

Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока

И. Н. ПАВЛОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 28
E-mail: forester24@mail.ru

Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

Статья поступила 13.02.2014

Принята к печати 21.01.2015

АННОТАЦИЯ

На основе результатов многолетних исследований выявлены причины и механизмы массового усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока (*Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) в последние два десятилетия. Установлено, что гибель вызвана патогенным действием возбудителей корневых гнилей (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat., *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.) на фоне снижения биологической устойчивости хвойных деревьев. Наиболее опасным, поражающим большое количество видов древесных растений в различных лесорастительных условиях, следует считать *Armillaria borealis* Marx. & Korf. Триггерным механизмом усыхания является сочетание неблагоприятных для деревьев климатических аномалий в сочетании с определенными эдафическими условиями и (или) комплекс благоприятных факторов для патогенных организмов.

Ключевые слова: корневые патогены, эдафические аномалии, изменение климата.

За последние два десятилетия на территории России площадь насаждений, погибших от болезней леса, по сравнению с предыдущим периодом заметно увеличилась [Состояние..., 2013]. Значительная деградация пихтово-еловых лесов отмечена на российском Дальнем Востоке [Манько, 1998; Власенко, 2005], еловых древостоев – в лесах Восточной Европы и Финляндии [Федоров, 2000; Piri, Korhonen, 2001], пихтовых древостоев с примесью кедра, ели – в районе оз. Бай-

кал [Мозолевская и др., 2003], горных пихтовых лесов – в Кемеровской обл. [Алексеев, Шабунин, 2000], кедровых лесов – в Хакасии [Павлов и др., 2012]. Интенсивное отмирание деревьев в сосновых лесах наблюдается в горных районах Швейцарии. В США (штаты Вашингтон и Орегон) 8 % коммерческих лесов повреждены со снижением запаса древесины на 40–70 % [Goheen, Hansen, 1993].

Неблагоприятное изменение климата, интенсификация антропогенного воздействия,

межрегиональное перемещение болезней и вредителей являются основными причинами современной депрессии лесов [Vertui, Tagliaferro, 1998; Федоров, 2000; Стороженко, 2001; Hogg et al., 2002; Hopper, Sivasithamparan, 2005; Woodward, 2006].

При этом, с нашей точки зрения, роль болезней является чрезвычайно значимой и в лесах, причиной гибели которых указаны стволовые вредители (короеды, усачи, лубоеды, уссурийский полиграф) (площадь насаждений с наличием усыхания в РФ в 2013 г. более 400 тыс. га) [Состояние лесов..., 2013]. Среди болезней леса роль возбудителей корневых гнилей может быть определяющей. Часто влияние корневых патогенов как причину усыхания недооценивают. Так, даже при наличии явных описанных симптомов поражения *Armillaria mellea* s.l. [Манько, 1998; Nagel, Diaci, 2006], роль армилляриоза в этиологии патологического процесса игнорируется. Причиной значительного занижения вредоносности возбудителей корневых гнилей является сложность их идентификации (часто отсутствие плодовых тел, обязательное сопряженное поражение другими болезнями и вредителями).

Отсутствие единой точки зрения на причины, определяющие интенсификацию усыхания древесных растений даже для одного района исследований, делает невозможной разработку системы эффективного предотвращения его дальнейшего развития. В то же время симптомы массовой гибели лесов в разных районах и даже на разных континентах имеют много общих черт. Это позволяет говорить об общих закономерностях образования и развития очагов. Систематизация множества разрозненных фактов и установление общих закономерностей глобального усыхания бореальных лесов является важнейшей задачей на данном этапе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для понимания процессов усыхания нами использованы многолетние (1996–2014 гг.) данные наблюдений на постоянных пробных площадях, результаты маршрутных обследований с закладкой временных пробных площадей на ключевых участках. Исследования

охватывают южную тайгу и лесостепь Сибири, лиственничное редколесье полуострова Таймыр, горно-таежные леса Западного и Восточного Саян, Кузнецкого Алатау, а также Сихотэ-Алинь (рис. 1).

При закладке постоянных пробных площадей и их обследовании использовались общепринятые в лесоведении, дендрохронологии, лесной таксации, почвоведении методические подходы и положения [Уткин, 1975; Кузьмичев, 1977; Афанасьева и др., 1979; Емшанов, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000]. Наряду с описанием почвенных разрезов для изучения глубины корнеобитаемого слоя, изготовлен металлический щуп с измерительной шкалой.

Чистые культуры грибов получены как из спор, так и из древесины корней быстро погибших деревьев (при отсутствии плодовых тел) [Билай, 1982; Руководство..., 1995]. Идентификация видов проведена *in vitro* методом скрещивания мицелия с гомокариотическими тестерами идентифицированных видов (метод, основанный на сексуальной несовместимости различных видов) [Guillaumin et al., 1991].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Очаговый характер поражения, развитие мицелия, характерные признаки деструкции ксилемы корней, основания ствола, истечение смолы позволили сделать предположение о воздействии корневых патогенов. Для *A. mellea* s.l. являлось характерным образование веера мицелия под корой не только сильно ослабленных и усыхающих деревьев, но и нередко на ослабленных или даже на деревьях без признаков ослабления (*Abies sibirica*).

По результатам скрещивания моноспоровых культур из плодовых тел опенка из очагов куртинного усыхания с тестерами европейских и китайских видов, проведенного при активном содействии и помощи К. Корхонена (Finnish Forest Research Institute), на территории Сибири выявлено два вида грибов, входящих в комплекс *A. mellea* s.l.: *A. borealis* Marxm. & Korh. обладает ярко выраженными патогенными свойствами и встречается во всех обследованных усыхающих древостоях;

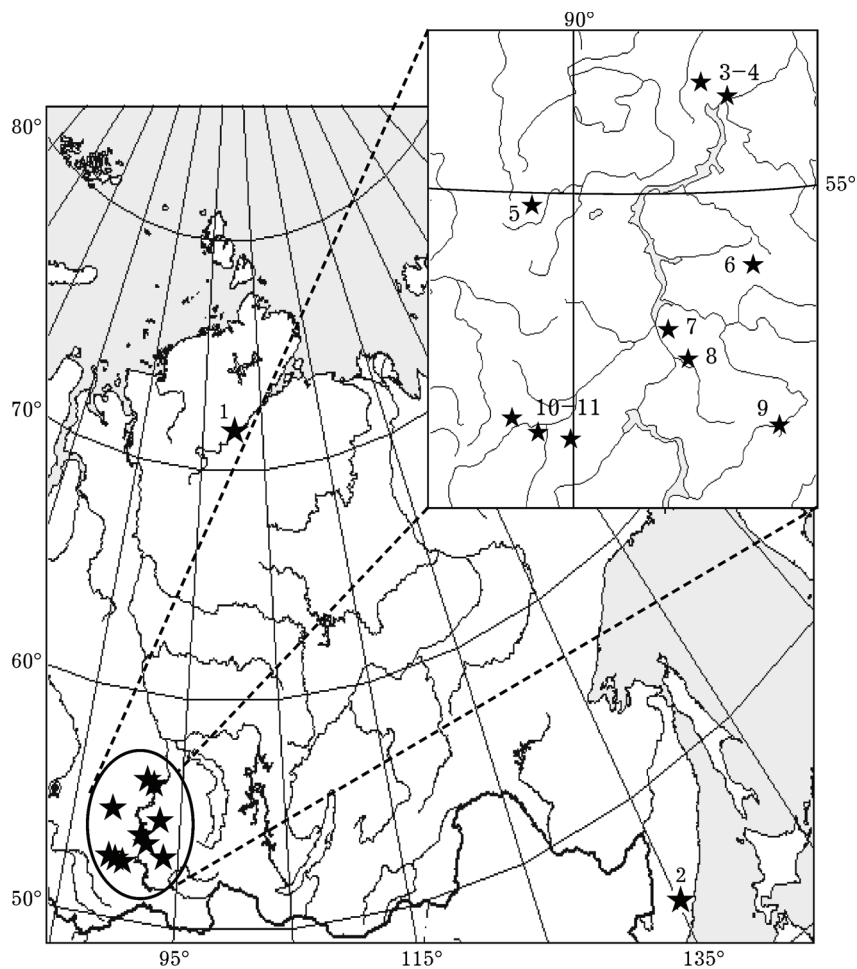


Рис. 1. Расположение объектов исследования

A. cepistihes Velen. обнаружен только на старом сухостое. С применением указанного метода на территории Сибири выделено два вида корневой губки – *H. annosum* (Fr.) Bref. s. str. и *H. parviorum* Niemelä & Korhonen.

