

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ МИКОПАТОЦЕНОЗОВ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ В АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ПОРОСЛЕВЫХ ДУБРАВАХ

А.В. ДУНАЕВ, Е.Н. ДУНАЕВА, С.В. КАЛУГИНА

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород,
(Dunaev_A@bsu.edu.ru, kiriyushenko@bsu.edu.ru)

TO THE QUESTION OF THE STRUCTURE OF POLYPORE FUNGI MYCOPATHOCENOSES IN ANTHROPOGENICALLY TRANSFORMED COPPIC OAK FORESTS

A.V. DUNAEV, E.N. DUNAEVA, S.V. KALUGINA

Belgorod State National Research University, Belgorod (Dunaev_A@bsu.edu.ru, kiriyushenko@bsu.edu.ru)

Резюме. Статья посвящена изучению пространственно-экологического строения индивидуальных сообществ патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом (ППГ), или элементарных P_Q -микопатоценозов. Показано, что каждый элементарный P_Q -микопатоценоз это система, обнаруживающая закономерное сложение из индивидуальных микоцеек, микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий ППГ, приуроченных к дубу.

Ключевые слова: пространственно-экологическое строение, патогенные трутовые грибы на дубе черешчатом (ППГ на дубе, ППГ), микоценоячейка, микосинузия, P_Q -микопатоценоз.

Abstract. The article is devoted to study of spatial-ecological structure of individual communities of the Pathogenic Polypore Fungi on Pedunculate oak (PPF), or an elementary P_Q -mycopathocenos. It is shown that each elementary P_Q -mycopathocenos is a system that detects a logical addition of the individual mycocells, mycocenocells, mycosynusia and macromycosynusia of PPF dedicated to the oak.

Key words: spatial-ecological structure, Pathogenic Polypore Fungi on Pedunculate oak (PPF on oak, PPF), mycocenocell, mycosynusia, P_Q -mycopathocenos.

Лесной микоценоз в составе лесного биоценоза является достаточно сложным образованием. Он включает комплексы разных в эколого-функциональном отношении грибных организмов. Например, комплекс дереворазрушающих грибов, комплекс микоризо-

образователей, комплексе подстилочных сапротрофов и т. п. С учётом более детальных особенностей биоэкоморфологии и трофотопической приуроченности позволено выделять сходные в указанных планах виды грибов, представляющие относительно небольшие сообщества, концентрирующие внимание исследователя таким образом, что соотносится с наибольшей полнотой изучить их природу. Одним из таких сообществ является «сообщество патогенных трутовых грибов из группы *Polyporaceae* s. l. на дубе черешчатом *Quercus robur* L.» (« P_Q -микопатоценоз»). Это совокупность ценопопуляций патогенных трутовых грибов (ПТГ), приуроченных к дубу черешчатому в пределах биотопа, занимаемого дубравным биоценозом. P_Q -микопатоценоз в составе микоценоза дубравы, или, как мы его называем [Дунаев и др., 2015], локальный P_Q -микопатоценоз, в общем случае не однороден, главным образом, вследствие неоднородности дубравного фитоценоза, к которому он привязан. Он состоит из элементарных P_Q -микопатоценозов, каждый из которых представляет относительно однородно сложенную совокупность ценопопуляций ПТГ, приуроченных к дубу черешчатому в границах индивидуального дубравного фитоценоза. Элементарный P_Q -микопатоценоз обладает собственной внутренней структурой. О некоторых аспектах общей структуры элементарных P_Q -микопатоценозов имеются кое-какие представления [Дунаев и др., 2015], но вот план пространственного (пространственно-экологического) строения остается не прорисованным. Восполняют этот пробел представления, изложенные в настоящей работе. Цель работы заключалась в выяснении общего принципа пространственного строения элементарных P_Q -микопатоценозов. Задачи ставились следующие. 1) На основании данных полевых журналов 2010–2016 гг., где фиксировались микоценологические наблюдения, выделить пространственно обособленные микоценологические структуры в составе элементарных P_Q -микопатоценозов. 2) Выяснить, каким образом на их основе складывается индивидуальные грибные сообщества.

Объектом исследований являлись сообщества патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом в биоценозах порослевых дубрав юго-запада Среднерусской возвышенности (в административных границах Белгородской области). Предметом исследования выступала пространственно-экологическая структура названных сообществ. Методы исследований применялись следующие: 1) полевые методы: фитопатологические, микоценологические [Руководство по планированию ..., 2007; Дунаев и др., 2015]; 2) камеральные методы: структурный анализ с привлечением принципов выделения внутрифитоценозных [Дылис, 1978; Номоконов, 1989; Ипатов, Кирикова, 1997] и внутримикоценозных [Пензина, 2003; Сафонов, 2004] пространственных структур.

