

УДК 582.28+630\*114.261+581.557

## О ПЛОДОНОШЕНИИ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ

В.И. Шубин

Институт леса Карельского НЦ РАН  
195910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, Республика Карелия; e-mail: [forest@krc.karelia.ru](mailto:forest@krc.karelia.ru)

Обосновывается положение, что плодоношение эктомикоризных грибов (ЭМГ) обусловлено поступлением углеводов от древесных растений и содержанием в почве подвижного азота. Погодные условия влияют на плодоношение ЭМГ как непосредственно, преимущественно через водный и температурный режимы, так и косвенно, через изменение содержания в почве подвижного азота.

**Ключевые слова.** Эктомикоризные грибы, плодоношение, фотосинтез, углеводы, азот, погодные условия

It is substantiated that fruiting of ectomycorrhizal fungi (EMF) is controlled by the supply of carbohydrates from woody plants and by labile nitrogen content in the soil. Weather conditions influence EMF fruiting both directly, mainly through the moisture and temperature regimes, and indirectly, through changes in labile nitrogen content in the soil.

**Key words:** ectomycorrhizal fungi, fruiting, photosynthesis, carbohydrates, nitrogen, weather conditions

### ВВЕДЕНИЕ

К эктомикоризным грибам (ЭМГ) относится большинство широко известных и все наиболее ценные виды лесных съедобных грибов. Поэтому особенности их плодоношения издавна привлекали внимание многих исследователей. В настоящее время преобладает мнение, что высокие урожаи ЭМГ обеспечиваются накоплением мицелия, возможности которого реализуются при наступлении благоприятных погодных условий. Высокие урожаи «истошают» мицелий, который восстанавливается в последующий период. При этом не учитывалась биотрофия ЭМГ, то есть обеспеченность их углеводами при симбиозе с древесными растениями, а мнение о зависимости урожаев ЭМГ от биомассы мицелия не основывалось на фактическом материале.

Результаты наших исследований указывают на большее значение биотрофии для плодоношения ЭМГ и о зависимости их урожаев от содержания в почве подвижного азота.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Многолетние комплексные исследования с ежегодными сборами ЭМГ в период основного плодоношения на постоянных участках в сосняках брусничных и березняках разнотравных с применением удобрений. Участки расположены в средней подзоне тайги европейской части России. Оригинальным методическим приемом является использование видов ЭМГ с повышенной требовательностью к содержанию в почве подвижного азота в качестве биоиндикаторов изменений азотного режима под влиянием погодных условий и плодоношения ЭМГ (Шубин, 2005а). Кроме того, влияние погодных условий на плодоношение ЭМГ оценивается с учетом выявленных нами особенностей распространения их мицелия по профилю почвы (Шубин, 1998).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Значение биотрофии для ЭМГ наиболее заметно у семян древесных пород при первичном образовании эктомикориз и плодовых тел. Обычно переход древесных растений к микосимбиотрофии осуществляется в первые два года их жизни. При этом часто однолетние сеянцы с преобладанием эктомикориз имели меньший вес, чем сеянцы у которых преобладали сосущие окончания с корневыми волосками (Шубин, 1973). Снижение веса сеянцев при первичном образовании эктомикориз может достигать 40 % (Rousseau, Reid, 1989).

Плодоношение ЭМГ в лесных питомниках обычно начинается среди сеянцев второго года, после массового образования эктомикориз и развития мицелия между посевными строчками. Сначала появляются ЭМГ с мелкими плодовыми телами — из родов *Inocybe*, *Laccaria* и *Thelephora*. Как правило, ЭМГ с крупными плодовыми телами — из родов *Paxillus*, *Suillus* и *Xerocomus* появляются в лесных питомниках среди растений четырех-пяти лет, которые могут обеспечить их необходимым количеством углеводов.