Площадь очагов патологического отпада изменяется от 0,1 до 30 га. Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Возраст погибших деревьев – 50–260 лет. В большей степени усыханию подвержены *Pinus sibirica* (рис. 2), *Abies sibirica* и *Abies nephrolepis*. В отличие от *Heterobasidion annosum* s.l., усыхание хвойных деревьев в результате воздействия *A. mellea* s.l. происходит часто очень быстро без какого-либо предварительного заметного ослабления. В период с максимальным отпадом отмечена множественная гибель сосны обыкновенной после образования текущего прироста с несформировавшейся хвоей. Возобновление хвойными породами в очагах – удовлетворительное. Однако иног-

да, например, в случае быстрого разрушения высокополнотного кедрового древостоя, подрост отсутствует, и далее начинающиеся процессы задержания почвы препятствуют



Рис. 2. Массовое усыхание *Pinus sibirica* (Кузнецкое Алатау, р. Черный Июс)

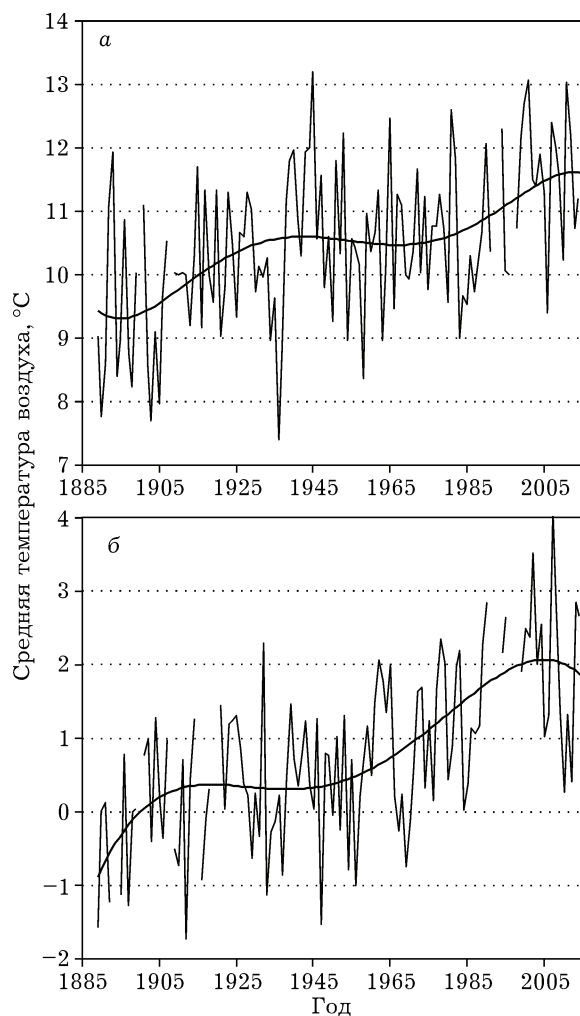


Рис. 3. Динамика средней температуры воздуха за период апрель – июнь (а); за год (б) (Минусинск)

появлению последующего возобновления. Не следует также исключать влияние корневых патогенов и на гибель подроста.

Для всей исследуемой территории, где отмечено массовое усыхание лесов, характерен рост температуры приземного слоя воздуха. Так, по данным Средне-Сибирского межрегионального территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды для Минусинских ленточных боров тренд увеличения температуры приземного слоя воздуха за три последних десятилетия составил: по среднегодовой – +1,5 °С; по зимней – +2,8 °С; по температуре мая – +1,6 °С (рис. 3). За тот же период продолжительность теплого периода с температурой более 10 °С увеличилась на шесть дней. Более теплая зима (с 1915 по 2007 г.

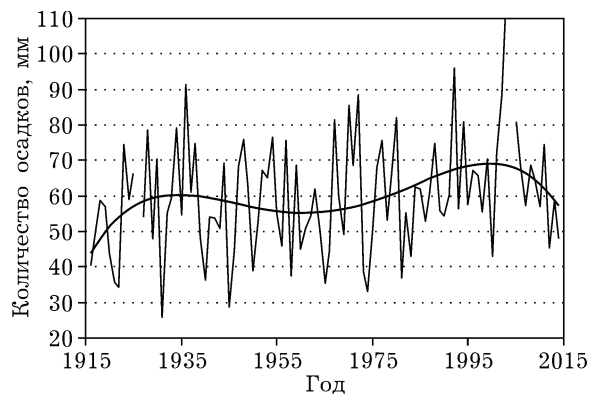


Рис. 4. Динамика количества осадков за период июнь – август (Минусинск)

изменение составило 6 °С) создает лучшие условия для зимовки вредителей и болезней. В то же время средняя температура мая выросла на 2,7 °С и составила +12,5 °С, что обеспечивает более ранний и активный рост мицелия корневых патогенов. Рост температуры почвы на глубине 0,2 и 0,4 м происходит более интенсивно (в сравнении с увеличением температуры приземного слоя воздуха). С одновременным увеличением количества осадков формируются более благоприятные условия для корневых патогенов (рис. 4).

Фактором, также способствующим развитию раневых гнилей, является изменение ветрового режима. Так, с 1936 по 2007 г. в Минусинских ленточных борах тренд увеличения максимальной скорости ветра при порыве составил 10 м/с (рис. 5). В результате – регулярно происходящие ветровалы. При их обследовании установлено, что все ветровальные деревья в большей или меньшей степени имели гниль, вызываемую *H. apnosum* s. str.

На северных широтах изучаемой территории рост температуры более выраженный (рис. 6). При этом уменьшение количества осадков в период наиболее активной вегетации (июнь – август) ведет к дефициту влажности для *Larix gmelinii* (корневая система располагается преимущественно в верхних быстро пересыхающих горизонтах почвы) (рис. 7). Снижается устойчивость к возбудителям корневых гнилей (*Porodaedalea niemelaei* M. Fischer). Для дереворазрушающих грибов влажность почвы после зараже-

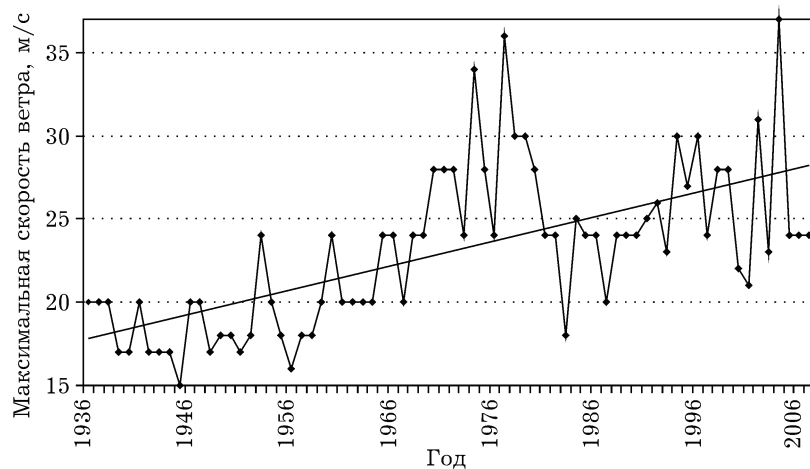


Рис. 5. Изменение максимальной скорости ветра при порыве за период 1936–2007 гг. (Минусинские ленточные боры)

ния дерева-хозяина не является лимитирующим фактором. В период с 2000 по 2003 г. происходит резкое снижение количества осадков при одновременном росте температуры воздуха. В то же время рост средней температуры воздуха в мае – июне обеспечивает более раннюю и высокую активность *P. nemataei*. Увеличение количества зимних осадков в ноябре – феврале обеспечивает оптимизацию условий для прохождения патогеном неблагоприятного холодного периода.

В качестве примера влияния погодных аномалий рассмотрим древостой сосны обыкновенной естественного происхождения (V класс возраста), произрастающий на старопахотных

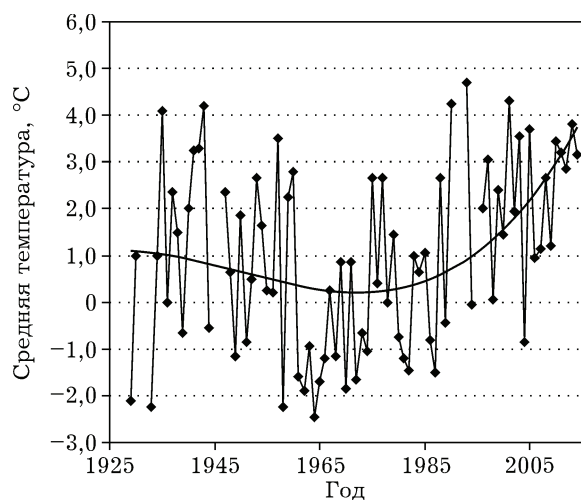


Рис. 6. Динамика средней температуры воздуха за период май – июнь (Хатанга)

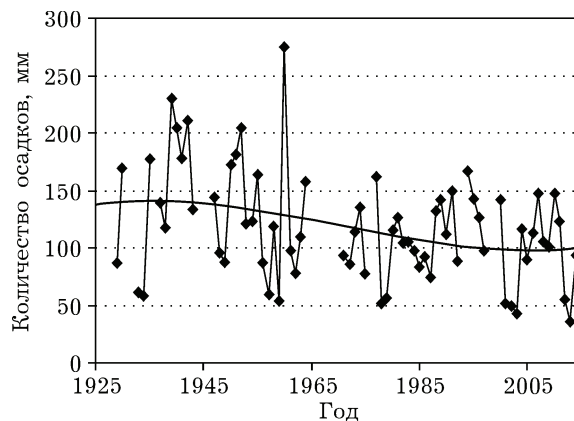


Рис. 7. Динамика количества осадков за период июнь – август (Хатанга)

