

УДК 582.28(470.56):632.4(470.56)

А. С. Маленкова

Сукцессионные преобразования микоценоячеек, формирующихся на древесине ольхи в Южном Приуралье

Представлены результаты анализа изменчивости видового комплекса микоценоячеек древоразрушающих грибов, формирующихся на древесине ольхи в Южном Приуралье (Оренбургская область). Выделены группы видов, характерных для разных стадий разложения древесины и для субстратов разного типа. Выявленные тенденции динамики несущественно отличаются от аналогичных тенденций, отмеченных для микоценоячеек, сформированных на древесине других родов древесных растений в регионе.

Ключевые слова: древоразрушающие грибы, базидиомицеты, микоценоячейка, динамика видового состава, сукцессия, *Alnus*, Южное Приуралье.

Разложение органических соединений в природе осуществляется широким спектром живых организмов. Одним из ключевых звеньев системы редуцентов являются микро- и макроскопические грибы, способные разлагать широкий круг соединений, включая достаточно устойчивые к другим воздействиям хитин, лигнин и целлюлозу. Эта важная особенность грибов обеспечивается наличием у них специфических ферментов — хитиназа, целлюлаза, а также спецификой ферментовооруженности отдельных видов. Это и определяет их специализацию к обитанию на определенных субстратах [17, 18].

Один из наиболее значимых процессов, реализуемых грибами, — разложение древесины в лесных экосистемах, которое обеспечивает круговорот веществ и устойчивое существование этих экосистем. В задачи грибного компонента лесных биогеоценозов, помимо участия в симбиотических отношениях с растениями, гумификации растительных остатков, входит разложение листового и веточного опада, сухих ветвей, валежных стволов, а также регуляция структуры древостоев за счет поражения стволов и корней ослабленных деревьев [13]. Грибы-макромицеты, обеспечивающие деструкцию целлюлозы и лигнина, обобщенно называют древоразрушающими (ксилотрофными) грибами [7, 16]. С точки зрения систематики и морфологии эта группа весьма разнородна и включает виды базидиальных грибов, относящиеся к разным порядкам (*Agaricales*, *Boletales*, *Corticiales*, *Hymenochaetales*, *Polyporales* и др.) и имеющие разные морфотипы базидиом (ателиоидные, плевротоидные, кортициоидные, траметоидные, полипороидные и др.). Основой для их рассмотрения как единого комплекса является роль этих грибов в лесных экосистемах, т.е. деструкция лигнин-целлюлозных соединений.

Один определенный вид древоразрушающего гриба в природе не производит окончательного разложения субстрата. Гниение, начинаясь, как правило, с заселения древесины бактериями [20], продолжается серией видов, каждый из которых предпочтительно заселяет свою микростацию в пределах единицы субстрата (имеются в виду как влажностно-температурные условия микростаций, так и механический и химический состав древесины). Эти виды конкурируют за доступный субстрат, формируя динамично изменяющиеся сообщества, соответствующие той или иной стадии разложения субстрата. Итогом данных смен видового состава является заселение практически деструктированной древесины агарикоидными грибами, которые можно отнести к гумусовым сапротрофам. Совокупность видов, относящихся к одному трофическому уровню, населяющих единичный субстрат и находящихся в непосредственных трофических отношениях [1], представляет собой микоценоячейку — элементарную форму ценотической организации

© Маленкова А. С., 2015

ксилотрофных грибов [6, 7, 9]. Состав микоценоячейки контролируется характером экотопа и его зонально-региональным положением, особенностями древесных субстратов, а также эколого-биологическими чертами видов [6]. При этом структура и видовой состав микоценоячек динамичны и подчиняются основным закономерностям экологических сукцессий [10].

Согласно общему алгоритму заселения и дальнейшей микогенной деструкции древесины каждый этап этого процесса характеризуется собственной группой видов. Состав групп зависит от размера и состояния субстрата (валежные ветви, сухостойные деревья, вегетирующие деревья, пни). Еще один важный фактор — родовая принадлежность субстрата, так как ксилотрофным базидиомицетам свойственна та или иная степень субстратной специализации — исключительное или преимущественное обитание на древесине определенного рода древесных растений [4, 7, 11 и др.]. Вследствие этого видовой состав комплексов видов, встречающихся в разных регионах на древесине разных деревьев, различается [7, 16 и др.]. Соответственно наблюдается различная динамика видов при сукцессиях на древесине разных растений [10].

Неодинаковые природно-климатические условия регионов и видовые составы микобиот обуславливают различия в ходе сукцессий в микоценоячках. Изучение закономерностей смен их видового состава является основой для выявления локальных и региональных закономерностей сукцессионной динамики более крупных ценотических единиц — микоценозов и региональной микобиоты в целом.