В исходном пункте дальнейшего изложения следует высказать следующие основные положения. 1. Элементарный P_Q -микопатоценоз трофотопически привязан к древостою дуба в границах однородного лесорастительного участка. 2. Каждый вид из состава элементарного P_Q -микопатоценоза имеет свои особенности приуроченности к живым деревьям дуба и к дубовому субстрату вообще. 3. Индивидуальные живые деревья дуба и их поствитальные образования (сухостой, валеж, пни, сломы) с заселившими их жизнедеятельными представителями ПТГ, образующими свежие структуры спороношения (плодовые тела, гименальные слои) являются единицами учёта участия видов ими представляемых в составе элементарного P_Q -микопатоценоза. 4. Отдельные особи ПТГ (включая их наружные плодовые тела и внутренний мицелий) представляют морфологические объекты более мелкого масштаба, чем взрослые деревья дуба и их поствитальные образования (мортобъекты), поэтому пространственные структуры ими образуемые (не без участия дуба-носителя) могут иметь свою размерную специфику.

Пространственное строение лесного фитоценоза обычно рассматривают в двух измерениях [Дылис, 1978; Номоконов, 1989; Ипатов Кирикова, 1997]: в вертикальном и горизонтальном. В вертикальном измерении рассматривают стратификацию толщи фитоценоза на фитогоризонты (слои, ярусы). В горизонтальном – членение площади фитоценоза

на элементы неоднородности (пятна, мозаики), обособленные структурные единицы и группы. В качестве структурных единиц и групп в фитоценологии выделяются микроструктуры [Номоконов, 1989] – единичные растительные субстраты микроценозов (пни, валеж и т. п.) и растительные микрогруппировки. В роли микрогруппировок рассматриваются синузии 3-го порядка по Х. Гамсу, или синузии-микрогруппировки [Номоконов, 1989], или гиперсинузии [Ипатов, Кирикова, 1997]. Впрочем, синузальность относится и к только экологической структуре сообщества [Стороженко, 2010], которая морфологически вряд ли может быть представлена иначе, как в пространстве. В качестве пространственной структуры фитоценоза может рассматриваться и фитоценоячейка в своей морфоэкологической проекции (например, микробиогруппа порослевых деревьев от одного материнского пня). Т.е., по нашему мнению, говоря о пространственном строении фитоценоза, есть смысл говорить о пространственно-экологическом его строении.

Стоит видимо заметить, что существуют внутрифитоценоотические микрогруппировки разного масштаба: от куртины из считанных деревьев с их фитогенным окружением до гиперсинузии размеров крупного выдела в составе фитоценоза. На наш взгляд следует различать синузии-микрогруппировки (гиперсинузии-микрогруппировки), которые не определяют характерный облик фитоценоза, и синузии-группировки (гиперсинузии-группировки), которые определяют его характерный облик.

Поскольку лесной микроценоз «привязан» к лесному фитоценозу, пространственное строение его будет зависеть от пространственного строения лесного фитоценоза, создающего среду обитания. В контексте дальнейшего изложения мы будем анализировать пространственное строение элементарных сообществ ПТГ (*P_Q*-микопатоценозов), приуроченных к дубу черешчатому и связанным с индивидуальными дубравными фитоценозами в составе дубравных урочищ. Под индивидуальным дубравным фитоценозом понимается контур растительности определенного пространственного строения [Ипатов, Кирикова, 1998], в состав которого входит фитосинузия-ценопопуляция *Q. robur*.

Понятия, используемые для описания пространственного строения грибных сообществ звучат сходно с таковыми, описывающими строение растительных сообществ: микогоризонт [Пензина, 2003; Стороженко, 2010]; микоценоячейка [Мухин, 1993; Сафонов, 2004], или микосоциета [Пензина, 2003]; микосинузия [Пензина, 2003; Стороженко, 2010]; микоценоз [Каламэкс, 1975; Сафонов, 2004; Пензина, 2003; Стороженко, 2010]. В отношении вертикального строения сообщества ПТГ следует отметить приуроченность видов к подкроновому фитогоризонту дуба, который может быть несколько условно расложен на следующие микогоризонты: верхнестволовой, среднестволовой, нижнестволовой, комлевой, корневой. В верхне- и среднестволовых микогоризонтах чаще сосредоточены представители *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemelä. В средне- и нижнестволовых – *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, *Halpailopilus croceus* (Pers.) Donk., *Fomes fomentarius* (L.) Fr. В нижнестволовом и комлевом – *L. sulphureus*, *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., *Daedalea quercina* (L.) Pers. В комлевом и корневом – *Pseudoinonotus dryadeus* (Pers.) T. Wagner & M. Fisch., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray. Что касается поствитальных образований дуба (мортобъектов), не имеющих выраженной вертикали, то в их среде выделяются мортгоризонты пней, корней, валежа [Стороженко, 2010], к которым могут быть привязаны соответствующие микогоризонты видов из состава ПТГ, обладающих выраженными сапротрофными свойствами (*L. sulphureus*, *F. hepatica*, *D. quercina*).

