



УДК 581.5:582.475.2:[632.2.23+632.2.27]

***Е.В. Бажина, П.И. Аминев***

Бажина Елена Васильевна родилась в 1968 г., окончила в 1991 г. Сибирский технологический институт, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, доцент кафедры экологии и защиты леса Сибирского государственного технологического университета. Имеет около 80 печатных работ в области половой репродукции пихты сибирской.



Аминев Павел Иванович родился в 1954 г., окончил в 1976 г. Сибирский технологический институт, кандидат биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии и защиты леса Сибирского государственного технологического университета. Имеет 100 печатных работ по проблемам защиты растений и изучению микозов хвойных пород Сибири.



### **ОСОБЕННОСТИ СЕМЕНОШЕНИЯ И МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГОВ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ, ПОРАЖЕННЫХ РЖАВЧИНЫМ РАКОМ\***

Исследована распространенность ржавчинного рака в среднегорье Восточного Саяна, метамерная изменчивость побегов и особенности семеношения деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком. Отмечена тенденция к уменьшению биометрических показателей побегов и хвои, снижению семенной продуктивности макростробилов у пораженных деревьев.

*Ключевые слова:* пихта, ржавчинный рак, морфология побегов и хвои, семенная продуктивность макростробилов, качество семян.

Пихтовые леса занимают около 12,8 млн га, а запас древесины составляет 2,1 млрд м<sup>3</sup> [10]. Особое значение имеют горные пихтовые леса, выполняющие важные природозащитные и климаторегулирующие функции [8]. Между тем пихта сибирская (*Abies sibirica* Ldb.) оказалась крайне неустойчивой к воздействию неблагоприятных факторов абиотического и био-

---

\* Работа выполнена при финансовой поддержке ККФН-РФФИ, грант № 07-04-96810, и Красноярского краевого фонда науки, грант 12F0023С.

тического характера [1, 2]. Одним из факторов, повреждающих деревья пихты сибирской, является ржавчинный рак, вызываемый ржавчинным грибом *Melampsorella cerastii* Wint. [1, 4, 10]. Болезнь непосредственно не угрожает гибелью деревьям, но заметно снижает их механическую устойчивость, а при наличии опухолей уменьшается и прирост по высоте (в среднем на 12 %) [10]. Раковые язвы вызывают заселение деревьев дереворазрушающими грибами *Phellinus hartigii* (Alb. Et Schnab.) Bond и *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst. При этом деформируются кроны (увеличивается угол отхождения веток от ствола, усыхают побеги), что, однако, не сказывается на общей урожайности шишек [9]. Цель наших исследований заключалась в изучении распространенности ржавчинного рака в среднегорье Восточного Саяна, а также его влияния на морфологию побегов, хвои и семеношение деревьев пихты сибирской.

Исследования проводили в 2001 и 2002 гг. на территории заповедника «Столбы»\*. Объектами изучения служили здоровые и пораженные ржавчинным раком деревья пихты сибирской. Были заложены четыре пробные площади: № 1 и 2 на высоте 440 ... 520 м над ур. м. (долины р. Лалетина и Б. Сынжул), № 3 и 4 – на высоте 630 ... 680 м над ур. м. (верховья р. Калтат, юго-западный и северо-западный склоны). Состояние деревьев определяли по визуальным признакам (наличие «ведьминых метел», раковых язв и опухолей). По размерам «ведьмины метлы» классифицировали на следующие категории: мелкие – до 20 см в диаметре, средние – 20 ... 50 см, крупные – более 50 см. Для оценки влияния ржавчинного рака на пихту сибирскую на каждой пробной площади с 30 здоровых и пораженных деревьев возраста 100 ... 160 лет собирали шишки и по 25 ... 30 побегов разной сексуализации (женские, мужские и вегетативные) последних 5 ... 10 лет. Морфологические параметры анализировали по следующим показателям: длине, диаметру, охвоенности побегов, длине, толщине и массе воздушно-сухой хвои. Семеношение оценивали по семенной продуктивности макростробилов и качеству семян [6, 12]. Статистическую обработку проводили при помощи пакета анализа Microsoft Excel 2000, достоверность различий оценивали через критерий  $\lambda$ , основанный на сравнении накопленных частот распределений [11].

Распространенность и локализация ржавчинного рака. Распространенность рака пихты на обследованной территории довольно высока и варьирует от 21,4 до 71,4 % на разных пробных площадях (табл. 1). При этом чаще встречаются крупные и средние «ведьмины метлы», что свидетельствует о длительном периоде поражения деревьев. Максимальная степень поражения раком отмечена на пробе № 2 (долина р. Сынжул), которая располагается на северо-восточной границе заповедника и г. Красноярска. Можно предположить, что деревья здесь ослаблены из-за повышенного

---

\* Авторы выражают благодарность директору заповедника «Столбы» А.В. Кнорре за возможность исследований на территории заповедника.

