects with identical genes increases. The advantage of the mosaic structure of plantings is evident in the fact that the adjacency of dissimilar biogroups provides environmental isolation that significantly hinders the invasion of spores of pathogenic organisms. It was shown that the effect of inbreeding depression in the populations of pathogens could be used for preventive protection of forests against them and would contribute to sustainable development of mosaic forest ecosystems under conditions of the South of the Central Russian Upland.

KEY WORDS: subpopulation, biogroup, phytopathogen, *Erisiphe alphitoides*, phytophage, inbreeding, isolation.

Особенности природных условий юга Среднерусской возвышенности (жаркое лето с длительными засушливыми периодами, мягкие зимы с периодическими оттепелями, характерное расположение лесных массивов среди распаханных степей, широкое распространение лесных монокультур), а также высокая степень техногенных и рекреационных влияний способствуют активизации определённой группы особо вредоносных для древесных растений организмов (прежде всего корневой губки, мучнистой росы, ложного дубового трутовика и др.), что наносит значительный ущерб лесным насаждениям [5, 9].

Принимая во внимание тот факт, что лесные монокультуры интенсивно поражаются фитопатогенами и фитофагами, проведены исследования с целью обоснования ключевой роли мозаичности в устойчивом развитии лесных экосистем в условиях юга Среднерусской возвышенности [6].

Под мозаичностью понимается комплекс относительно малых экологически изолированных участков древесных растений. Мозаичность неблагоприятна для развития и распространения популяций патогенных организмов, вызывает их инбридинговую депрессию в экологически ограниченных участках насаждений [1, 2].

В качестве модельных объектов был выбран сумчатый гриб *Erisiphe alphitoides* – возбудитель мучнистой росы дуба, широко распространённый в насаждениях, вредоносность которого экономически значима.

Методология исследований основана на сравнительной оценке санитарно-патологического состояния насаждений и популяционной структуры патогена в условиях мозаичных и открытых насаждений.

В задачи исследований входили оценка естественной регенерации дуба черешчатого и патологического состояния самосева и подроста дуба, а также анализ структуры субпопуляций патогена (*E. alphitoides*) в контрастных по исследуемому фактору (мозаичности) условиях.

Многолетние исследования проводились в Шиповом лесу (Красное участковое лесничество Воронцовского мехлесхоза) Воронежской области. Работы по анализу структуры субпопуляций *E. alphitoides* были начаты в 1991 г., результаты экспериментов фиксировались поэтапно в следующие годы: 1996, 2000, 2005, 2010, 2015.

Модельный объект – возбудитель мучнистой росы дуба *Erisiphe alphitoides* Griffon & Maubl. является инвазионным в исследуемом регионе, широко распространённым и экономически значимым; вызывает физиологическое ослабление и преждевременное отмирание насаждений.

Патологическое состояние (состояние здоровья) самосева и подроста определялось по стандартной 6-балльной шкале с разделением баллов по трём категориям: патологическое состояние хорошее – 1 балл, удовлетворительное – 2 и 3 балла, неудовлетворительное – 4, 5 и 6 баллов (табл. 1).

Таблица 1. Шкала оценки патологического состояния самосева и подроста дуба черешчатого

Баллы состояния	1	2	3	4	5	6
Состояние	Хорошее	Удовлетворительное		Неудовлетворительное		

Успешность естественной семенной регенерации насаждений оценивалась по среднему числу подроста высотой более 1 м на 1 м² с разделением по четырём категориям: единичный (< 1), редкий (1 – 2), средний (2 – 3), обильный (> 3).

Естественная регенерация насаждений оценивалась по состоянию семенного подроста растений в возрасте старше трёх лет с разделением по 5-балльной шкале обилия растений (табл. 2).

Таблица 2. Шкала оценки обилия подроста дуба черешчатого

Баллы обилия	4	3	2	1	0
Число особей на 1 м ²	> 5	3 – 5	2 – 3	< 2	Нет
Характеристика подроста	Обильный	Средний	Редкий	Единичный	Нет

Лабораторные исследования морфологических особенностей патогенных грибов проводились по стандартным методикам [10, 11].