В лесных биогеоценозах интенсивность фотосинтеза древесных растений ограничивается внутри- и межвидовой конкуренцией за свет, воду и элементы питания. Как в чистых (однопородных), так и в смешанных, простых (однорядных) и сложных (двухъярусных) древостоях создаются различные условия для фотосинтеза древесных растений и обеспеченности ЭМГ углеводами. Обычно в густых однопородных и смешанных насаждениях плодоношение ЭМГ слабое или отсутствует, но не подавляется образование эктомикориз и развитие мицелия в лесной подстилке. Очевидно, как и при первичном образовании эктомикориз у сеянцев и начале плодоношения ЭМГ в лесных питомниках, так и в насаждениях, получаемые от древесных растений углеводы ЭМГ в первую очередь расходуют на формирование эктомикориз, затем — мицелия и

в последнюю — плодовых тел. Это обеспечивает обязательность перехода к микосимбиотрофии всех лесообразующих древесных растений не зависимо от их положения в пологе древостоя и состояния. Причем плодоношение ЭМГ является показателем дополнительного получения ими углеводов в результате повышения интенсивности фотосинтеза у древесных растений. Изреживание густых насаждений создает благоприятные условия для плодоношения ЭМГ, увеличивая интенсивность фотосинтеза растений через улучшение светового, водного и температурного режимов и обеспеченности элементами питания. Естественно, что одновременно улучшаются и почвенные условия для плодоношения ЭМГ, но только при условии сохранения доминирования лесных растений в напочвенном покрове (Шубин, 1990).

С другой стороны, интенсивность фотосинтеза древесных растений в большинстве лесных биогеоценозов таежной зоны ограничивается дефицитом подвижного азота при высоком валовом его запасе. На этом фоне осуществляется микосимбиотрофия древесных растений, формирование состава и плодоношение ЭМГ. В сухом веществе грибов содержится до 50% белковых веществ, что обуславливает зависимость их плодоношения, вместе с получением углеводов, от обеспеченности азотом. На значение азота для плодоношения ЭМГ микологи многих стран обратили внимание во второй половине XX века, когда лесоводы стали применять азотсодержащие удобрения для получения дополнительной древесины. В большинстве работ было установлено, что основное влияние на плодоношение ЭМГ оказывает азот. Внесение азотсодержащих удобрений увеличивало общий урожай ЭМГ, но обедняло их состав за счет подавления плодоношения более ценных съедобных видов. Так, в сосняках на дренированных и осушенных заболоченных почвах азотные удобрения вызвали доминирование *Lactarius rufus* (Scop.: Fr.) Fr. и *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr., а в березняках разнотравных — *P. involutus* и *Lactarius plumbeus* (Bull.: Fr.) Gray. Как правило продолжительность наблюдений за действием удобрений на плодоношение ЭМГ не превышала пяти лет. Поэтому большинство авторов считали свои выводы предварительными и, указывая на сложность вопроса, отмечали необходимость длительных и комплексных исследований. Наши исследования по влиянию удобрений на плодоношение ЭМГ в сосняках брусничных начаты в 1967 г., а в березняках разнотравных — в 1970 г. и продолжают в настоящее время.

В эксперименте с внесением удобрений ежегодно с 1967 по 1996 гг. в сосняке брусничном установлено, что основное влияние на плодоношение ЭМГ оказывает азот (N) на фоне которого проявляется действие фосфора (P) и калия (K). Усиление дефицита P, при внесении НК, увеличивает, тогда как усиление дефицита K, при внесении NP, снижают урожай ЭМГ (Шубин, 2000). Устойчивые максимальные урожаи ЭМГ при внесении НК могут быть вызваны известным положительным влия-

нием калия на передвижение углеводов в корни растений. По исследованиям Н.Ф. Чумак (1981) интенсивное применение азотсодержащих удобрений не подавляет образования у сосны обыкновенной эктомикориз, но снижает разнообразие их морфотипов. Причем наибольшее разнообразие эктомикориз при использовании азотсодержащих удобрений отмечено в варианте с НК.

После прекращения внесения удобрений в 1996 г. урожаи ЭМГ на контроле и в вариантах с K и P снижаются, а в вариантах с N, наоборот, увеличиваются. Исключительно высокие урожаи, более чем в три раза превышающие максимальный урожай на контрольном участке, получены в 2003 г. в варианте с N и НК. Для обеспечения таких урожаев ЭМГ необходимо соответствующее увеличение поступления углеводов от древесных растений. По-видимому, при повышении содержания в почве подвижного азота древесные растения дополнительно обеспечивают ЭМГ углеводами для усиления их плодоношения. Согласно гормональной гипотезы ЭМГ могут воздействовать через ауксины и другие регуляторы роста на превращения в растениях углеводов и стимулировать их поступление в корни (Slankis, 1951). Эта гипотеза разработана для объяснения интенсивности образования эктомикориз. Сведений о возможности ее применения к плодоношению ЭМГ мы не встречали, так же как и о других источниках углеводов, которые могли бы быть использованы ЭМГ для обеспечения их высоких урожаев под влиянием азотных удобрений.

