

УДК 582.284+574.472

М. А. Сафонов**Закономерности распределения древоразрушающих базидиальных грибов по формационным микокомплексам в Южном Приуралье**

Приводятся данные корреляционного анализа встречаемости 125 видов древоразрушающих базидиальных грибов в лесах Южного Приуралья. Отмечается, что в формационных микокомплексах грибов присутствует относительно стабильное ядро, состоящее преимущественно из специализированных видов. Делается вывод, что формационная структура микобиоты представляет собой обобщенное отражение трофической структуры, биотопической приуроченности и генезиса региональной биоты древоразрушающих грибов.

Ключевые слова: древоразрушающие грибы, формационный анализ микобиоты, формационный микокомплекс, корреляция видового состава, Южное Приуралье.

Древоразрушающие базидиальные грибы, подобно остальным живым организмам, не случайно распределяются вдоль градиентов среды, формируя специфические сообщества, которые чаще всего соответствуют определенным лесорастительным условиям. Эти сообщества — микоценозы — включают виды, различающиеся по многим параметрам их экологических ниш, однако все эти виды, вероятно, объединяет общая валентность к совокупному действию факторов среды, соответствующих тому или иному типу леса. В итоге возникают серии сообществ грибов, характерных для типа леса или лесной формации в пределах определенной территории.

Наличие определенных закономерностей в составе и структуре серий сообществ грибов, формирующихся в той или иной лесной формации, делает возможным выделение более или менее постоянных комплексов — формационных микобиот. Анализ формационных биот ксилотрофных грибов был впервые применен В. А. Мухиным в отношении биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины [2] и рассматривался им как частный случай применения принципов формационного анализа флоры.

Поскольку древоразрушающие грибы — типичные сапротрофы — зависят в своем развитии от качественных и количественных характеристик субстрата, основным фактором, определяющим их расселение в лесах региона, является трофический фактор, который вместе с тем сочетается и с другими важными характеристиками среды, такими как условия увлажнения, освещенность биотопа и т.п. Сложение микоценозов, которые мы наблюдаем в природе, произошло в результате дифференциации экологических ниш разных видов. И общие черты структуры этих сообществ позволяют говорить о наличии общих закономерностей в этой дифференциации.

Наличие формационной структуры региональной биоты ксилотрофных грибов подтверждается рядом фактов: особенности видового разнообразия и видового богатства формационных микобиот; специфика соотношения долей видов с разной трофической специализацией; особенности изменения структурных характеристик микоценозов в комплексном экологическом градиенте.

Понимание механизмов формирования сообществ древоразрушающих грибов является важной фундаментальной задачей, позволяющей лучше изучить механизмы становления и динамики лесных экосистем в целом.

Целью нашей работы было выяснение статистически достоверных связей между встречаемостью разных видов древоразрушающих грибов и формирование на этой ос-

© Сафонов М. А., 2014

нове формальных комплексов видов в пределах региональной микобиоты с целью их дальнейшего анализа на предмет выяснения причин их совместной встречаемости.

Материалы и методы

С целью изучения закономерностей формирования грибных сообществ в лесах Оренбургского Приуралья нами были проанализированы данные о встречаемости видов ксилотрофных базидиальных грибов в лесах региона, собранные в результате экспедиционных исследований в лесостепной и степной зоне Оренбургской области в 1993—2014 гг. В общей сложности был проведен корреляционный анализ совместной встречаемости 125 видов базидиальных древоразрушающих грибов, наиболее широко распространенных в Оренбургской области. Для вычислений использовался коэффициент корреляции Браве — Пирсона.

Результаты и обсуждение

Минимальное значение коэффициента корреляции встречаемости видов варьирует в пределах $-0,33...0,13$; максимальное достигает 1,0; среднее значение составляет $0,01...0,41$; медиана — $0,11...0,42$.

Минимальная средняя корреляция отмечена у *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & Borisov (0,01); минимальный показатель корреляции — у *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. и *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden ($-0,327$); максимальная средняя корреляция — у *Postia stiptica* (Pers.: Fr.) Jülich (0,41); максимальный показатель корреляции — у *Antrodia xantha* (Fr.: Fr.) Ryvarden, *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Postia fragilis* (Fr.) Jülich, *Skeletocutis amorpha* (Fr.: Fr.) Kotl. & Pouzar (1,0).