Размер учётных площадок 4 × 4 м (16 м²). Число учётных площадок – в пределах 36-52.

Статистический анализ проводился с оценкой критерия χ^2 .

Результаты и их обсуждение

В результате исследований установлено, что мозаичная структура насаждений подавляет популяционную активность патогенных грибов, что улучшает патологическое состояние и естественную регенерацию насаждений (табл. 3-5).

Таблица 3. Сравнительное обилие подроста дуба черешчатого в групповых и в популяционных насаждениях

Характер насаждений	Обилие подроста дуба (число особей на 1 м²)
Групповые экологически изолированные культуры дуба	3,4
Популяционные насаждения дуба	0,3

Как следует из таблицы 3, обилие подроста дуба в условиях групповых насаждениях значительно выше, чем в популяционных смешанных разновозрастных насаждениях с преобладанием дуба черешчатого. Поскольку исследуемые насаждения находились в идентичных условиях произрастания – в снытьево-осоковой дубраве (Д₂), основная причина преимущества группового размещения деревьев дуба заключалась в том, что доля межплощадочного пространства составляла ≈ 65%.

Основная причина высокого уровня биоразнообразия – экотонный характер групповых насаждений. Экотоны, как реальные дискретные флористические структуры, повышают биологическое разнообразие, формируют специфические биоценозы на эколого-генетической основе. В экотонах значительно изменяются популяционные характеристики биологических видов, их жизнеспособность, в частности, благодаря более активному микоризообразованию. Сравнительная поражаемость мучнистой росой опушечных деревьев дуба и в группах представлена в таблице 4.

Таблица 4. Сравнительная поражаемость мучнистой росой опушечных деревьев дуба и деревьев дуба в экологически изолированных био группах

Условия произрастания деревьев дуба черешчатого	Развитие мучнистой росы, %
Юго-восточная опушка насаждения	67,4
Изолированная био группа	12,3

Как видно из данных таблицы 4, поражаемость патогеном мучнистой росы дуба черешчатого в биогруппах значительно ниже (12,3%), чем опушечных деревьев (67,4%). Это объясняется тем, что в биогруппах развитие мучнистой росы значительно ниже, чем на опушечных деревьях. Эффект группы объясняется единым внутренне взаимосвязанным взаимодействием иерархически организованной биосистемы, в которой реализуются как внутривидовая конкуренция (между особями дуба), так и межвидовая конкуренция (между дубом и травянистой и кустарниковой растительностью).

В биогруппах развиваются процессы дифференциации деревьев не только по уровню жизнеспособности, но и по высоте, и диаметру. При этом в биогруппах различными факторами поражаются в основном периферийные деревья, выполняющие роль физического защитного барьера.

В экологически изолированных биогруппах повышается режим репродуктивной изоляции, снижающий распространение мицелия патогена. Возникает эффект инбридинговой депрессии, что выражается фенотипически в ключевых популяционных параметрах патогена (табл. 5).

Таблица 5. Изменение популяционных параметров генеративных органов *E. Alphitoides* в условиях популяционных насаждений и биогрупп

Наименование	Популяционные параметры генеративных органов			
	Частота клейстотеций, п/см ²	Диаметр клейстотеций, μm	Длина конидий, μm	Ширина конидий, μm
Популяционные насаждения	64,3 ± 3,2	99,5 ± 5,3	32,7 ± 2,9	18,1 ± 0,9
Изолированные биогруппы	8,7 ± 0,6	74,4 ± 3,1	24,8 ± 1,6	13,7 ± 0,8
Снижение значений популяционных параметров, %	86,5	25,2	24,1	24,3

Как следует из таблицы 5, средние значения ключевых параметров генеративных органов *E. alphitoides* в условиях частичной репродуктивной изоляции значительно меньше (на 24,1-25,2%), чем в условиях свободной инокуляции хозяйственных растений в популяционных насаждениях. При этом частота клейстотеций в биогруппах снижается на 86,5% по сравнению с популяционными насаждениями.