В Южном Приуралье исследования, направленные на изучение сукцессий в микоценоячках и микоценозах, начались по мере накопления достаточного количества репрезентативных данных, охватывающих значительные периоды времени, что позволило проследить тренды динамики вне зависимости от климатических условий определенного года.

Цель нашего исследования — изучение динамики видового состава микоценоячек, формирующихся на древесине ольхи в Южном Приуралье (Оренбургская область), для выявления закономерностей сукцессий грибов.

Материалы и методы исследований. Объектами исследования были микоценоячейки видов древоразрушающих грибов, формирующиеся на древесине ольхи в Южном Приуралье. В регионе род *Alnus* представлен двумя видами — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Alnus incana* (L.) Moench. Ольха черная формирует преимущественно чистые древостои в поймах средних и мелких рек, а также по заболоченным берегам ручьев в лесостепной зоне [5]. В северных и северо-западных районах к ольхе черной присоединяется ольха серая, формирующая чистые древостои. Нами преимущественно изучались микоценоячейки на древесине ольхи в черноольшаниках. Эти леса являются достаточно своеобразными экосистемами со специфичными условиями среды, а также биотой. Устойчиво повышенное увлажнение определяет своеобразный режим почв, определяет присутствие во флористическом составе значительного количества мезофитов, в частности *Urtica dioica* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Rubus caesius* L., *Humulus lupulus* L. и др. В целом условия среды в этих лесах благоприятны для развития грибов.

Исследования проводились в черноольшаниках Бугурусланского, Бузулукского, Шарлыкского, Тюльганского, Беляевского, Акбулакского, Саракташского, Кувандыкского районов Оренбургской области.

Сбор образцов плодовых тел грибов осуществлялся методом маршрутного учета и методом пробных площадей. На маршруте производилось описание биотопов, растительности и субстратов, на которых обитали грибы. За образец принималась единица субстрата, на которой отмечались базидиомы данного вида [7]. Учеты выполнялись

лично автором. В общей сложности собрано и определено около 500 образцов, которые хранятся в коллекции кафедры общей биологии, экологии и методики обучения биологии Оренбургского государственного педагогического университета. Идентификация собранных образцов производилась с использованием русскоязычной и зарубежной определительной литературы [2, 3, 19, 21, 22].

При описании систематического положения видов и надвидовых таксонов использовалась современная система грибов в соответствии с международной базой данных “Index Fungorum” (по состоянию на июль 2015 г).

На пробных площадках проводилось картирование единиц субстрата с целью проведения многолетнего мониторинга. В каждой микоценоячейке учитывался видовой состав грибов. Анализ полученных данных проводился с использованием коэффициента Чекановского — Сьеренсена и кластерного анализа методом одиночного присоединения, который позволил нам объединить микоценоячейки в группы. В дальнейшем строилась матрица, в которой отдельные пулы видов были ординированы по основным характеристикам субстрата (фракционная группа, стадия сукцессии) [10].

Результаты и обсуждение. По данным М. А. Сафонова [12], на древесине ольхи в Оренбургском Приуралье отмечено 73 вида, относящихся к 47 родам базидиальных грибов. Для ряда отмеченных видов грибов древесина ольхи является субстратным преферендумом (*Phellinus alni* (Bond.) Parmasto, *Pholiota alnicola* (Fr.) Sing.); прочие виды встречаются в регионе на древесине многих древесных растений (*Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Irpex lacteus* (Fr.) Fr., виды родов *Stereum*, *Trametes* и ряд других).

Наиболее существенные различия между микоценоячейками определяются их генезисом — формируются ли они изначально на валежной древесине или возникают из-за активности патогенных видов.

Фитопатогенный путь деструкции древесины ольхи осуществляется настоящим трутовиком (*Fomes fomentarius*) и трутовиком лучевым (*Xanthoporia radiata* (Sowerby) Tura, Zmitr., Wasser, Raats & Nevo). Разложение древесины ольхи в Южном Приуралье идет преимущественно по сапротрофному пути. Наибольшее число видов отмечено нами на валежных ветвях среднего размера и стволах (11 и 15 видов соответственно).

Исходя из результатов сравнительного анализа видового состава грибов на разных фракциях субстрата и на разных этапах деструкционного процесса, мы выделили несколько пулов видов (табл. 1):

- пул, характерный для микоценоячеек мелких валежных ветвей и ветвей среднего размера на начальных стадиях разложения;
- пул, характерный для микоценоячеек валежных ветвей среднего размера на средней стадии деструкции;
- пул, характерный для микоценоячеек валежных стволов на средней стадии деструкции;
- пул, характерный для микоценоячеек валежных стволов и пней на средних и заключительных стадиях деструкции.