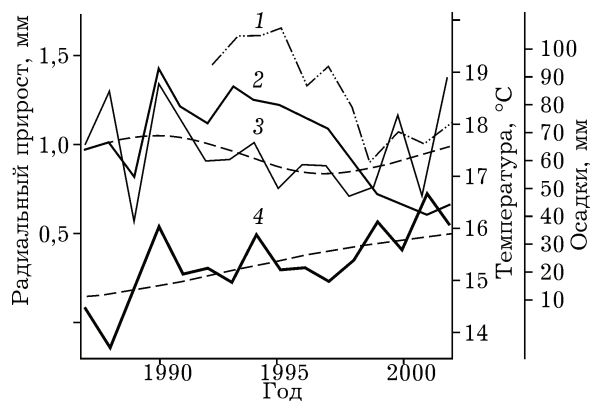


Рис. 8. Влияние снижения количества осадков и роста приземной температуры воздуха на радиальный прирост усохших в 2002 г. деревьев сосны (1 – радиальный прирост, контроль; 2 – радиальный прирост, очаг, сухостой, I–III класс Крафта; 3 – осадки, май – август; 4 – средняя температура, май – август)

землях (Восточно-Саянская лесорастительная провинция, подтаежные сосновые леса), подверженный распаду в результате воздействия *H. annosum* s. str. На рис. 8 совмещенно показана динамика радиального прироста погибших деревьев в наиболее крупных очагах и изменение температуры приземного слоя воздуха, а также осадков в течение мая – августа. Южный склон с небольшой водосборной площадью, высокая полнота древостоя формируют высокую потребность во влаге в период активного роста. В течение 1991–1999 гг. наблюдается устойчивое снижение прироста в ответ на уменьшение осадков. Рост температуры в условиях сухого периода создает еще больший дефицит влаги.

Основная часть деревьев в очагах усохла в 2002 г. после 9-летнего периода устойчивого снижения прироста. Синхронное снижение прироста, но несколько меньшей продолжительности, также отмечено и в контроле (за пределами очагов усыхания). Однако с увеличением количества осадков контрольные деревья восстановили прирост. Возможно, неблагоприятные периоды погоды (1989, 1992, 1995–1999 гг.) привели к нарушению физиологических процессов у сосны и способствовали нарушению механизмов, обеспечивающих защиту деревьев от поражения корневой губкой.

Для поиска математических закономерностей влияния климата на рост сосны обыкновенной предварительно проведено индексирование прироста. Как и следовало ожидать, в данных условиях сухого биотопа южного склона лимитирующим фактором является увлажнение, особенно в июне, в период активного роста деревьев и исчерпания почвенного запаса влаги. В очагах усыхания влияние выпадающих осадков в период активного роста (июнь) выше ($r = 0,70$; $p < 0,01$) (рис. 9, а), чем в прилегающем неповрежденном древостое ($r = 0,43$; $p < 0,05$) (см. рис. 9, б). Уменьшение количества осадков в течение ряда лет при одновременном росте температуры приземного слоя воздуха явилось причиной снижения устойчивости сосняков к корневой губке и гибели [Павлов и др., 2010]. Для примыкающего разновозрастного сосняка характерно отсутствие достовер-

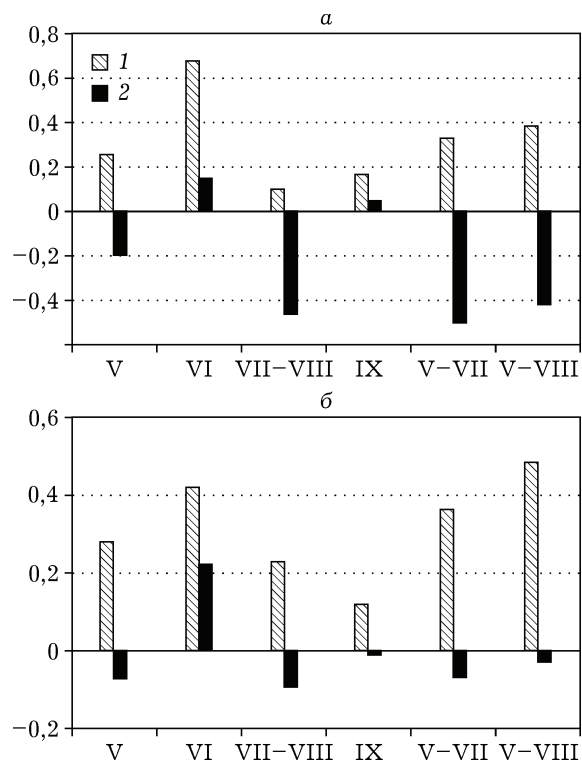


Рис. 9. Влияние количества осадков на радиальный прирост сосны обыкновенной (а – очаг, сухой, I–III класс Крафта; б – контроль, сырорастущий древостой, I–III класс Крафта)

ного влияния июньских осадков текущего года. Температура приземного слоя воздуха, судя по значениям коэффициентов корреляции, не является в рассматриваемых условиях лимитирующим фактором роста и не оказывает значительного влияния на радиальный прирост.

Районы массового усыхания кедровых лесов (*P. sibirica*) приурочены к территориям, испытывающим определенный дефицит осадков (Восточный Саян; часть северного макросклона Западного Саяна, включающая бассейны рек Карасибо и Оны, под влиянием барьерной роли Абаканского хребта и сухой Минусинской котловины; восточный макросклон Кузнецкого Алатау). В то же время для территорий, выбранных в качестве контроля (незначительный патологический отпад), например, Анзасское участковое лесничество, отличительной особенностью является большее количество осадков, типичное для северных предгорий Западного Саяна.

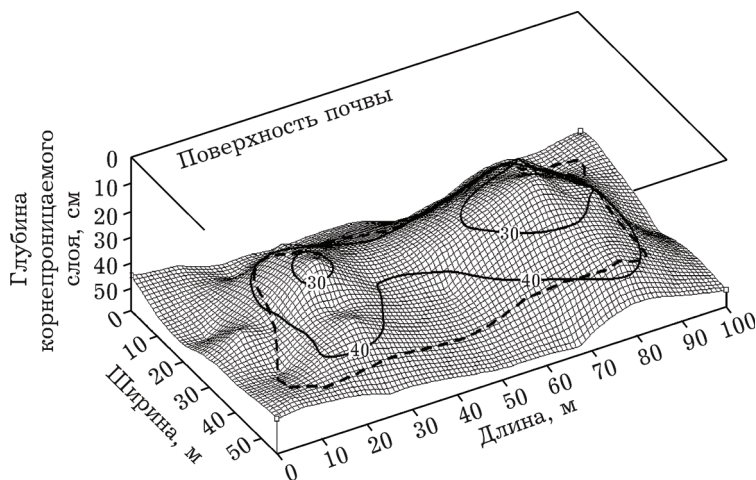


Рис. 10. Выход материнской твердой горной породы, ведущий к снижению глубины корнеобитаемого слоя почвы (Восточный Саян, Алтай-Саянская горная лесорастительная область, Северная Алтайско-Саянская лесорастительная провинция)

Это служит одной из основных причин устойчивости *P. sibirica*, в том числе и к корневым патогенам. Подтверждением этого также является отсутствие значительного куртинного усыхания среди старовозрастных насаждений кедра в предгорьях хребтов Ергани и Араданский. Их расположение на пути переноса воздушных масс определяет обилие осадков в наветренной части макросклона (1000–1500 мм, половина годовой суммы осадков выпадает в течение трех летних месяцев) и резкое снижение их количества на заветренной стороне.

Важной особенностью массового усыхания является то, что процессы интенсивного изреживания носят ярко выраженные пространственные закономерности. Каждый очаг обычно начинается с инфицирования одного, реже нескольких деревьев, от которых корневые патогены распространяются более или менее равномерно во все стороны, вызывая поражение здоровых деревьев и последующее их отмирание. Крайняя неравномерность размещения очагов усыхания в изученных древостоях позволила сделать предположение о наличии локальных факторов, определяющих снижение устойчивости хвойных древостоев к опенку.

В целом для всех изученных биогеоценозов, пораженных *A. mellea* s.l. и *H. annosum* s.l., характерна сопряженность центров очагов усыхания (точек возникновения патологического отпада) с эдафическими аномали-

ями. Общей закономерностью является формирование условий, благоприятных для корневых патогенов и одновременно снижающих биологическую устойчивость древесных растений. В зависимости от районов и категории площадей выделены несколько видов эдафических аномалий. Так, на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования в сосновых древостоях очаги (*H. annosum* s. str.), как правило, приурочены к менее плодородным условиям на более легких почвах с частично смытым гумусовым горизонтом и нарушенной структурой, в том числе с наличием плотной плужной подошвы, трудно проницаемой корнями древесных растений. В данных условиях у древесных растений возрастает чувствительность к климатическим аномалиям (см. рис. 8), ведущая к снижению устойчивости к биотическому воздействию и гибели.

