

УДК 634.0.421 : 634. 0. 416.5

С.И. Федоренко
(Институт леса УрО РАН)

С.А. Мочалов

(Уральская государственная лесотехническая академия)

Р. Лессиг

(Швейцарский федеральный НИИ леса, снега и ландшафта)

ПЕРВИЧНЫЕ СУКЦЕССИИ КОМПЛЕКСОВ КСИЛОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ВЕТРОВАЛЬНИКЕ

Изучены сукцессии насекомых - ксилобионтов и ксилотрофных базидиомицетов на ранней стадии биодеструкции древесины ветровальных и буреломных деревьев в подзоне южной тайги Уральской горно-лесной области.

Образование ветровальников - обычное явление в перестойных, пораженных корневыми гнилями, расстроенных рубками, реже - здоровых ненарушенных древостоях, подвергшихся воздействию ураганов и смерчей, когда скорость ветра превышает 20 м/с (Скворцова, Уланова, Басевич, 1983).

Ветровальные и буреломные деревья становятся объектом заселения ксилофильных организмов. На раннем этапе заселения на ветровальниках представлены различные экологические группировки насекомых - ксилофагов и сопутствующий им комплекс энтомофагов. Этот этап, по определению Б.М. Мамаева (1977), соответствует сколитидной и церамбицидной стадиям биологического разрушения древесины, на которых происходит активное проникновение бактерий и микромицетов под поврежденную ксилофагами кору и через механические повреждения на упавших деревьях, не являющихся активными разрушителями лигно-целлюлозного комплекса древесины и отсутствующих на здоровых деревьях до ветровала.

По мере отработки кормового субстрата насекомыми - ксилофагами, бактериями, микромицетами - происходит постепенная естественная смена ксилобионтных организмов. Среди насекомых появляются представители сапрофагов, некрофагов, факультативных хищников, факультативных мицетофагов и т.д. (Мамаев, Кривошеина, Потоцкая, 1977). Микобиота на ветровальной и буреломной древесине обогащается ксилотрофными базидиомицетами, обладающими специфическими ферментами и способными активно воздействовать на

сложный лигно-целлюлозный комплекс (Рипачек, 1967; Частухин, Николаевская, 1969).

На Среднем Урале сукцессии ксилофильных организмов на ветровальниках изучены недостаточно. К тому же отсутствует комплексный подход к изучению важнейших групп организмов - биодеструкторов древесины ветровальных и буреломных деревьев, несмотря на то, что освоение древесины осуществляется ими одновременно. Наиболее полные данные получены на ветровальниках Висимского заповедника по экологическим группировкам короедов (Куликов, Малоземов, 1977) и первичным сукцессиям ксилотрофных базидиомицетов (Мухин и др., 1996; Ставишенко, 1997).

Нами в течение двух лет (1996, 1997 гг.) изучался видовой состав и первичные сукцессии комплекса ксилофильных насекомых и ксилотрофных базидиомицетов на ветровальнике, образовавшемся после урагана 18 августа 1994 г. в Атигском лесничестве Нижне - Сергинского лесхоза в подзоне южной тайги Уральской горно-лесной области (Колесников, 1969).

Основные лесообразующие породы района исследований - ель, пихта, береза с примесью сосны и единично осины, последняя на ветровальнике практически отсутствует.

Разнообразие объектов изучения, условий для заселения упавших деревьев комплексом ксилофильных сообществ и экологических особенностей ксилобионтов потребовало использования как общепринятых, так и нестандартных методов исследований, которые позволили снизить степень искусственного нарушения коры. Например, закладка учетных палеток (1 пог. м или 1 дм²) проводилась либо путем снятия коры, либо большей частью путем ее внешнего осмотра в районе поселения ксилофильных насекомых или образования плодовых тел грибов. Это позволило установить их видовой состав, дать количественную оценку распространенности и степени участия в процессе биодеструкции древесины. Обследование проводилось в пределах 38 ППП на ветровальнике и 20 - в стене леса на разном удалении от кромки.