Таблица 1

**Распространенность ржавчинного рака пихты сибирской  
на пробных площадях**

№ пробной площади	Тип леса, состав древостоя	Характеристика деревьев			Процент пораженных раком деревьев		Распределение «ведьминых метел» по размерам, %		
		Возраст, лет	Высота, м	Диаметр на 1,3 м, см	с опухольями	с «ведьмиными метлами»	Мелкие	Средние	Крупные
1	Пихтарник разнотравный с примесью пихты, 5П1Л1Е2Б1Ос	149,0±22,6	16,0±1,1	29,0±1,9	14,2	7,2	25,5	28,6	45,9
2	Пихтарник крупнотравный, 8П1С1Е+Б	147,0±3,4	19,0±1,2	30,0±1,9	21,2	50,2	25,4	22,2	52,4
3	Пихтарник разнотравно-зеленомошно-вейниковый, 9П1Б+К,Е	145,0±2,9	19,0±1,2	29,0±1,4	17,3	13,6	20,0	50,0	30,0
4	Пихтарник разнотравно-вейниковый, 9П1Б+К,Е	149,0±22,6	16,0±1,1	29,0±1,9	16,2	15,2	33,3	45,8	20,8

Таблица 2

**Характер расположения «ведьминых метел» и раковых опухолей**

№ пробной площади	Распределение опухолей по стволу, %				Локализация «ведьминых метел» по частям кроны, %		
	в нижней части	в средней части	в верхней части	по всему стволу	нижней	средней	верхней
1	41,9	1,1	36,6	20,4	41,2	39,7	19,1
2	80,3	15,5	–	4,2	44,4	30,6	25,0
3	75,6	2,0	10,2	12,2	12,5	60,0	27,5
4	82,4	8,8	5,9	2,9	12,5	37,5	50,0

загрязнения атмосферы [3]. Известно, что низкие дозы поллютантов стимулируют рост ржавчинных грибов [13]. У пораженных деревьев сохраняется специфичная для пихты сибирской структура кроны [6], и только в случае крайне высокой степени поражения (более 8 «ведьминых метел» на дерево) плагиотропизм ветвей меняется на положительный геотропизм. Как правило, раковые опухоли локализуются в нижней части ствола дерева, а «ведьмины метлы» – в нижней и средней частях кроны (табл. 2). Вместе с тем у

значительного числа деревьев опухоли образовывались в верхней части ствола, в генеративном ярусе, либо распределялись по нему равномерно, что, возможно, отрицательно влияет на семеношение и продуктивность.

Сведения о распространенности ржавчинного рака у пихты сибирской довольно противоречивы. В равнинных лесах, в различных лесорастительных условиях, она не превышает 8 % [10]. В лесах Западного Саяна с увеличением высоты над уровнем моря зараженность раком возрастает до 50 % [5]. Автор объясняет это разреженностью полога и биологией ржавчинного гриба, возможно, требующего резкой смены температур для образования эцидоспор. Представленные выше данные свидетельствуют о широкой распространенности заболевания в горах Восточного Саяна, что подтверждает мнение В.А. Алексева [1] о его эпифитотии.

Морфология побегов и хвои\*. Исследования показали, что поражение деревьев пихты ржавчинным раком отрицательно влияет на прирост побегов и хвои генеративной сферы (рис. 1, 2). У больных деревьев

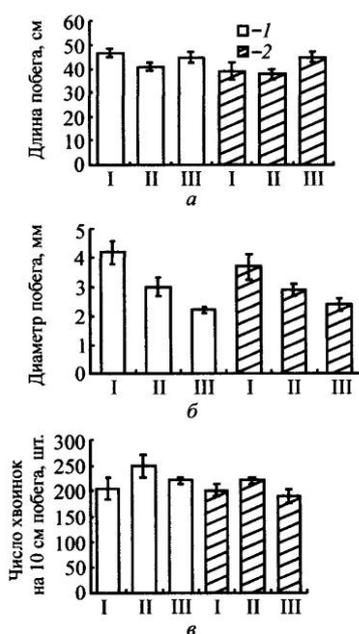


Рис. 1. Морфологические характеристики побегов деревьев пихты сибирской различного состояния: I – побеги женской; II – мужской сексуализации; III – вегетативные побеги; 1 – здоровые деревья; 2 – больные деревья