Исследование биогрупп на наличие патогена показало почти полное отсутствие мучнистой росы. При оценке параметра «Развитие болезни», который имеет практическое значение, установлено, что в биогруппах он на 92,4% ниже, чем в популяционных насаждениях.

Ослабленность субпопуляций патогена в условиях репродуктивной изоляции на относительно малых площадях проявляется в снижении параметров морфологических особенностей репродуктивных органов (клейстотеций и конидиоспор) *E. alphitoides*. Разделение целой популяции на изолированные группы (субпопуляции) ослабляет популяцию, поскольку повышается вероятность спаривания между особями с идентичными генами в результате инбридинга.

Инбридинг, понимаемый как эффект близкородственного размножения организмов, обычен в естественных лесах и является одним из факторов биотической интеграции в лесных экосистемах. Сущность инбридинга состоит в повышении гомозиготности популяций. Гомозиготность популяций снижает генетическое разнообразие, а следовательно, и приспособленность популяций. Этот феномен использован в данном случае для подавления популяций патогена *E. alphitoides* (табл. 5) и патогена *H. annosum* (табл. 6)

посредством искусственного разбиения популяций патогенов на достаточно малые субпопуляции (феномен инбридинга в популяции патогена *H. annosum* также изучался в Учебно-опытном лесхозе Воронежского лесотехнического университета).

Таблица 6. Развитие пёстрой корневой гнили сосны обыкновенной в монокультурах и в мозаичных насаждениях

Год создания насаждений	Развитие гнили в культурах сосны, %	
	Монокультуры	Мозаичные культуры
1936	84	1,2
1989	21	0

Примечание: приведены данные лесопатологической инвентаризации 2014 г.

Развитие пёстрой корневой гнили сосны, вызываемой корневой губкой (*H. annosum*), в настоящее время заметно замедлилось в сосновых насаждениях Среднерусской возвышенности. Этому способствуют превентивные лесохозяйственные мероприятия, в частности формирование смешанных насаждений. Однако кардинальное решение проблемы корневой губки произойдёт с широким внедрением в практику лесного хозяйства мозаичных насаждений. В частности, об этом свидетельствует опыт создания в 1936 году в очаге корневой губки в Конь-Колодезском лесничестве сосновых насаждений, устойчивых к грибной инфекции [3].

Мозаичные лесные культуры (расположенные в шахматном порядке смешанные площадки сосново-дубово-берёзовых культур) были созданы на бывших пашневых землях в условиях С₂. Площадь каждой элементарной площадки мозаичной клетки составляет 0,2 га. К клеткам сосны непосредственно примыкали клетки дуба. Сосновые насаждения имели бонитет I, берёзовые – бонитет I, дубовые – бонитет III. Берёзовые и дубовые насаждения изолировали сосновые насаждения от инфекции очагов корневой губки.

Монокультуры сосны на период обследования представляли собой очаг корневой губки, состоящий из многочисленных очагов инфекции, находящихся в различных стадиях развития. На этом фоне грибная инфекция почти не затронула мозаичные насаждения сосны 1936 года [4, 7, 8].

Таким образом, многолетний опыт, а также результаты более поздних исследований на опытно-производственном объекте (табл. 6) свидетельствуют в пользу мозаичных насаждений.

Выводы

Основные преимущества мозаичной структуры лесных экосистем заключаются в том, что:

- разбиение популяций патогенов на достаточно малые субпопуляции инициирует эффект инбридинговой депрессии патогенных популяций;
- смежность разнопородных участков насаждений обеспечивает экологическую изоляцию, которая существенно затрудняет или препятствует инвазии патогенных организмов извне;
- репродуктивная изоляция относительно малых участков насаждений стимулирует аллельный дрейф, что ещё больше ослабляет патогены в субпопуляциях.

На основании вышеизложенного авторы рекомендуют при проведении лесохозяйственных работ создавать мозаичные лесные насаждения, наиболее полно соответствующие процессам естественного роста и формирования, а также активизирующие природные эффективные механизмы превентивной лесозащиты.