Полученные данные были использованы для построения дендрита связей видов древоразрушающих грибов. Получившийся граф характеризуется большими размерами и разветвленной структурой, поэтому в данном случае приводится несколько обобщенное его изображение (рис. 1).

По результатам анализа, виды образуют «группы сцепления» исходя из совместной встречаемости, обусловленной общей экологической валентностью в отношении ряда экологических факторов. Эти группы можно рассматривать в качестве гильдий, однако частая совместная встречаемость отдельных видов позволяет предполагать, что, в отличие от гильдий, в которых виды делят один и тот же ресурс и, следовательно, находятся в состоянии активной конкуренции [1], экологические ниши видов в группах сцепления хорошо дифференцированы и их конкуренция снижена. В большинстве случаев в роли ключевого фактора, определяющего совместную встречаемость видов ксилотрофных грибов, выступают характеристики субстрата, а именно — его родовая принадлежность. Группы сцепления, основанные на субстратной специализации видов, особенно хорошо выражены среди ксилотрофных грибов, заселяющих сосняки, а также дубняки.

В микоценозах сосняков совместная встречаемость видов выражена сильнее всего. В пределах микобиоты дубняков могут быть выделены две группы видов, являющихся стенотрофами дуба. Первая из них, в которую входят *Fomitoporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemela, *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemela и *Daedalea quercina* (L.: Fr.) Pers., характерна для большинства дубрав региона. Вторая группа включает стенотрофный вид *Fistulina hepatica* (Schaeff.: Fr.) Fr. и *Hypholoma sublateritium* (Fr.) Quel., характерный для многих родов широколиственных деревьев. Причиной относительно частой совместной встречаемости этих видов является, судя по всему, наличие специфического типа субстрата — пней и поврежденных стволов. Еще одна группа, тесно связанная с первой, включает как *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill, встречающийся как на дубах, так и на ряде других лиственных деревьев, в частности на ивах, так и *Trametes suaveolens*