Для хвойных лесов Восточного и Западного Саян, Кузнецкого Алатау, Сихотэ-Алиня типично образование очагов куртинного усыхания (при преобладающем воздействии *A. mellea* s.l., *H. annosum* s.l.) на маломощных почвах (корнеобитаемый слой 20–40 см), подстилаемых твердыми горными породами (рис. 10), ведущими к ограничению роста корневых систем хвойных древесных растений, наличие в почвенном профиле крупных камней, повышенная влажность, большее содержание физической глины (рис. 11, 12) [Павлов и др., 2009; 2012].

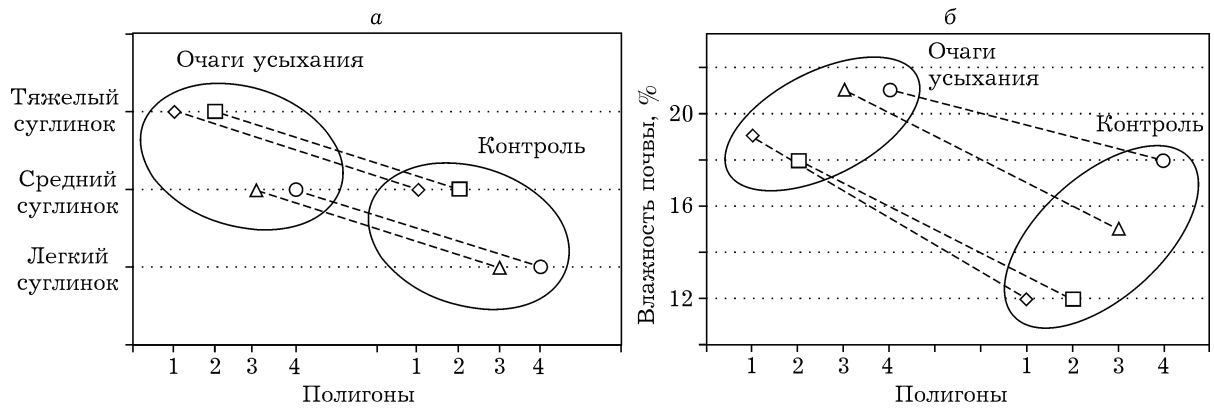


Рис. 11. Влияние гранулометрического состава (а) и влажности (б) почвы (иллювиальный горизонт) на вероятность образования очагов куртинного усыхания (Восточный Саян, подтайга)

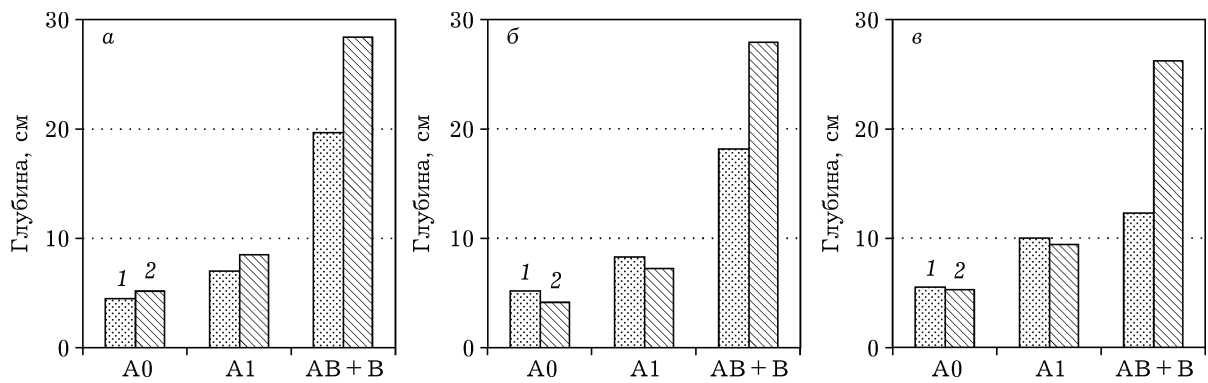


Рис. 12. Характеристика корнепроницаемого слоя почвы (дерново-литогенные) в очагах куртинного усыхания (Восточный Саян, подтайга): а – сосновый древостой; б – сосново-сибирский древостой; в – елово-сосново-березовый древостой (1 – очаги усыхания; 2 – контроль)

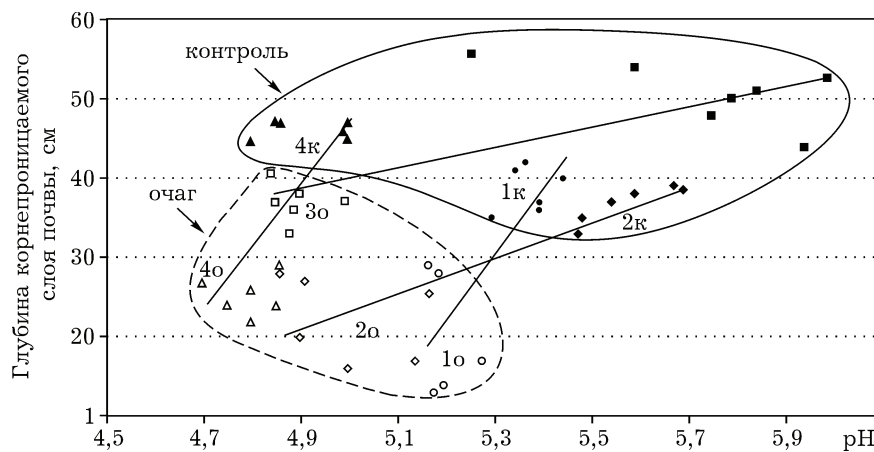


Рис. 13. Зависимость между глубиной корнепроницаемого слоя и рН водной вытяжки почвы для иллювиального горизонта (Восточный Саян, подтайга)

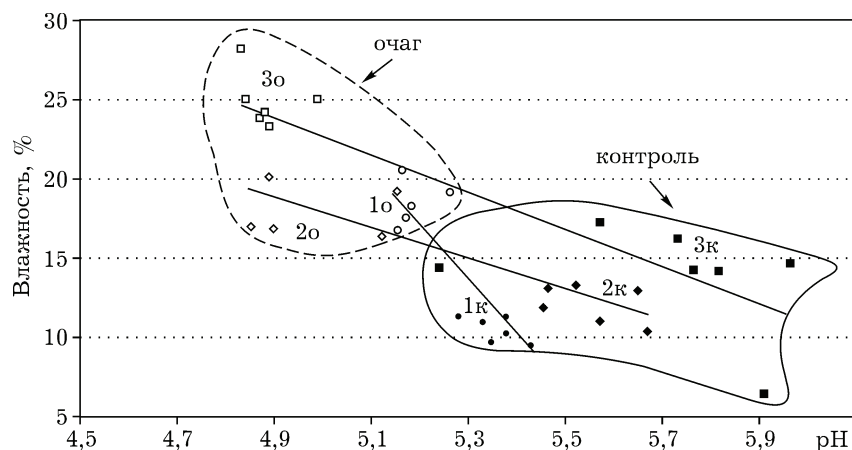


Рис. 14. Зависимость между влажностью почвы и рН водной вытяжки для иллювиального горизонта (Восточный Саян, подтайга)

Наряду с выявленной приуроченностью очагов усыхания к маломощным почвам (с малой глубиной корнепроницаемого слоя) также получены новые оригинальные данные, характеризующие связь процессов куртинного усыхания с рН и влажностью почвы. На рис. 12–14 показана взаимная связь изученных эдафических показателей для иллювиального горизонта в хвойных древостоях подтайги (Восточный Саян). Особый интерес представляет установленная приуроченность очагов к более кислым почвам. В литературе имеются очень ограниченные сведения о влиянии рН на рост корневых патогенов и связи с образованием очагов усыхания. Ранее обнаружена приуроченность наиболее вирулентного вида *A. ostoyae* к более кислым почвам (рН 4,82) [Oliva et al., 2009]. Лучший рост изолятов *A. ostoyae* установлен при рН 4 [Browning, Edmonds, 1993]. Существует предположение, что высокая патогенность и

агрессивность на кислых почвах вызвана влиянием рН на питательный режим грибов [Redfern, 1978; Singh, 1983; Garraway, Evans, 1984]. С нашей точки зрения, данную закономерность можно использовать при разработке мер борьбы с патогенным воздействием опенка на хвойные древостои. Изменить кислотность почвы значительно проще, чем увеличить глубину корнепроницаемого слоя или гранулометрический состав. В условиях все возрастающего техногенного воздействия следует учитывать возможное возрастание агрессивности и вирулентности опенка при анализе воздействия кислотных дождей и установленной тенденции увеличения кислотности почв.