Исследования показали, что ветровальные и буреломные деревья в первую очередь заселяются насекомыми - ксилофагами, но этот процесс происходит по индивидуальной схеме и неравномерно по времени для каждого ствола в зависимости от породы и диаметра дерева, степени повреждения коры и кроны, параметров микроклимата, складывающегося вокруг поваленных стволов и зависящего от суточного колебания температуры и влажности, затенения, расположения упавшего дерева над уровнем земли и его экспозиции.

Большое значение имеет эффект первопоселенца в конкурентной борьбе ксилофагов за освоение кормового субстрата. Так, отмечены случаи заселения стволов ели усачами из рода *Monochamus* с плотностью 15 - 25 поселений на 1 пог. м без участия короедов. Кроме этого, буреломные деревья заселялись насекомыми и грибами быстрее ветровальных, так как последние еще сохраняют связь с почвой, обладая некоторое время достаточной энтомоустойчивостью, что согласуется с данными других исследователей (Положенцев, 1953; Маслов, Кутев, Прибылова, 1973; Мозолевская, Катаев, Соколова, 1984). В результате комплексы ксилофильных сообществ буреломных и ветровальных деревьев имеют определенные различия по видовому составу и характеру формирования экологических группировок.

Активное заселение поваленных деревьев ксилофагами на ветровальнике происходило в 1995 - 1996 гг. (табл. 1). По количеству видов и плотности поселений на ели и сосне преобладали *Scolytidae* (51,6%) и *Cerambycidae* (29,0%). Бурелом пихты активно заселялся усачом *Monochamus urussovi*, а на березе были обычны *Scolytus ratzeburgi* и *Elateroides dermestoides*. Среди хищных насекомых на хвойных в этот период наиболее часто встречались личинки и имаго карапузиков (*Histeridae*) и пестряков (*Cleridae*).

К осени 1997 г. большинство стволов ели, березы и сосны было отработано короедами, златками, усачами, сверлилами, рогохвостами и покинуто, но были отмечены свежие поселения усачей *Rhagium*, особенно многочисленные в комлевой части толстомерных деревьев ели - до 5 - 7 шт. на 1 пог. м. В единичных стволах ели продолжали развитие усачи *Monochamus* spp. и рогохвосты. Под корой ели и сосны с диаметром более 25 см в участках, отработанных короедами, выявлены личинки шелкунов (*Elateridae*), трухляков (*Pythidae*), стволоедок (*Xylorhagidae*), доля которых от общего количества видов составила 45,5%. На толстомерных ветровальных деревьях сосны в области грубой коры выявлены костянки (*Lithobionomorpha*), плотность поселения которых достигала 3 - 4 особи на 1 пог. м ствола. На стволах пихты с диаметром до 20 см поселений ксилофагов за период исследований не зафиксировано; луб на деревьях был отмерший, а кора, особенно в верхней части, сильно отслоилась. Стволы пихты с диаметром более 20 см заселялись только усачами и рогохвостами.

Заселение упавших стволов ксилофильными насекомыми на ветровальнике сопровождалось на хвойных породах (сосна, ель) появлением деревоокрашивающих и плесневых грибов; на березе особенно быстрое отмирание луба, побурение и подпар древесины отмечались в районе поселения *Scolytus ratzeburgi* и *Elateroides dermestoides*.