Прежде чем рассматривать горизонтальное строение сообщества ПТГ на дубе, следует первоначально разобраться с содержанием понятия «микоценоячейка», которое чаще других рассматривается в качестве определения элементарной ценоотической структуры микоценоза [Мухин, 1993; Сафонов, 2004]. Как известно, понятие о ценоячейке (фитоценоячейке) зародилось в недрах фитоценологии [Ипатов, 1966] применительно к индивидуальному

растению с его окружением в пределах фитогенного поля как представление об элементарной структурно-функциональной единице фитоценоза. Термин оказался удачным. Впоследствии В.И. Василевич и В.С. Ипатов [1969] распространили понятие о ценочейке на все организмы, справедливо полагая, что с автотрофной ценочейкой тесно связаны многочисленные гетеротрофы, объединяемые взаимоотношениями в свои ценочейки.

Фиточеночейка представляет собой группу взаимодействующих в пределах фитогенного поля растений. Микоценочейка представляет собой совокупность видов грибов, относящихся к одному трофическому уровню, населяющих единичный субстрат и находящихся в непосредственных трофических отношениях [Мухин, 1997; Сафонов, 2004]. Так как фиточеночейку составляют отдельные растения, контактирующие между собой, но остающиеся при своей индивидуальности, есть резон говорить об индивидуальной фиточейке и, с некоторым допущением, о мортфиточейке (в отношении мортобъектов). Фиточейка и мортфиточейка – исходные единицы, обладающие структурной целостностью, но лишенные ценотического и функционального содержания в фитоценологическом смысле, выступают единичными, хорошо морфологически выраженными субстратами – основами существования дендробионтных и ксилобионтных грибных сообществ, которые являются уже ценотическими структурами в составе лесного микоценоза.

Такое микросообщество может быть названо гипермикоченочейкой (или гипермикромикосинузией, по аналогии с гиперфитосинузией, но с акцентом на относительной малоразмерности микоорганизмов), поскольку, в общем случае, её состав представлен грибными организмами разной природы (особенно наглядно это выражено на мёртвых единицах субстрата). Представители ПТГ (на мёртвом субстрате – факультативные виды) занимают лишь часть гипермикоченочейки. Как правило, в ней представлен 1 вид, реже – 2, как исключение – 3 вида. Т. о., чаще всего мы имеем дело не с микоценочейкой ПТГ, а с микочейкой – индивидуальным местообитанием представителей видов ПТГ в составе коллективной гипермикоченочейки.

Фиточеночейка строится на основе фиточеек, объединенных фитогенным полем и представляет группы сближенных и контактирующих растений. В порослевом дубовом лесу группы сближенных растений дуба встречаются в первую очередь в виде клоновых биогрупп гнездового, кустового или куртинного типа; в виде групп отдельных деревьев, смыкающихся кронами, реже – в виде одиночных деревьев, окруженных породами спутниками и/или подлесочными породами. Встречаются отдельные сухостойные деревья и сближенные группы усохших деревьев, утративших биогенную связь с окружением; в местах расположения таких групп – обычно разросшиеся травы и подлесок. Такие морфоэкоструктуры можно рассматривать так же как фиточеночейки – совокупности более мелких компонентов без участия дуба, или микрофитосинузии 3-го порядка с участием мортэлементов (комплексные микрофитосинузии).

На трофотопическом каркасе фитоценочеек с участием дуба и комплексных микрофитосинузий формируются общности дереворазрушающих грибов, представляющих совокупности микоценочеек. Каждая такая общность являет собой микосинузию (с учётом грибов всех жизненных форм – гипермикосинузию), в состав которой может входить или только микочейка ПТГ (если имеется представитель 1 вида на единичном субстрате) или микоценочейка ПТГ (если имеются представители 2 и более видов на одной единице субстрата) или микосинузия ПТГ (если имеются представители 1 и более видов на двух и более единицах субстрата). Чаще встречаются одновидовые синузии с участием *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *F. robusta*. Реже – двувидовые: *F. hepatica* и *L. sulphureus*, *F. hepatica* и *F. robusta*.

Следует отметить значение пород – спутников дуба (клёна, липы, ясеня) в формировании элементов горизонтальной структуры сообщества ПТГ. Они могут ограничивать распространение видов сообщества (например, таких монотрофов на региональном уровне как *F. hepatica* или *F. robusta*), особенно при своём доминировании в составе древостоя.