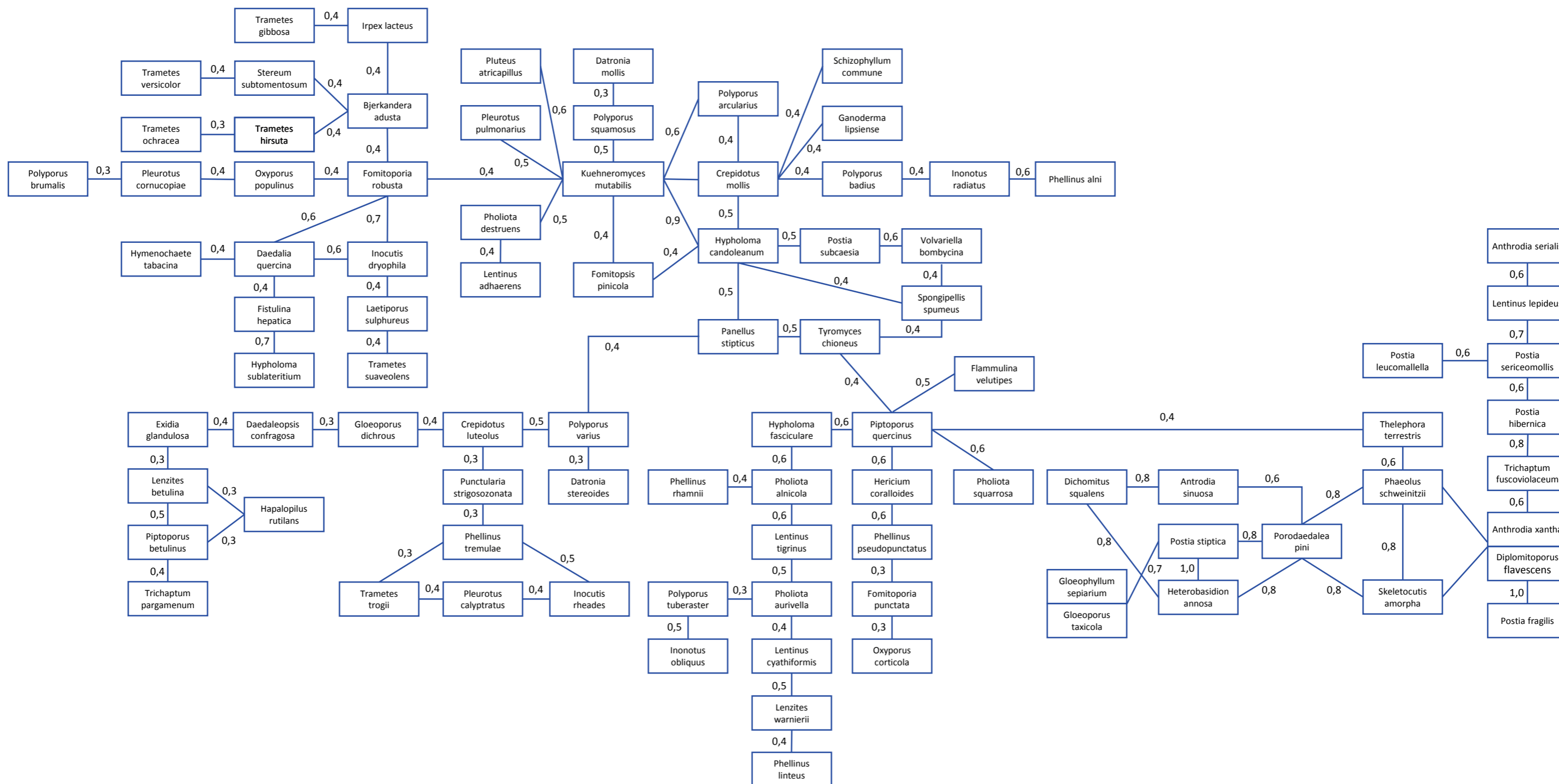


Рис. 1. Дендрит корреляции встречаемости видов древоразрушающих грибов в лесах Южного Приуралья

(Fr.) Fr., отмеченный исключительно на ивах. Причиной совместной встречаемости этих видов, по-видимому, является их биотопическая приуроченность преимущественно к пойменным биотопам. С этими группами связаны виды, отмеченные как в дубняках, так и в других широколиственных лесах, в частности виды рода *Trametes*.

Другую крупную группу сцепления образуют виды, совместно встречающиеся в кленовниках, вязовниках и липняках. Ядро этой группы составляют *Crepidotus mollis* (Schaeff.: Fr.) Kumm., *Hypholoma Candoleanum* (Fr.) Quel., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.: Fr.) Singer et A. H. Sm., *Panellus stipticus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Pluteus atricapillus* (Batsch.) Fayod, *Polyporus arcularius* Batsch.: Fr. Они преимущественно встречаются на крупноразмерном валеже и пнях, наличие которых характерно для спелых и перестойных широколиственных лесов. К этой группе примыкают также *Inonotus radiatus* (Sowerby: Fr.) P. Karst. и *Phellinus alni* (Bondartcev) Parmasto, совместная встречаемость которых обусловлена специализацией к обитанию на стволах ольхи.

Среди грибов, входящих в состав микоценоза, есть виды, демонстрирующие высокую избирательность в отношении видовой (родовой) принадлежности субстрата, и виды, являющиеся эвритрофами в том смысле, что они встречаются на древесине широкого спектра древесных растений. К таким видам в первую очередь относятся грибы, преимущественно заселяющие мелкий веточный отпад [3, 5, 6]. Встречаемость этих видов в сообществах грибов скорее определяется условиями микроместообитаний, чем спецификой лесорастительных условий. Виды же, поселяющиеся на более крупномерном отпаде, на валежных стволах или пнях, представляют собой более специфичный пул, в состав которого входят многие стенотрофные виды, а также виды, для которых среда обитания в том или ином типе леса является экологическим преферэндумом.