Для оценки связи между показателями, характеризующими корнеобитаемый слой почвы, и образованием очагов куртинного усыхания использовались методы непараметрической статистики (см. таблицу). Между

Зависимость между показателями, характеризующими корнеобитаемый слой почвы, и образованием очагов куртинного усыхания

Показатели	Все исследованные насаждения		Полигоны 1–3 (сосновые насаждения)		Полигон 4 (темнохвойное насаждение)	
	1	2	1	2	1	2
Глубина корнепроницаемого слоя	-0,77*	-0,64*	-0,70*	-0,59*	-0,87*	-0,75**
рН (горизонт В)	-0,63*	-0,52*	-0,86*	-0,71*	-0,64***	-0,56***
Влажность (горизонт В)	0,74*	0,61*	0,84*	0,70*	0,72**	0,62**

Примечание. 1 – коэффициент корреляции Спирмена, 2 – Кендалла. * $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,05$.

глубиной корнепроницаемого слоя и вероятностью образования очагов на изучаемых полигонах связь отрицательна и изменяется от умеренной ($-0,77$) до сильной ($-0,87$) ($p < 0,001$). Между влажностью почвы (корнеобитаемый слой) и вероятностью образования очагов на изучаемых полигонах значения показателей связи изменяются от умеренных ($0,74$; $p < 0,01$) до сильных ($0,84$; $p < 0,001$), но уже с положительным знаком. Несколько ниже значения коэффициентов корреляции Спирмена между кислотностью (рН) и образованием очагов куртинного усыхания (отрицательная, от $-0,63$; $p < 0,05$ до $-0,86$; $p < 0,001$).

При достижении определенного предельного возраста (приспевающие, спелые древостои), определяемого в том числе и эдафическими характеристиками, происходит снижение устойчивости древесных растений к биотическому воздействию из-за ограниченного потенциала влаги и питательных веществ. Чаще всего очаги куртинного усыхания образуются в средней части хорошо прогреваемых склонов ЮВ-Ю-ЮЗ экспозиции (данная приуроченность к освещенным склонам возрастает с высотой над уровнем моря). В этих условиях снижение биологической устойчивости древесных растений из-за недостатка влаги (в период активной вегетации) и питательных веществ, хорошая прогреваемость почвы способствуют возрастанию вирулентности и агрессивности корневых патогенов. Как следствие – разрастание очага усыхания за пределы неблагоприятных эдафических аномалий. На вершинах сопков, с очень мелким, быстро пересыхающим корнеобитаемым слоем (крайне неблагоприятные условия для развития корневых патогенов), а также на глубоких почвах (высокая устойчивость хозяина) большие очаги куртинного усыхания не образуются.

Часто в исследуемых сосновых лесах распространение очагов куртинного усыхания (в результате воздействия *A. mellea* s.l.) при достижении границ эдафической аномалии останавливается (или очень сильно замедляется). После гибели части деревьев состояние и прирост оставшихся в насаждении за счет оптимизации условий произрастания в целом улучшается. Это следует рассматривать как

успешную перестройку биоценоза, адекватную не только возрастным изменениям, но и изменениям климата, его переход на новый уровень стабильности, соответствующий потенциалу биотопа. В дальнейшем ожидается формирование разновозрастного, смешанного по составу древостоя, отличающегося большей устойчивостью к болезням, вредителям и климатическим аномалиям. Кроме того, факторами, способствующими затуханию усыхания, являются подсушивание верхнего слоя почвы, препятствующее распространению ризоморф и инокуляции в живые ткани корней, и формирование патогенного для опенка сообщества микроорганизмов. Конечно, возможны исключения, определяемые погодой, сопутствующими болезнями и вредителями. Аналогичное явление прекращения процессов разрастания нам приходилось наблюдать в сосновых лесах Финляндии в очагах усыхания от *A. ostoyae* (установленные и исследованные К. Корхоненом, Finnish Forest Research Institute).

Несколько иные закономерности (при сохранении общих принципов) выявлены в Минусинских ленточных борах, подверженных патогенному воздействию *H. annosum* s. str. (прежде всего в сухих олиготрофных условиях произрастания) и *A. borealis* (в свежих мезотрофных и во влажных и сырых эвтрофных условиях) [Павлов и др., 2008]. В сухих олиготрофных условиях на супесчаных дерново-боровых примитивных почвах установлена приуроченность очагов усыхания к наличию прослоек суглинка среди песчаных отложений, что обеспечивает формирование оптимальной для корневой губки влажности в верхних горизонтах почвы. За пределами суглинистых прослоек очагов усыхания не обнаружено. Влияние климата нелинейно. С одной стороны, быстрое прогревание песчаных почв способствует увеличению скорости распространения мицелия *H. annosum* s. str., с другой, сухость условий произрастания снижает ее. Влияние *A. borealis* ограничивается ростом на угнетенных деревьях сосны и березы в естественных понижениях между грибов и не представляет значительной опасности.

Один из главных вопросов – почему ранее куртинное усыхание было чрезвычай-

но редким явлением для Минусинских боров, в чем причина столь быстрого и неожиданного развития процессов дигрессии? Не исключая фактор вступления древостоя в определенную возрастную стадию, с нашей точки зрения, определяющим параметром является изменение водного режима, особо ярко проявившееся в районе исследования. Об этом свидетельствует подтопление территории лесных массивов, заболачивание земель в приенисейской части Инской ленты (Минусинские боры) в пониженных элементах рельефа в последние два десятилетия.

В исследованиях, проведенных Сибирским научно-исследовательским институтом гидро-техники, показано, что нарушение режима подземных вод в районе началось примерно с 1978 г., когда на Минусинскую ТЭЦ подали воду из отдаленного водозабора. Наряду с этим, нарушению водного баланса рассматриваемой территории и накоплению излишней влаги способствуют различного рода застройки, уплотнение грунта под дорогами и др. В итоге на большой площади произошел многолетний подъем уровня грунтовых вод и вод водоносного нижне-каменноугольного терригенно-туфогенного комплекса. Абсолютная величина подъема грунтовых вод за период с 1991 по 1998 г. составила 2–4 м. С нашей точки зрения, не следует игнорировать и изменения в количестве осадков на исследуемой территории (см. рис. 4), а также фильтрацию воды через карст из Саяно-Шушенского водохранилища. Карстовые явления распространены в горах Южной Сибири и отличаются большим разнообразием карстующихся пород [Цыкин, 1990], что позволяет рассматривать их как значимый фактор, влияющий на режим подземных вод исследуемой территории.

Благодаря специфическим особенностям почвенного покрова Приенисейской части ленточных боров (а именно, наличие прослоек суглинка), столь значительный подъем грунтовых вод наряду с ростом количества осадков не может не сказаться на водном режиме и более возвышенных элементов рельефа. Почвы Минусинских ленточных боров формируются преимущественно на полиминеральных карбонатных песках [Поч-

венные факторы..., 1976]. До вскрытия песчаных отложений эрозионными процессами они перекрывались толщей лессовидных суглинков и супесей [Коляго, 1967]. Аккумуляция мелкоземистых осадков на поверхности древнеаллювиальных песков является общей закономерностью для пойменного процесса в послеледниковый период [Орловский, 1968; Козловский, Корнблюм, 1972]. В настоящее время маломощный слой покровного суглинка (30–100 см) встречается только на отдельных участках бора, где древняя эрозия была менее интенсивной. После оформления современной гидрографической сети покровный суглинок частично размылся временными водотоками, а обнажившиеся пески подверглись эоловому преотложению [Почвенные факторы..., 1976]. Этим и объясняется фрагментарный характер залегания суглинка и наличие в зоне его распространения значительного количества дюнных всхолмлений.

Как следствие, именно на этих участках и складываются более благоприятные условия для развития корневой губки (прежде всего, оптимальная влажность в течение всего вегетационного периода), способствующие повышению ее агрессивности и вирулентности. На участках, где глины выклиниваются, образуя “окна”, осуществляется гидравлическая связь между водоносными горизонтами, их подъем. Следует отметить, что избыток влаги в почве, как и ее дефицит, ведут к ускоренному отмиранию корней, и это значительно упрощает процесс заражения деревьев возбудителями корневых гнилей и распространение болезни по корневой системе. Для корневых патогенов кратковременная засуха представляет меньшую опасность, чем для дерева-хозяина.