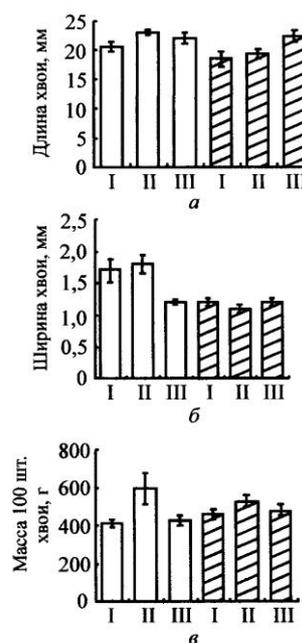


Рис. 2. Характеристики хвои деревьев пихты сибирской различного состояния (обозначения см. на рис. 1)

\* На биометрические характеристики побегов, хвои и макростробиллов пихты сибирской сильное влияние оказывает абсолютная высота произрастания древостоев. Для исключения влияния этого фактора ниже представлены данные, полученные в сходных лесорастительных условиях, на п/п № 1 и 2.

Таблица 3

**Семенная продуктивность макростробилов здоровых и больных раком деревьев пихты сибирской**

Год	Состояние деревьев	Размеры шишек, мм		Число семенных чешуй, шт.		Число семян, шт.		Процент семян	
		Длина	Ширина	всего	развитых	всего	развитых	всего	развитых
2001	Здоровые	79,0±6,0	26,0±1,0	182,0±17,0	157,0±15,5	315,0±31,0	271,0±24,1	86,0±0,5	75,0±0,5
	Больные	68,0±3,1	24,0±0,8	156,0±6,1	130,0±5,7	258,0±11,6	221,0±10,3	82,0±0,9	70,0±1,1
2002	Здоровые	65,0±1,2	20,0±0,4	177,0±3,4	149,0±3,5	299,0±13,7	248,0±16,7	83,0±4,3	70,0±5,1
	Больные	60,0±1,8	19,0±0,5	150,0±6,8	126,0±6,2	264,0±14,4	219,0±12,5	63,0±11,0	53,0±9,2
Критерий λ		2,52	0,32	7,18	7,18	13,18	11,59	0,64	0,01
Доля влияния деревьев, %		13,1	Различия недостоверны	20,2	23,3	14,7	11,0	Различия недостоверны	
Уровень значимости, %		0,05		0,01	0,01	0,05	0,05		

достоверно уменьшались масса хвои и охвоенность генеративных побегов. Значения критерия λ составляли 2,12; 1,45; 3,54 и 6,95 для массы хвои, охвоенности мужских, вегетативных и женских побегов соответственно. Наблюдалась также тенденция к снижению линейного прироста побегов и хвои генеративных ярусов (на 1,2 ... 38,9 % по разным показателям), тогда как показатели вегетативных побегов практически не изменялись.

Особенности семеношения деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком. Для пихты сибирской характерно ее устойчивое семеношение. Даже в неурожайные годы на некоторых деревьях есть шишки. Урожай в лесных экосистемах заповедника «Столбы» варьируют в большей степени по годам, чем в зависимости от условий произрастания. В урожайные годы число шишек на дереве может превышать 150. В 2001–2002 гг. независимо от условий произрастания и абсолютной высоты местности число шишек колебалось от 10 до 25 ... 30 шт. на дереве.

Исследования показали, что поражение ржавчинным раком негативно влияет на семенную продуктивность макростробилов пихты сибирской. У деревьев, имеющих видимые признаки повреждения, снижаются линейные параметры женских шишек (табл. 3). Значительно уменьшаются такие характеристики, как длина макростробилов (на 7,7 ... 13,9 % в разные годы), число семенных чешуй (на 14,3 ... 17,0 %), число семян (на 11,7 ... 18,5 %). Сравнение частот распределений

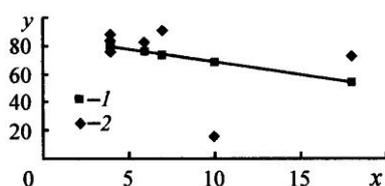


Рис. 3. Регрессия между семенной продуктивностью макростробилов (y) и степенью поражения деревьев ржавчинным раком (x) (оценивалась по количеству «ведьминых метел» и опухолей):  $y = -1,7824x + 86,22$ ; 1 – предсказанные; 2 – фактические данные

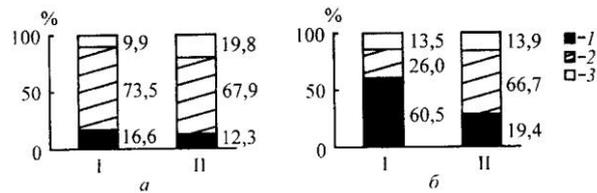


Рис. 4. Распределение семян деревьев пихты сибирской различного состояния в 2001 г. (а) и 2002 г. (б) по категориям качества: I – больные деревья; II – здоровые; 1 – полнозернистые семена; 2 – поврежденные конобионтами; 3 – пустые и без зародыша

при помощи критерия  $\lambda$  показало, что различия достоверны при  $P_{0,95-0,99}$ . Регрессионный анализ выявил достоверное, хотя и слабое, влияние состояния деревьев на показатели структуры урожая макростробилов (рис. 3), семенная продуктивность которых уменьшалась на 4,7 ... 24,3 % в разные годы.