Таблица 1

Энтомокомплекс ветровальных и буреломных деревьев

№	Отряд, семейство, вид	Ель		Пихта		Сосна		Береза	
		1995-1996	1997	1995-1996	1997	1995-1996	1997	1995-1996	1997
		COLEOPTERA	-	-	-	-	-	-	-
	Buprestidae	-	-	-	-	-	-	-	-
1	<i>Anthaxia quadripunctata</i> (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-
2	<i>Phaenops cyanea</i> (F.)	-	-	-	-	+	-	-	-
	Cerambycidae	-	-	-	-	-	-	-	-
3	<i>Acantocinus aedilis</i> (L.)	-	-	-	-	+	-	-	-
4	<i>Leptura virens</i> (L.)	-	-	-	-	+	-	-	-
5	<i>Monochamus galloprovincialis</i> (Ol.)	-	-	-	-	+	-	-	-
6	<i>M. sutor</i> (L.)	+	+	-	-	+	-	-	-
7	<i>M. urusovi</i> (Fish.)	+	+	+	+	-	-	-	-
8	<i>Rhagium inquisitor</i> (L.)	+	+	-	+	+	+	+	-
9	<i>R. mordax</i> (Deg.)	+	+	-	-	+	-	+	+
10	<i>Saperda scalaris</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	+	-
11	<i>Tetropium castaneum</i> (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-
	Curculionidae	-	-	-	-	-	-	-	-
12	<i>Pissodes pini</i> (L.)	-	-	-	-	+	-	-	-
	Elateridae	-	-	-	-	-	-	-	-
13	<i>Adelocera fasciata</i> (L.)	-	+	-	-	-	+	-	-
14	<i>Stenagostus rufus</i> (Deg.)	-	-	-	-	-	-	+	-

Продолжение табл. 1

№	Отряд, семейство, вид	Ель		Пихта		Сосна		Береза	
		1995-1996	1997	1995-1996	1997	1995-1996	1997	1995-1996	1997
	Lymexyloidae	-	-	-	-	-	-	-	-
15	Elateroides dermestoides (L.)	-	-	-	-	-	-	+	+
	Pythidae	-	-	-	-	-	-	-	-
16	Pytho depressus (L.)	-	+	-	-	-	+	-	-
17	P. kolwensis (C. Sahlb.)	-	+	-	-	-	+	-	-
	Scolytidae	-	-	-	-	-	-	-	-
18	Blastophagus piniiperda (L.)	-	-	-	-	+	-	-	-
19	Cryphalus saltuarius (Weise.)	+	-	-	-	-	-	-	-
20	Crypturgus cinereus (Hrbst.)	+	-	-	-	-	-	-	-
21	C. pusillus (Gill.)	+	-	-	-	-	-	-	-
22	Dryocoetes autographus (Ratz.)	+	-	-	-	-	-	-	-
23	Hylurgops glabratus (Zett.)	+	-	-	-	-	-	-	-
24	Ips duplicatus (R. Sahlb.)	+	-	-	-	-	-	-	-
25	I. sexdentatus (Boern.)	-	-	-	-	+	-	-	-
26	I. typographus (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-
27	Orthotomicus proximus (Eichh.)	+	-	-	-	+	-	-	-
28	O. suturalis (Gill.)	+	-	-	-	+	-	-	-
29	Pityogenes chalcographus (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-
30	Pityophthorus micrographus (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-

Окончание табл. 1

№	Отряд, семейство, вид	Ель		Пихта		Сосна		Береза	
		1995-1996	1997	1995-1996	1997	1995-1996	1997	1995-1996	1997
31	<i>Polygraphus polygraphus</i> (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-
32	<i>Scolytus ratzeburgi</i> (Jans.)	-	-	-	-	-	-	+	-
33	<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratz.)	+	-	+	-	-	-	-	-
34	<i>Xyloterus lineatus</i> (Ol.)	+	-	-	-	-	-	-	-
	DIPTERA	-	-	-	-	-	-	-	-
	Xylophagidae	-	-	-	-	-	-	-	-
35	<i>Xylophagus cinctus</i> (Deg.)	-	+	-	-	-	+	-	-
	HYMENOPTERA	-	-	-	-	-	-	-	-
	Siricidae	-	-	-	-	-	-	-	-
36	<i>Urocerus gigas</i> (L.)	+	+	+	+	-	-	-	-