При удалении от русла р. Енисей в ленточных борах формируются три различных варианта взаимоотношений с корневыми патогенами, определяемых условиями произрастания. В свежих мезотрофных условиях произрастания на серой лесной легкосуглинистой почве установлено самое неблагоприятное санитарное состояние. Наибольшую опасность для деревьев сосны представляет *A. borealis*. Веера мицелия опенка обнаружены под корой сильно ослабленных, усыхающих дере-

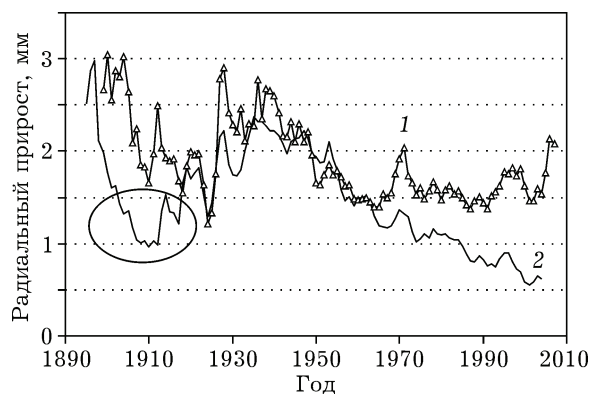


Рис. 15. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной (1 – контроль; 2 – деревья, погибшие от *H. annosum* s. str. в очагах усыхания)

вьев и свежего сухостоя. Базидиомы *H. annosum* s.l. выявлены только на верхней части исследуемого участка. В свежих эвтрофных условиях произрастания на темно-серых лесных почвах высокая биологическая устойчивость и продуктивность древостоя сосны обеспечиваются глубоко развитой корневой системой, оптимальным водным и питательным режимами, хорошо развитой кроной, отсутствием толстой подстилки (за счет высокой микробиологической активности почв) – субстрата для распространения мицелия *H. annosum* s. str. и *A. borealis*, отсутствием подушки из зеленых мхов, что обеспечивает естественное подсушивание корневой шейки сосны (в слое мха, растительного опада кора сосны размягчается и становится легко проницаемой для ризоморф опенка). Во влажных и сырых эвтрофных условиях произрастания наибольшую опасность для сосны обыкновенной, лиственницы сибирской, ели сибирской представляет *A. borealis*. Базидиомы *H. annosum* s. str. найдены только в одном случае – на возвышенном месте на корнях елового вывала.

Наряду с эдафическими условиями, долговременным фактором, определяющим устойчивость, в первую очередь сосновых древостоев (*P. sylvestris*) к корневым патогенам, является густота произрастания на первых этапах формирования насаждения. С использованием методов дендрохронологии нам удалось найти ряд оригинальных закономерностей. После первоначального скачкообразного увеличения прироста (молодняки) по мере

смыкания крон наступает депрессия прироста (фаза жердняка), особенно ярко выраженная в периоды 1900–1911 гг., 1929–1943 гг. (рис. 15) и 1930–1940 гг. (рис. 16). В большей степени снижение прироста установлено для экземпляров сосны, в дальнейшем погибших в результате патогенного воздействия грибов в очагах усыхания. Живым в настоящее время деревьям удалось успешно пройти стадии дифференциации и своевременного отпада без значительного снижения своего прироста и жизнеспособности. С 1960–1970-х гг. (см. рис. 15) наблюдается значительное снижение радиального прироста у усохших в настоящее время деревьев (характерно для воздействия *H. annosum*). Возможно, наряду с ростом конкуренции за свет, воду, питательные вещества, именно в этот период начался процесс поражения корневых систем возбудителями корневых гнилей, развивающихся до этого времени на древесине, отпавшей в процессе дифференциации насаждения.

В период 1998–2004 гг. (см. рис. 16) после быстрого спонтанного очагового усыхания деревьев из-за активизации патогенного действия *A. borealis* произошли изменения в значениях радиального прироста у оставшихся экземпляров – в большей степени увеличился прирост у деревьев, растущих в непосредственной близости от очагов усыхания. Причина очевидна, и заключается в освобождении пространства для роста оставшихся деревьев, которые и показали в дендрохронологическом ряду увеличение. Представляет

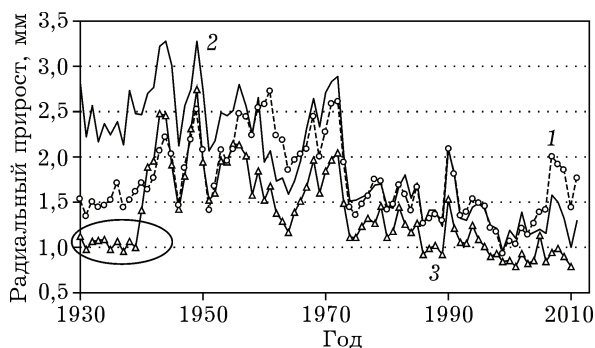


Рис. 16. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной (1 – контроль; 2 – деревья, приближающиеся к очагам *A. borealis*; 3 – деревья, погибшие от *A. borealis* в очагах усыхания)

интерес исследование дальнейших закономерностей роста с увеличением возраста древостоя и активизации биотического воздействия.

В целом для устойчивых древостоев (без признаков поражения возбудителями корневых гнилей) характерно достаточно свободное произрастание в молодом возрасте (об этом свидетельствует их более интенсивный рост). Они смогли избежать влияния “эффекта группового угнетения” [Романовский, 2002], который имеет место в одновозрастном загущенном древостое при достаточно равномерном размещении отдельных особей на площади после смыкания крон и вступления соснового древостоя в фазу жесткой конкуренции и активной дифференциации. Это подтверждает высокую опасность длительного нахождения соснового древостоя в условиях избыточной загущенности без активной дифференциации и своевременного отпада. Кроме того, в результате изреживания образуется значительное количество отпада, который легко заселяется дереворазрушающими грибами. В дальнейшем через сросшиеся корни после возрастания вирулентности и агрессивности патогена осуществляется его переход на живые деревья.

Особый интерес представляет как спонтанность образования очагов усыхания, так в дальнейшем, после вывала, как будто заранее определенного количества деревьев, прекращение разрастания очага. Грибы-возбудители корневых гнилей, являясь постоянными элементами биоценоза, выполняют в большей мере функции сапротрофные и элиминирующие (для сильно ослабленных в результате конкуренции деревьев). Однако в определенный период развития хвойных насаждений, когда создаются условия, неблагоприятные для роста деревьев и одновременно благоприятные для усиленного роста гриба и наращивания его агрессивности, патогены поражают древесину живых корней, вызывая быструю гибель всего дерева. В годы активизации процессов усыхания (2002–2006 гг.) на одном из полигонов при раскопке корневых систем живых деревьев сосны обыкновенной, пораженных *A. borealis*, часто удавалось обнаружить пораженные гнилью корни. Что удивительно, целенаправленные рас-



Рис. 17. Замещение функции погибшего в результате воздействия *H. annosum* (Fr.) Bref. s. str. главного корня *P. sylvestris* одним из боковых

копки в 2011 г. в поисках свежего поражения корня у живых деревьев принесли совершенно другие результаты. Практически отсутствовали свежие повреждения корней. В то же время на пораженных ранее корнях произошло значительное засмоление древесины, и процесс распространения гнили прекратился. Часто функции погибшего центрального корня успешно переходят на один из боковых корней (рис. 17).

Особая вредоносность корневых патогенов, в первую очередь *A. borealis*, установлена в приспевающих–спелых одновозрастных хвойных древостоях, где благодаря их пониженной биологической устойчивости созданы идеальные условия для роста вирулентности и агрессивности грибов. В данных условиях хозяйственная деятельность должна быть направлена не столько на борьбу с возбудителями корневых гнилей, а также сопутствующих болезней и вредителей, сколько на своевременное изъятие их кормовой базы, формирование разновозрастного и смешанного насаждения. Одной из причин образования очагов усыхания в спелых древостоях пихты сибирской в результате патогенного воздействия *A. borealis* при сохранении жизнеспособности подроста является то, что система смоляных ходов первичной коры у пихты, по данным А. М. Трейниса [1961], сохраняется только до 80-летнего возраста. В свою очередь, смоловыделение является важной защитной реакцией хвойных деревьев, в ча-

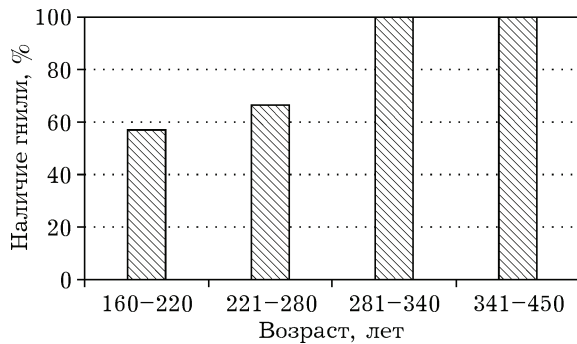


Рис. 18. Встречаемость напенной гнили, вызванной *P. niemelaei* у деревьев *L. gmelinii* разного возраста

стности, против корневых патогенов и ксиллофагов.

Для всех изученных корневых патогенов характерно длительное сосуществование в онтогенезе с древесными растениями-хозяевами в условиях высокой степени эмерджентности. Часто заражение происходит еще в молодом возрасте. Так, при проведении раскопок в лиственничном редколесье на полуострове Таймыр выявлено повсеместное наличие гнили корней в результате воздействия *Porodaedalea niemelaei*, даже у подростка *Larix gmelinii*. Для деревьев возраста до 300 лет встречаемость напенной гнили (на высоте 10 см) составила 63 %; более 300 лет – 100 % (рис. 18). Высота подъема гнили достигала 9 м (в основном не более 0,5–1,5 м). В

случае значительного распространения гнили для деревьев характерно усыхание вершины и крупных скелетных ветвей.