В варианте с НК при увеличении за пять лет среднего урожая ЭМГ в 3,6 раза биомасса мицелия в лесной подстилке оказалась достоверно меньше, а в верхнем минеральном горизонте близкой к биомассе мицелия на контрольном участке. На основании этих и других исследования О.О. Предтеченской (1998) был сделан вывод об отсутствии у ЭМГ прямой зависимости между биомассой плодовых тел и мицелия. Такой вывод согласуется с результатами нашего эксперимента в котором максимальные средние урожаи ЭМГ были получены в сосняке черничном после удаления лесной подстилки, а в березняке разнотравном — 20-сантиметрового слоя почвы (Шубин, 1998).

Опыты с азотсодержащими удобрениями позволили выявить ЭМГ с повышенной требовательностью к азоту и использовать их для оценки изменений в почве азотного режима (Шубин, 2005а, б).

Среди них наибольший интерес представляет *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Pers. у которого размеры урожаев синхронно изменяются не только с общим урожаем ЭМГ, но и с видами рода *Boletus*. Эта особенность *A. muscaria* проявляется как в сосняках брусничных, так и в березняках разнотравных (таблица).

Березняк разнотравный сформировался в 40-х годах XX века на заброшенной пахоте. Удобрения вносили в 1971–1973 гг. в июне и августе. Применяли мочевины (N), суперфосфат гранулированный (P) и хлористый калий (K) из расчета N и K 120 и P 240 кг/га действующего вещества. В 1979–1981 гг.

удобрения вносили повторно и только в июне из расчета каждого вида по 120 кг/га.

На обоих участках снижение общего урожая ЭМГ сопровождалось ослаблением плодоношения видов с повышенной требовательностью к содержанию в почве подвижного азота. Из них только у *A. muscaria* урожаи после падения вновь стали увеличиваться. Одновременно увеличивались и урожаи *B. betulicola* (Vassilk.) Pilat et Dermec, причем особенно значительно на участках, где вносили удобрения, что свидетельствует о продолжении их влияния. Отдельно приведены данные об урожаях ЭМГ для трех лет, включающих 2003 г. с самым высоким урожаем за последние 20 лет, а также урожаи предыдущего и последующего годов. В 2003 г. общий урожай ЭМГ был значительно выше среднего многолетнего, особенно на удобренных

участках. Предыдущий год был слабоурожайным, но на удобренных участках урожаи *A. muscaria* и *B. betulicola* превышали средний за 1990–1999 гг. После высокого урожая наступил неурожайный год с резким падением плодоношения *A. muscaria* и *B. betulicola*, как на контрольном, так и на удобренных участках. Такую последовательность изменения урожаев принято объяснять накоплением биомассы мицелия в год или годы предшествующие высокоурожайному, использованием возможностей мицелия при высоком урожае и резким снижением урожая в последующий год из-за «истощения» мицелия. Однако синхронность изменения урожаев *A. muscaria* и *B. betulicola*, составляющих в 2003 г. более половины общего урожая ЭМГ свидетельствует о связи урожаев ЭМГ с накоплением в почве подвижного азота.

**Таблица – Урожаи ЭМГ и видов с различной требовательностью к содержанию в почве подвижного азота в березняке разнотравном**

Виды грибов	Средний урожай (кг/га) за годы				Урожай (кг/га) в:		
	1970–1979*	1980–1989	1990–1999	2000–2008*	2002	2003	2004
<b>Контроль (без удобрений)</b>							
Общий урожай	264	207	109	53	71,4	199,0	15,0
<i>Amanita muscaria</i>	47,8	17,1	3,1	3,8	0,8	21,2	0,8
<i>Boletus betulicola</i>	18,3	6,5	1,1	6,7	7,7	36,5	1,0
<i>Lactarius plumbeus</i>	–	3,9	4,4	0,2	–	–	–
<i>Paxillus involutus</i>	1,6	2,3	0,1	–	–	–	–
<b>Внесение N</b>							
Общий урожай	285	291	219	106	82,4	459,0	26,0
<i>A. muscaria</i>	77,9	64,3	56,7	19,8	31,2	221,0	2,2
<i>B. betulicola</i>	2,8	3,1	6,2	10,8	21,6	82,8	2,4
<i>L. plumbeus</i>	11,5	68,5	38,6	4,6	–	2,4	0,4
<i>P. involutus</i>	111,4	65,4	4,9	0,04	–	0,3	–

Примечание: При внесении азота периоды наблюдений 1871–1979 и 2000–20.