Таблица 2

Биота ксилотрофных базидиомицетов ветровальных и буреломных деревьев

№	Порядок, семейство и вид гриба	Ель		Пихта		Сосна		Береза	
		1995- 1996	1997	1995- 1996	1997	1995- 1996	1997	1995- 1996	1997
	AGARICALES	-	-	-	-	-	-	-	-
	Polyporaceae	-	-	-	-	-	-	-	-
1	<i>Lentinus strigosus</i> (Schw.) Fr.	-	-	-	-	-	-	-	+
	APHYLLOPHORALES	-	-	-	-	-	-	-	-
	Coniophoraceae	-	-	-	-	-	-	-	-
2	<i>Coniophora olivaceae</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	+	+	-	-	-	-	-	-
3	<i>C. puteana</i> (Shum.: Fr.) H. Karst.	-	-	-	-	-	+	-	-
	Corticaceae	-	-	-	-	-	-	-	-
4	<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.: Fr.) Pouz.	-	-	-	-	-	-	-	+
5	<i>Cylindrobasidium evolvens</i> (Fr.: Fr.) Julich	-	+	-	-	-	-	-	-
6	<i>Phanerochaete sanguinea</i> (Fr.) Pouz.	-	+	-	-	-	-	-	-
7	<i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.: Fr.) Julich	-	-	-	-	+	+	-	-
8	<i>Plicatropopsis crispa</i> (Pers.: Fr.) Reid	-	-	-	-	-	-	-	+
	Hymenochaetaeae	-	-	-	-	-	-	-	-
9	<i>Hymenochaete mougeotii</i> (Fr.) Cooke	-	-	-	+	-	-	-	-
	Poraceae	-	-	-	-	-	-	-	-
10	<i>Bierkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) P. Karst.	-	-	-	-	-	-	-	+
11	<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.: Fr.) Murr.	-	-	-	-	-	-	-	+
12	<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bott.: Fr.) Schroet	-	-	-	-	-	-	-	+

Окончание табл. 2

№	Порядок, семейство и вид гриба	Ель		Пихта		Сосна		Береза	
		1995- 1996	1997	1995- 1996	1997	1995- 1996	1997	1995- 1996	1997
13	<i>Fomes fomentarius</i> (L.: Fr.) Fr.	-	-	-	-	-	-	-	+
14	<i>Fomitopsis pinicola</i> (Swartz.: Fr.) P. Karst.	-	+	-	-	-	+	-	+
15	<i>F. rosea</i> (Alb. et Schw.: Fr.) P. Karst.	-	+	-	-	-	-	-	-
16	<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Fr.) P. Karst.	-	+	-	+	-	+	-	-
17	<i>Irpex lacteus</i> (Fr.: Fr.) Fr.	-	-	-	-	-	-	-	+
18	<i>Lenzites betulina</i> (Fr.) Fr.	-	-	-	-	-	-	-	+
19	<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.	-	-	-	-	-	-	-	-
20	<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.: Fr.) P. Karst.	-	-	-	-	-	-	-	+
21	<i>Trametes hirsuta</i> (Wulf.: Fr.) Pil.	-	-	-	-	-	-	-	+
22	<i>T. ochraceae</i> (Pers.) Gilbn. & Ryv.	-	-	-	-	-	-	-	+
23	<i>T. versicolor</i> (L.: Fr.) Pil.	-	-	-	-	-	-	-	+
24	<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.: Fr.) Ryv.	-	+	-	+	-	-	-	-
25	<i>T. fusco-violaceum</i> (Fr.) Ryv.	+	+	-	-	+	+	-	-
26	<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Stereaceae</i>	-	+	+	+	-	+	+	+
27	<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.: Fr.) S. F. Gray	-	-	-	-	-	-	-	-
28	<i>Sanguinolentum</i> (Alb. & Schw.: Fr.) Fr.	-	+	-	+	-	+	-	-
	TREMELLALES	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tremellaceae	-	-	-	-	-	-	-	-
29	<i>Exidia glandulosa</i> Fr.	-	-	-	-	-	-	-	+
30	<i>E.saccharina</i> Alb. & Schw.: Fr.	-	+	-	+	-	+	-	-

Начало образования единичных плодовых тел ксилотрофных базидиомицетов зафиксировано в 1996 г. (табл. 2), т. е. на второй год после ветровала: на ели отмечено два вида, на пихте, сосне и березе - по одному виду грибов.