Схематически сопряженное влияние эдафических условий и осадков на предельный возраст кедровых древостоев показано на рис. 19. В качестве основного управляющего механизма выделен *A. mellea* s.l. (также среди патогенов *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen, *Phaeolus schweinitzii*). В оптимальных условиях произрастания (глубокие плодородные почвы и достаточное увлажнение, отсутствие засушливых периодов) опенок развивается на сильно ослабленных деревьях и мертвой древесине (роль сапротрофа), способствуя восстановлению почвенного плодородия. Естественно, что с увеличением возраста кедровых насаждений требуются более глубокие почвы и возрастает потребность во влаге. Древостой становится избыточной нагрузкой на экосистему. Снижается устойчивость к биотическому воздействию. Система отклоняется от гомеостатического плато. При значительном дефиците осадков на маломощных почвах опенок уже поражает все категории состояния деревьев кедрового насаждения (роль факультативного паразита). При этом, чем меньше выпадает осадков и меньше глубина корнепроницаемого слоя почвы, тем меньшего возраста может достигнуть кедровое насаждение.

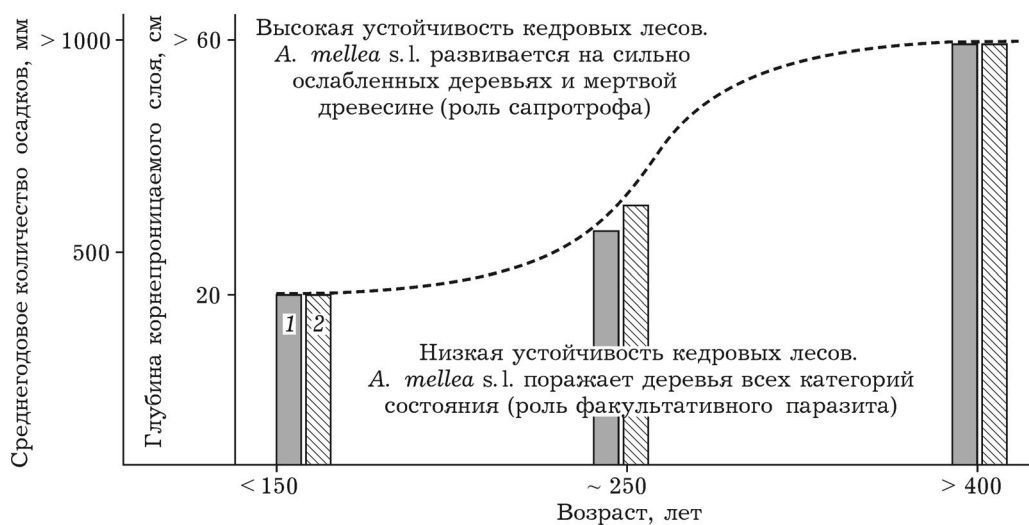


Рис. 19. Схема влияния эдафических условий и осадков на устойчивость кедровых (*P. sibirica*) древостоев к *A. mellea* s.l. (1 – глубина корнепроницаемого слоя, 2 – среднегодовое количество осадков)

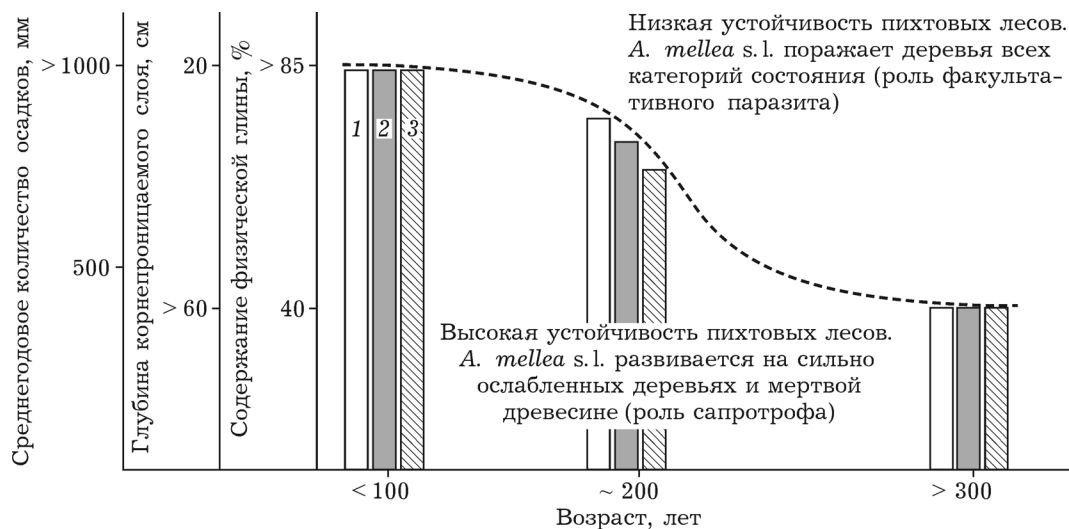


Рис. 20. Схема влияния эдафических условий и осадков на устойчивость пихтовых древостоев к *A. mellea* s.l. (1 – глубина корнепроницаемого слоя, 2 – среднее годовое количество осадков, 3 – содержание физической глины)

Часто усыхание разных видов древесных растений происходит не одновременно (под-рост в данном случае не рассматривается). Так, в некоторых случаях (Восточный Саян) усыхание *A. sibirica* значительно опережает *P. sibirica* и по масштабам, и по интенсивности. В то же время на части территорий Западного Саяна, Кузнецкого Алатау среди погибших деревьев *P. sibirica* остаются живыми большинство экземпляров *A. sibirica* (с течением времени, по мере возрастания агрессивности корневых патогенов, роста их способности преодолевать защитные механизмы растений, усыхание распространяется и на другие виды и возрастные группы). С нашей точки зрения, одной из главных причин являются различные физиологические свойства и экологическая приуроченность данных видов, а также их различная устойчивость к корневым патогенам. Пихта сибирская, в отличие от кедра, не переносит избыточного (застойного) увлажнения. В свою очередь, для кедра чрезвычайно важна высокая влажность воздуха, и с возрастом требовательность к условиям обитания возрастает.

В молодом возрасте оптимальный диапазон произрастания по влажности как кедра, так и пихты очень широк. Однако при достижении определенного возраста (особенно при наличии корневых патогенов) потребность для кедра по влаге (прежде всего во влажности

воздуха) увеличивается. В то же время для пихты оптимальнее условия с умеренными значениями количества осадков и влажности почвы, на глубоких почвах легкого (средне-го) гранулометрического состава (рис. 20). В данных условиях пихта обладает высокой устойчивостью к корневым патогенам (*A. mellea* s.l.) и, соответственно, чем меньше глубина корнепроницаемого слоя почвы, чем более выпадает осадков, чем тяжелее почва, тем меньшего возраста может достигнуть пихтовое насаждение. Более неблагоприятная ситуация для пихты складывается на пониженных элементах рельефа при отсутствии естественного стока воды.

В условиях Сибири различные заболевания и вредители оказывают значительное влияние на устойчивость древесных растений-интродуцентов. С нашей точки зрения, данное заключение справедливо и для аборигенных видов, особенно если учесть все возрастающую роль воздействия инвазивных видов патогенных организмов. Инвазивные виды вредителей и возбудителей болезней растений представляют серьезную угрозу для лесов, поэтому дендрарии и зеленые насаждения городов могут быть полезным источником информации для принятия своевременных хозяйственных решений.

Интенсивному усыханию хвойных лесов способствует рост численности популяций

стволовых вредителей (*Monochamus urusovi* Fisch., *Ips typographus* L., *Ips sexdentatus* Boerner, *Tomicus minor* Hartig, *Tomicus piniperda* L.), в том числе инвазивных видов (*Polygraphus proximus* Blandford). Вспышкам их массового размножения способствует потепление климата, лесозаготовки, накопление древесного опада и сильно ослабленных деревьев в результате воздействия возбудителей корневых гнилей. Значительно ослабленные корневыми патогенами деревья не могут обеспечить успешную защиту от насекомых, и в период их массового размножения погибают. Часто, при быстром окольцовывании *Armillaria borealis* корневой шейки *Abies sibirica* и *Abies nephrolepis*, усыхание происходит без участия ксилофагов. В совместном биотическом воздействии значимая роль также принадлежит возбудителям сопутствующих болезней (листьев, сосудистых и некрозно-раковых): *Cytospora chrysosperma* (Pers.) Fr. (для *Populus tremula* L.), *Peridermium pini* (Willd.) Lév. (для *Pinus silvestris*), *Cronartium ribicola* J. C. Fisch. (для *Pinus sibirica*) и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Триггерным механизмом усыхания является сочетание неблагоприятных для деревьев климатических аномалий в сочетании с определенными эдафическими условиями и (или) комплекс благоприятных факторов для патогенных организмов. Одни и те же климатические аномалии могут привести как к ослаблению хвойных деревьев, так и к росту вирулентности и агрессивности корневых патогенов. Основными причинами активизации возбудителей корневых гнилей и последующего массового усыхания хвойных лесов являются: достижение определенного возраста, при котором замедляются физиологические процессы и снижается устойчивость ко многим неблагоприятным факторам; рост приземной температуры воздуха, неблагоприятные климатические аномалии; рубка деревьев, способствующая распространению корневых патогенов; рост ветровой нагрузки на леса (содействующий развитию раневых гнилей); рост численности популяций стволовых вредителей, в том числе инвазивных видов; техногенное загрязнение, ведущее к обще-

му снижению устойчивости хвойных лесов; наличие эдафических аномалий (маломощные почвы, подстилаемые твердыми горными породами (Восточный и Западный Саяны, Кузнецкое Алатау, Сихотэ-Алинь); суглинистые прослойки среди песчаных отложений (Минусинские ленточные боры, ленточные боры юга Западной Сибири); строевые древостоя, несоответствующее лесорастительным условиям (состав, горизонтальная и вертикальная структура, распределение биометрических показателей); дефицит увлажнения или его избыток в результате увеличения количества осадков, а также причин антропогенного происхождения (подпор грунтовых вод при строительстве дорог, сооружение водохранилищ); отсутствие оптимального видового баланса микоценоза в биоценозе.