Трубчатые ЭМГ проникают с корнями древесных растений в минеральные горизонты почвы, а среди них наиболее глубоко распространяются виды р. *Boletus* (Шубин, 1998). В годы с жарким и сухим летом, каким был 2003 г., особенно неблагоприятные условия для плодоношения создаются у пластинчатых грибов, распространение мицелия большинства которых ограничено органомным слоем почвы. В конце лета, с наступлением благоприятных погодных условий, трубчатые ЭМГ получают возможность усилить плодоношение за счет повышенного содержания азота в корнеобитаемом слое почвы. В результате увеличивается закрепление азота в плодовых телах с выносом его на поверхность почвы. Плодоношение трубчатых ЭМГ следует рассматривать как один из важных барьеров по ограничению вымывания подвижного азота из корнеобитаемого слоя почвы. По-видимому, древесные растения активно участвуют в создании такого барьера, дополнительно расходуя углеводы на формирование плодовых тел. До настоящего времени участие ЭМГ в иммобилизации подвижного азота рассматривалось через его содержание в биомассе мицелия, эктомикориз и плодовых тел. Полученные данные указывают на то, что сам процесс формирования плодовых тел у ЭМГ направлен на выполнение этой задачи.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные материалы позволяют считать, что плодоношение ЭМГ обусловлено поступлением углеводов от древесных растений и содержанием в почве подвижного азота. Последнее в основном и определяет сезонные колебания урожаев ЭМГ. Погодные условия влияют на плодоношение ЭМГ как непосредственно, преимущественно через водный и температурный режимы, так и косвенно, через изменение содержания в почве подвижного азота.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Предтеченская, О.О. Пространственное размещение и биомасса мицелия макромицетов в почвах сосновых и березовых лесов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24. / О.О. Предтеченская. — М., 1998. — 23 с.
- Чумак, Н.Ф. Микоризы сосны на песчаных почвах в связи с применением удобрений: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Н.Ф. Чумак. — Петрозаводск, 1981. — 25 с.
- Шубин, В.И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне / В.И. Шубин. — Л.: Наука, 1973. — 263 с.
- Шубин, В.И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование / В.И. Шубин. — Л.: Наука, 1990. — 197 с.

- Шубин, В.И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. I. Экологические ниши / В.И. Шубин // Микология и фитопатология. — 1998. — Т. 32. — Вып. 6. — С. 32–37.
- Шубин, В.И. Сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны / В.И. Шубин // Грибные сообщества лесных экосистем: материалы координационных исследований. — М. - Петрозаводск, 2000. — С. 181–206.
- Шубин, В.И. Эктомикоризные грибы в визуальной био-диагностике среды лесных биогеоценозов / В.И. Шубин // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. — М.-Петрозаводск, 2005(a). — С. 367–372.
- Шубин, В.И. Плодonoшение макромицетов при внесении удобрений в березняке разнотравном / В.И. Шубин // Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы проф. А.С. Бондарцева в БИНе, «Грибы в природных и антропогенных экосистемах»: Сб. тр. — СПб., 2005(б). — Т. 2. — С. 327–331.
- Rousseau, J.U., Reid C.P. Measurement of carbon cost in ectomycorrhizae / J.U. Rousseau, C.P. Reid // Appl. Continuous and Steady-State Meth. Root Biol.—Dordrecht etc. — 1989. — P. 183–196.
- Slankis, U. Über den Einfluss von  $\beta$ -indolylessigsäure und andere Wirkstoffen auf das Wachstum von Kiefernwurzeln / U. Slankis // Symb. Bot. Ups. — 1951. — 11. — S. 1–63.

---

Поступила в редакцию 29 января 2009 г.  
Принята к печати 13 марта 2009 г.