Или способствовать распространению (например, таких политрофов на региональном уровне как *F. fomentarius* или *P. squamosus*). Закрывая или открывая возможности распространения и освоения новых трофотопозлементов, породы-спутники могут влиять на формирование горизонтальных структур сообщества ПТГ.

Совокупности фитоценоячеек образуют фитосинузии 3-го порядка по Х. Гамсу (1918), или синузии-микроруппировки [Номоконов, 1989], или гиперсинузии [Ипатов, Кирикова, 1997]. Они представляют собой растительные объединения характерного облика, включающие представителей разных жизненных форм. Своей индивидуальностью фитосинузии 3-го порядка обособлены в пространстве, но существуют только в составе фитоценоза. Такими фитосинузиями в порослевом дубовом лесу могут считаться, например: лесорастительные участки с разным составом древостоя, подлеска и травяного покрова; участки с различной количественной и/или качественной представленностью порослевых биогрупп; небольшие окна, образованные комплексными микрофитосинузиями. На основе (трофотопическом каркасе) фитосинузий 3-го порядка с участием дуба формируются совокупности грибов определенной видовой и количественной представленности. Такие совокупности следовало бы определять как «гипермакромикосинузии» (поскольку микоценологические объекты сравнительно малы, а их общности в границах фитосинузии сравнительно велики).

В составе гипермакромикосинузии существует макромикосинузия ПТГ, размерность которой приближается к размерности индивидуального сообщества (ценоза) ПТГ (P_Q -микопатоценоза). Как фоновая фитосинузия 3-го порядка (гиперфитосинузия) с участием дуба определяет облик индивидуального дубравного фитоценоза, так макромикосинузия ПТГ с ней связанная – облик элементарного P_Q -микопатоценоза.

Система индивидуальных микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий в границах индивидуального дубравного фитоценоза и является P_Q -микопатоценозом – контуром индивидуальной общности ПТГ определённого состава и строения. Следует заметить, что все рассмотренные структуры, на основании которых складывается P_Q -микопатоценоз, имеют ряды варьирования признаков и могут быть типологизированы. Иными словами, на основании сравнительного анализа и обобщения конкретных единиц-образов рядового уровня путём абстрагирования от второстепенных вариативных признаков могут быть выделены типы микоценоячеек, микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий. Система закономерного сочетания типов перечисленных пространственных структур с учётом видового и количественного участия ПТГ являет собой тип P_Q -микопатоценоза, или P_Q -микопатоценоз, который представляет и «олицетворяет» выборку сходных по строению (и составу) элементарных P_Q -микопатоценозов.

Таким образом, элементарный P_Q -микопатоценоз – это контур индивидуальной общности патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом определённого пространственного строения, все структуры которого сосредоточены в подкроновом фитогоризонте дубового древостоя и связаны с экоморфологией отдельных деревьев дуба и их поствитальных образований, а также – с экоморфологией групп и объединений деревьев дуба и их поствитальных образований в составе фитосинузий. Элементарный P_Q -микопатоценоз это система, обнаруживающая закономерное сложение из индивидуальных микоценоячеек, микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий патогенных трутовых грибов, приуроченных к дубу.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В.И., Ипатов В.С. 1969. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней. *Журнал общей биологии*. 30(6): 643–651.
- Дунаев А.В., Дунаева Е.Н., Калугина С.В. Афанасенкова О.В. 2015. Функциональная структура сообщества патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом (*P-*

- микоценоза) в биоценозах нагорных дубрав юго-запада Среднерусской возвышенности. *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*. 21(218): 38–46.
- Дылис Н.В.** 1978. Основы биогеоценологии. Москва: Изд-во МГУ:152 с.
- Ипатов В.С.** 1966. О понятии фитоценоз и элементарной ячейки общественной жизни растений. *Вестник МГУ. Серия биологическая*. 3(15): 56–62.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.** 1997. Фитоценология. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского университета: 316 с.
- Каламээс К.А.** 1975. Агариковые грибы Эстонии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Таллинн: 110 с.
- Мухин В.А.**, 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука: 231.
- Номоконов Л.И.** 1989. Общая биогеоценология. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета: 454 с.
- Пензина Т.А.** 2003. Экологическая структура комплексов дереворазрушающих грибов Северного Прибайкалья. Дис. ... к-та биол. наук. Иркутск: 248 с.
- Руководство** по планированию, организации и ведению лесопатологических обследований. Приложение 3 к Приказу Рослесхоза от 29.12.2007 (523). HTML-версия документа от 09.02.2015.<http://www.rosleshoz.gov.ru>.
- Сафонов М.А.** 2004. Терминологические проблемы микоценологии. *Современные научные технологии*. 1: 41–45.
- Стороженко В.Г.** 2010. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза. *Хвойные бореальной зоны*. 3–4: 279–283.