Автор выражает искреннюю благодарность А. А. Агееву, О. А. Барабановой, В. Ю. Иванникову, А. Б. Панову, С. С. Кулакову, К. Корхонену, И. Ромашкину, П. А. Тарасову, Д. В. Шпенглеру и др. сотрудникам и студентам СибГТУ за помощь в сборе и первичной обработке материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке мега-проекта Геномные исследования основных бореальных лесобразующих хвойных видов и их наиболее опасных патогенов в Российской Федерации (договор № 1 4.Y26.31.0004) по Постановлению Правительства РФ № 220 от 9 апреля 2010 г. "О мерах по привлечению ведущих ученых в российские образовательные учреждения высшего профессионального образования".

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Т. В., Василенко В. И., Терешина Т. В., Шеремет Б. В. Почвы СССР. М.: Мысль, 1979. 380 с.
- Алексеев В. А., Шабунин Д. А. Побеговый рак пихты сибирской. Описание болезни и методические рекомендации по его полевой диагностике. СПб.: СПб НИИЛХ, 2000. 29 с.
- Билай В. И. Методы экспериментальной микологии. Киев: Наук. думка, 1982. 552 с.
- Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 2000. 232 с.
- Власенко В. И. Усыхающие ельники среднего Сихотэ-Алиня // Ритмы и катастрофы в растительном покрове российского Дальнего Востока: мат-лы Меж-

- дунар. науч. конф. Владивосток, 12–16 окт., 2004. Владивосток, 2005. С. 129–135.
- Емшанов Д. Г. Методы пространственной экологии в изучении лесных экосистем. Киев: Меркьюри Глоуб Юкрейн, 1999. 220 с.
- Козловский Ф. И., Корнблом Э. А. Мелиоративные проблемы освоения пойм степной зоны. М.: Наука, 1972. 220 с.
- Коляго С. А. Правобережье Минусинской впадины (опыт геоморфологического анализа в целях восстановления историй почвенного покрова). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. 122 с.
- Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 135 с.
- Манько Ю. И. Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в центральном Сихотэ-Алине // Лесоведение. 1998. № 1. С. 3–15.
- Мозолевская Е. Г., Галасьева Т. В., Соколова Э. С. Роль болезней и вредителей в ослаблении и усыхании пихты в Байкальском заповеднике в середине 80-х годов // Лесной вестн. 2003. № 2. С. 136–142.
- Орловский Н. В. Характеристика почв по маршруту координатной экскурсии // Лес и почва. Красноярск, 1968. С. 481–484.
- Павлов И. Н., Корхонен К., Губарев П. В., Черепнин В. Л., Барабанова О. А., Миронов А. Г., Агеев А. А. Закономерности образования очагов *Heterobasidion appositum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1–2. С. 28–36.
- Павлов И. Н., Барабанова О. А., Агеев А. А., Шкуренко А. С., Кулаков С. С., Шпенглер Д. В., Губарев П. В. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна – корневые патогены // Там же. 2009. Т. 26, № 1. С. 33–41.
- Павлов И. Н., Барабанова О. А., Кулаков С. С., Юшкова Т. Ю., Агеев А. А., Пашенова Н. В., Тарасов П. А., Шевцов В. В., Иванова Т. Н. К вопросу образования очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной на старопашотных землях (роль корневой губки, эдафических факторов и изменения климата) // Там же. 2010. Т. 27, № 3–4. С. 263–272.
- Павлов И. Н., Кулаков С. С., Евдокимова Л. С., Кудрявцев О. А., Перцовая А. А. Образование и затухание очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной в результате воздействия *Armillaria borealis* Marxh. & Korhonen (Сообщение 1. Эдафические закономерности) // Там же. 2012. Т. 29, № 3–4. С. 234–246.
- Почвенные факторы продуктивности сосняков (на примере Минусинских ленточных боров Красноярского края). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 238 с.
- Романовский М. Г. Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов европейской России. М.: МГУЛ, 2002. 97 с.
- Руководство к практическим занятиям по микробиологии: учеб. пособие / под ред. Н. С. Егорова. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1995. 224 с.
- Состояние лесов Российской Федерации в 2013 году и прогноз на 2014 год. ФБУ Рослесозащита, 2013. 41 с.
- Стороженко В. Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М., 2001. 157 с.
- Трейнис А. М. Подсочка леса. М.: Гослесбумиздат, 1961. 336 с.
- Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты / Лесоведение и лесоводство: Итоги науки и техники. ВИНТИ, 1975. Т. 1. С. 9–139.
- Федоров Н. И. Основные факторы региональных массовых усыханий ели в лесах Восточной Европы // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск. Карел. НЦ РАН, 2000. С. 252–291.
- Цыкин Р. А. Карст Сибири. Красноярск, 1990. 154 с.
- Browning J., Edmonds R. Influence of soil Aluminum and pH on *Armillaria* Root Rot in Douglas-fir in Western Washington // Northwest Sci. 1993. Vol. 67, N 1. P. 37–43.
- Garraway M. O., Evans R. S. Fungal nutrition and physiology // New York: Wiley, 1984. P. 401.
- Goheen D. J., Hansen E. M. Effects of pathogens and bark beetles on forests // Beetle-pathogen interactions in conifer forests. L.: Acad. Press, 1993. P. 175–196.
- Guillaumin J.-J., Anderson J. B., Korhonen K. Life cycle, interfertility, and biological species / eds. C. G. Shaw III, G. A. Kile. *Armillaria* root disease USDA Forest Service. Agriculture Handbook, 1991. N 691. P. 10–20.
- Hogg E. H., Donaubaue E., Brandt J. P., Kochtubajda B. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects // Canad. Journ. Forest Res. 2002. Vol. 32, N 5. P. 823–832.
- Hopper R. J., Sivasithamparam K. Characterization of damage and biotic factors associated with the decline of *Eucalyptus wandoo* in southwest Western Australia // Ibid. 2005. Vol. 35, N 11. P. 2589–2602.
- Piri T., Korhonen K. Infection of advance regeneration of Norway spruce by *Heterobasidion parviporum* // Ibid. 2001. Vol. 31, N 6. P. 937–942.
- Kozłowski T. T., Pallardy S. G. Growth Control in Woody Plants. Acad. Press, 1997. 644 p.
- Nagel T. A., Diaci J. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia // Ibid. 2006. Vol. 36, N 3. P. 629–638.
- Oliva J., Suz L. M., Colinas C. Ecology of *Armillaria* species on silver fir (*Abies alba*) in the Spanish Pyrenees // Ann. For. Sci. 2009. N 66. P. 603–611.
- Redfern D. B. Infection by *Armillaria mellea* and some factors affecting host resistance and the severity of disease // Forestry. 1978. Vol. 51, N 2. P. 121–135.
- Singh P. *Armillaria* root: influence of soil nutrients and Ph of the susceptibility of conifer species to disease // European Journ. of Forest Pathol. 1983. Vol. 13, N 2. P. 92–101.

Vertui F., Tagliaferro F. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) die-back by unknown causes in the Aosta Valley, Italy // Chemosphere. 1998. Vol. 36, N 4–5. P. 1061–1065.

Woodward S. Causes of decline in United Kingdom broadleaved stands // Possible Limitation of Decline Phenomena in Broadleaved Stands. Warsaw, 2006. P. 21–27.

Biotic and Abiotic Factors as Causes of Coniferous Forests Dieback in Siberia and Far East

I. N. PAVLOV

V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: forester24@mail.ru

The study was based on 20 years of research of the massive dieback of coniferous forests (*Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) in Siberia and the Far East. It was found that the dieback had been provoked by the causative agents of root rot (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat., *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.). The disease spread due to decreased biological sustainability of coniferous trees. *A. borealis* Marxm. & Korh. should be considered the most dangerous species affecting a large variety of woody plants in different forest site conditions. Trigger mechanism of the dieback was a combination of adverse climatic anomalies and certain edaphic conditions and/or a set of factors favorable for pathogenic organisms.

Key words: root rot disease, edaphic anomalies, climate change.