Исследованиями установлено, что качество семян пихты сибирской, как правило, низкое как у пораженных, так и у здоровых деревьев (рис. 4). Анализ семян по категориям стерильности показал, что большая их часть повреждается энтомофагами. Интересно отметить, что в 2002 г. резко (почти в три раза) увеличилась доля полнозернистых семян у здоровых деревьев.

Влияние паразитных грибов простирается на все жизненные функции больного растения [4, 14]. Патологически изменяются активность фотосинтеза и диссимиляции, нарушается нормальный водный режим и общая координация работы ферментного аппарата, содержание фитогормонов и т. д. В результате снижается продуктивность больного растения.

Процессы формирования семян и особенности семеношения пихты зависят от комплекса факторов: лесорастительных и погодноклиматических условий, урожая предшествующего года, статуса дерева [7]. В последние десятилетия в горах Южной Сибири наблюдается нарушение гомеостаза лесных экосистем под влиянием антропогенных факторов [2, 8]. Значительная распространенность ржавчинного рака на фоне стрессовых условий, которые сложились в среднегорье Восточного Саяна, несомненно, затрудняет лесовосстановительный процесс пихты сибирской.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев, В.А. Ржавчинный рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике и учету [Текст] / В.А. Алексеев. – СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. – 31с.
2. Бажина, Е.В. К проблеме усыхания пихтовых лесов [Текст] / Е.В. Бажина, И.Н. Третьякова // Успехи современной биологии – 2001. – Т. 121, № 6. – С. 626–631.

3. Коловский, Р.А. Биоиндикация в заповеднике «Столбы»: оценка и прогноз [Текст] / Р.А. Коловский, М.А. Бучельников // Тр. гос. заповедника «Столбы». – Красноярск, 2001. – Вып. 17. – С. 226–244.

4. Купревич, В.Ф. Физиология больного растения [Текст] / В.Ф. Купревич. – Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 300 с.

5. Лебкова, Г.Н. *Melampsorella cerastii* Winter на пихте сибирской в Западном Саяне [Текст] / Г.Н. Лебкова // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 1. – Новосибирск: Наука, 1970. – С. 175–178.

6. Минина, Е.Г. Геотропизм и проявление пола у хвойных [Текст] / Е.Г. Минина, И.Н. Третьякова. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. – 198 с.

7. Некрасова, Т.П. Плодоношение пихты сибирской [Текст] / Т.П. Некрасова, А.П. Рябинков. – Новосибирск, 1978. – 150 с.

8. Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири [Текст] / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск: Наука, 1986. – 226 с.

9. Третьякова, И.Н. Морфоструктура кроны и урожайность пихты сибирской, поврежденной трутовиком Гартига и «ведьминой метлой» [Текст] / И.Н. Третьякова, Д.А. Косинов // Лесоведение. – 2003. – № 5. – С. 65–68.

10. Фалалеев, Э.Н. Пихта [Текст] / Э.Н. Фалалеев. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 85 с.

11. Шмидт, В.М. Математические методы в ботанике [Текст]: учеб. пособие / В.М. Шмидт. – Л.: Ленингр. ун-т, 1984. – 288 с.

12. Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом [Текст] / М.А. Щербакова. – Красноярск, 1965. – 35 с.

13. Gryzywacz, A. The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland [Text] / A. Gryzywacz, J. Wazny // Eur. J. For. Path. – 1973. – Vol. 3. – P. 129–141.

14. Engesser, R. Nicht alle Weisstannen washsen in den Himmel [Text] / R. Engesser, B. Forster, O. Odematt // Wald und Holz. – 2000. – Vol. 81, N 4. – С. 51–54.

Сибирский государственный  
технологический университет

Поступила 12.01.05

*E.V. Bazhina, P.A. Aminev*

### **Peculiarities of Seed Productivity and Shoot Morphology of Fir Trees Affected by *Melampsorella Cerastii* Wint**

The occurrence of *Melampsorella Cerastii* Wint in Eastern Sayan mountains, metameric shoots variability and peculiarities of seed productivity are studied for *Abies sibirica* Ldb. affected by *Melampsorella cerastii* Wint. The tendency of decreasing the biometrical parameters of shoots and needles, reduction of seed productivity of macrostrobiles is marked.