Завершение сколитидной и церамбицидной стадий биодеструкции древесины ветровальных и буреломных деревьев совпало с массовым появлением к осени 1997 г. плодовых тел дереворазрушающих грибов, главным образом из порядка *Aphyllphorales* (90% от выявленных видов). Плодовые тела грибов чаще встречались в местах механического повреждения коры и вылетных отверстий ксилофагов, а на березе, кроме того, вентиляционных отверстий в поселениях *Scolytus ratzeburgi*. Развитие грибов на третий год после ветровала способствовало началу образования бурой гнили на хвойных (особенно на буреломных пнях сли) и развитию мрамора и белой мягкой гнили на березе.

Исследованный ветровальник по масштабам относится к локальным. К тому же большая часть деревьев с ветровальника была вывезена лесозаготовителями в первый год после ветровала. Имевшийся в окружающих древостоях ресурс ксилофагов был достаточным, чтобы в основном отработать кормовую базу за два (короеды, златки, сверлила) - три (усачи, рогахосты) года. Рассредоточение ксилофагов с ветровальника в окружающие древостои не привело к заметному увеличению нормы естественного отпада в стене леса (50 - 125 м от кромки).

В целом исследования показали, что переломный момент в сукцессиях ксилофильных сообществ на начальной стадии биодеструкции древесины ветровальных и буреломных деревьев произошел на третий год после ветровала, когда большинством насекомых - ксилофагов кормовые объекты на ветровальнике были освоены и покинуты и начался процесс массового освоения древесины ксилотрофными базидиальными грибами.

На данной стадии биодеструкции древесины энтомокомплекс на ветровальнике не имеет столь важного значения, как сообщества ксилотрофных грибов, от видового состава и распространенности которых зависит скорость биотрансформации древесины на следующих стадиях.

ЛИТЕРАТУРА

Колесников Б.П. Леса Свердловской области // Леса СССР. М.: Наука, 1969. С. 64 - 124.

Куликов В.П., Малоземов Ю.А. Формирование экологических группировок короедов Висимского заповедника на ели сибирской // Ин-

форм. материалы Средне - Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1975 года. Свердловск, 1977. С. 41 - 45.

Мамаев Б.М. Биология насекомых - разрушителей древесины // Итоги науки и техники. Энтомология. М.: ВИНТИ, 1977. Т. 3. 213 с.

Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. Определитель личинок хищных насекомых - энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука, 1977. 392 с.

Маслов А.Д., Кутеев Ф.С., Прибылова М.В. Стволовые вредители леса. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 144 с.

Мухин В.А. и др. Изучение биодеструкции вывала в темнохвойных лесах Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург, 1996. С. 241 - 242.

Мозолева Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 152 с.

Положенцев П.А. Энтомоинвазия ветровальной сосны // Науч. зап. Воронежского лесохоз. ин-та. Воронеж, 1953. Т. XII. С. 126-194.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 276 с.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.

Ставищенко И.В. Микологический мониторинг в Висимском заповеднике // Проблемы охраны окружающей среды Уральского региона. Екатеринбург, 1997. С. 164 - 165.

Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 325 с.

S.I. Fedorenko, S.A. Mochalov

(Urals State Forestry Engineering Academy, Ekaterinburg, Russia)

R. Laessig

**(Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research,
Birmensdorf, Switzerland)**

PRIMARY SUCCESSIONS OF WOOD INHABITING COMMUNITIES IN A WINDTHROW AREA

Catastrophic disturbances occurred after a number of severe gales on August 18th, 1994, in the southern taiga of the Ural mountains. Following to the storm an interdisciplinary project was set on one windthrow area at the Nishnije Sergi forest enterprise (forest district Atig). This article presents the first results of two year investigations (1996-1997) in the experimental area