Библиографический список

1. Арефьев Ю.Ф. Биотическая интеграция в лесных экосистемах: проблемы, решения, перспективы : монография / Ю.Ф. Арефьев, В.В. Реуцкая. – Воронеж : Воронеж. гос. тех. университет, 2008. – 119 с.
2. Арефьев Ю. Ф. Инбридинг как фактор регуляции патогенеза в лесных экосистемах // Электронное периодическое издание ЮФУ «Живые и биокосные системы». – 2015. – No 14; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-14/article-8>.
3. Артюховский А.К. К вопросу создания в очагах корневой губки сосновых насаждений, устойчивых к грибной инфекции / А.К. Артюховский, В.Н. Скрыпников, Ю.Ф. Арефьев // Сосновые леса России в системе многоцелевого лесопользования : сб. статей. – Воронеж : ВЛТИ, 1993. – С. 76-78.
4. Гарнага В.В. Экологические аспекты лесовозобновления в очагах корневой губки в Воронежском биосферном государственном заповеднике / В.В. Гарнага, С.Б. Билык // Интеграция науки и высшего лесотехнического образования по управлению качеством леса и лесной продукции : матер. Международной науч.-практ. конф. Воронеж, 25-27 сентября 2001 г. – Воронеж : ВГЛТА, 2001. – С. 95-98.
5. Деградационные процессы в порослевых дубравах Центрального Черноземья / Н.А. Харченко [и др.] // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России : сб. научных статей, посвящённых 70-летию Хопёрского заповедника (пос. Варварино, Воронежская область, 20-23 сентября 2005 г.). – Воронеж : Изд-во ВГУ, 2005. – С. 276-279.
6. Ибрагимов Э.И. Эколого-генетическая стратегия защиты леса и городских насаждений от патогенных организмов / Э.И. Ибрагимов, Ю.Ф. Арефьев // Лесотехнический журнал. – 2012. – № 4 (8). – С. 159-163.
7. Харченко Н.А. К вопросу о природе и экологических закономерностях образования очагов корневой губки / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : сб. матер. VIII Международной конференции, Ульяновск, 15-19 октября 2012 г. – Ульяновск : Ульяновский гос. университет, 2012. – С. 293-295.
8. Харченко Н.А. Корневая губка и ее связь со структурой и развитием корневых систем сосны обыкновенной в условиях Центрального Черноземья : монография / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко, И.В. Кузнецов. – Воронеж : ВГЛТА, 2010. – 126 с.
9. Царалунга В.В. Санитарные рубки в дубравах: обоснование и оптимизация: монография / В.В. Царалунга. – Москва : МГУЛ, 2003. – 240 с.
10. Kölling Cn. Waldumbau unter den Vorzeichen des Klimaänderung / Cn. Kölling // AFZ Der Wald. – 2006. – № 20. – S. 1086-1089.
11. Methods in plant pathology : monograph / Z. Kiraly, Z. Klement, F. Solymosy, J. Vörös. – Budapest : Academiai Kiado, 1974. – 309 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ
Принадлежность к организации

Юрий Федорович Арефьев – доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, защиты леса и лесного охотоведения, ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», Российская Федерация, г. Воронеж, тел. 8 (473)253-71-19, E-mail: arefjev@vonezh.net.

Дмитрий Юрьевич Капитонов – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры экологии, защиты леса и лесного охотоведения, ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», Российская Федерация, г. Воронеж, тел. 8 (473)253-71-19, E-mail: dmkapitov@yandex.ru.

Дата поступления в редакцию 03.12.2016

Дата принятия к печати 15.12.2016

AUTHOR CREDENTIALS
Affiliations

Yuriy F. Arefev – Doctor of Biological Sciences, Professor, the Dept. of Ecology, Forest Protection and Forest Hunting Management, Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Russian Federation, Voronezh, tel. 8 (473)253-71-19, E-mail: arefjev@vonezh.net.

Dmitriy Yu. Kapitonov – Candidate of Agricultural Sciences, Docent, the Dept. of Ecology, Forest Protection and Forest Hunting Management, Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Russian Federation, Voronezh, tel. 8 (473)253-71-19, E-mail: dmkapitov@yandex.ru.

Date of receipt 03.12.2016

Date of admittance 15.12.2016