Одним из элементов формационного анализа микобиоты является выделение специализированных видов («формационных эндемиков» [2]). Это виды, характерные для сообществ, существующих в лесах тех или иных формаций. В основе этой приуроченности лежит в первую очередь субстратная специализация видов, обусловленная гарнитурой ферментов грибов и коэволюцией данных видов и определенных родов древесных растений [4]. Поскольку для большинства родов древесных растений могут быть выделены стенотрофные виды, для каждой из формаций лесов региона может быть также выделена своя группа видов-индикаторов.

Формационные виды-индикаторы могут быть многочисленными, доминантными видами или же занимать подчиненное положение, быть редкими. Например, к числу видов-индикаторов микоценозов дубовых лесов относятся доминантные эустенотрофные виды, такие как *Daedalea quercina*, *Fomitoporia robusta*, *Inocutis dryophila*, малочисленные виды (*Fistulina hepatica*), а также редкие виды (*Piptoporus quercinus* (Schrad. ex Fr.) Pilat) [3].

Эти виды индицируют типичность (уникальность) сообществ и лесных экосистем и во многом определяют особенности деструкции специфичной древесины. Их численность отражает степень соответствия сообщества конкретным условиям биотопа. Чем больше в сообществе доля видов, характерных для данного формационного комплекса, тем оно специфичнее и, соответственно, тем лучше выполняет свои функции, так как скорость деструкции ими древесины определенного рода выше, чем у неспециализированных видов. Соответственно доля этих видов индицирует сохранение или уровень изменений среды биогеоценоза, основанные на способности сообществ ксилотрофных грибов адекватно реагировать на изменение лесных экосистем [2, 7 и др.].

Таким образом, можно сделать вывод, что формационная структура микобиоты представляет собой обобщенное отражение трофической структуры, биотопической приуро-

ченности и генезиса региональной биоты древоразрушающих грибов. По многим параметрам различия между формационными микобиотами весьма существенны. В то же время в разных частях региона, а также в зависимости от конкретных лесорастительных условий список видов, формирующих сообщества, относимые нами к одной формационной микобиоте, существенно варьирует (в первую очередь — за счет неспецифических, эвритрофных видов).

Список использованной литературы

1. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.
2. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург : УИФ Наука, 1993. 231 с.
3. Сафонов М. А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 269 с.
4. Сафонов М. А. Субстратная специализация древоразрушающих грибов и ее локальное варьирование [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 3 (7). С. 44—52. URL: http://vestospu.ru/archive/2013/articles/safonov_m_a_2013_3_1.pdf
5. Сафонова Т. И. Динамика видового состава грибов при сукцессиях на древесине осины в Южном Приуралье // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 4 (8). С. 34—37. URL: http://vestospu.ru/archive/2013/articles/6_4_2013.pdf
6. Сафонова Т. И. Сукцессии базидиальных грибов на древесине березы в Южном Приуралье // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 2 (6). С. 44—48. URL: http://vestospu.ru/archive/2013/articles/6_4_2013.pdf
7. Ушакова Н. В. Грибы-индикаторы коренных темнохвойных лесов Урала // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2000. С. 6—15.

Поступила в редакцию 21.11.2014 г.

Сафонов Максим Анатольевич, доктор биологических наук, профессор
Оренбургский государственный педагогический университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Советская, 19
E-mail: safonovmaxim@yandex.ru

UDC 582.284+574.472

M. A. Safonov

Distribution principles of wood-destroying basidiomycetes into formation mycological complexes in Southern Cisurals

The paper gives the correlation data of occurrence of 125 wood-destroying basidiomycetes species in the forests of Southern Cisurals. It is noted that formation mycological complexes can be marked by a relatively stable core, including mainly specialized species. It is concluded that the formation structure of mycobiota is a generalized reflection of the trophic structure, the habitat preference and the genesis of regional biota of wood-destroying fungi.

Key words: wood-destroying fungi, formation analysis of mycobiota, formation mycological complexes, correlation of species composition, Southern Cisurals.

Safonov Maxim Anatolyevich, Doctor of Biological Sciences, Professor
Orenburg State Pedagogical University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Sovetskaya, 19
E-mail: safonovmaxim@yandex.ru