Первый пул видов включает малое число видов, в основном не специализированных на разложении древесины ольхи, базидиомы которых появляются на мелком веточном отпаде на начальных стадиях процесса разложения. Эти виды встречаются на субстратах такого типа у многих родов древесных растений региона.

Второй пул отличает высокое видовое богатство, присутствие как димитических, так и тримитических видов. При этом субстрат-специфичные виды в данных микоценоячейках отсутствуют. Виды, составляющие данный пул, характерны для широколиственных и

мелколиственных лесов разных частей региона; во многих случаях эти виды выступают в качестве кодоминантов в микоценозах, за исключением *Fomes fomentarius*, явно доминирующего в сообществах древоразрушающих грибов вязовых, липовых, кленовых лесов.

Таблица 1

Пулы родов ксилотрофных грибов на древесине ольхи

Фракции*	ВРЕМЯ ДЕСТРУКЦИИ			
	1—3 года	3—5 лет	6—10 лет	10—15 лет
I	Auricularia	Auricularia, Irpex, Stereum	Irpex, Stereum	
II	Auricularia, Irpex, Stereum	Auricularia, Bjerkandera, Cerrena, Fomes, Irpex, Oxyporus, Stereum, Trametes	Auricularia, Bjerkandera, Cerrena, Daedaleopsis, Fomes, Irpex, Oxyporus, Stereum, Trametes	Fomes, Bjerkandera
III	Pleurotus	Bjerkandera, Cerrena, Fomes, Xanthoporia, Phellinus, Pleurotus, Trametes	Bjerkandera, Cerrena, Fomes, Fomitopsis, Xanthoporia, Stereum, Trametes	Bjerkandera, Fomes, Fomitopsis, Xanthoporia, Neolentinus, Polyporus
IV		Xanthoporia, Phellinus, Stereum	Bjerkandera, Fomes, Fomitopsis, Ganoderma, Xanthoporia, Phellinus, Polyporus	Bjerkandera, Polyporus

* Фракции: I — тонкие ветви (до 5 см диам.); II — средние ветви (5—20 см); III — стволы; IV — пни.

Третий пул составляют виды, поселяющиеся на валежных стволах ольхи начиная с 3 года после начала деструкции. Этот пул включает значительное количество видов. В микоценозачейках впервые появляются виды, предпочтительно заселяющие древесину ольхи (*Xanthoporia radiata*, *Phellinus alni* (Bondartsev) Parmasto). Относительное участие этих видов зависит от условий конкретных местообитаний. В менее увлажненных местообитаниях несколько чаще встречается *Phellinus alni*, в более влажных условиях преимущественно встречается лучевой трутовик.

Четвертый пул включает виды, характерные для последних стадий деструкции крупноразмерного валежа и пней ольхи. Для этого пула характерно преобладание ди- и тримитических видов (многие из них имеют многолетние плодовые тела), кроме того, высока доля специализированных видов. По мере нарушения структуры древесины все большее значение приобретают агариикоидные грибы.

Таким образом, можно сделать вывод, что пулы микоценозачеек, формирующихся на древесине ольхи, представляют собой серию комплексов видов, характеризующихся достаточно высокой преимуществом видового состава по мере развития процесса гниения древесины. При этом максимальное количество видов характерно для микоценозачеек, существующих на крупномерном субстрате (крупные ветви, валежные стволы). Это вполне логично, так как большие объемы потенциально доступной древесины дают возможность заселения разных частей единицы субстрата разными видами. Соответственно по мере развития гниения и более полного заселения субстрата максимум видового разнообразия отмечается в микоценозачейках на 3—10 год после начала гниения.

В целом полученные результаты вполне согласуются с тенденциями формирования и развития микоценозачеек, отмеченными ранее на древесине других родов древесных растений в регионе [9, 14, 15]. Продолжение изучения динамики микоценозачеек на древесине всех основных родов древесных растений региона позволит сформировать более

полную картину закономерностей этих сукцессий и оценить их роль в формировании разнообразия микоценозов и микобиоты в целом.

Список использованной литературы

1. Арефьев С. П., Мухин В. А. Структурно-функциональная организация ценоочеек ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : тез. докл. IV Междунар. конф. М., 1997. С. 7—9.
2. Бондарцева М. А. Определитель грибов России: (порядок Афиллофоровые). Вып. 2. СПб. : Наука, 1998. 391 с.
3. Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР: (Афиллофоровые). Вып. 1. Л. : Наука, 1986. 192 с.
4. Бурова Л. Г. Экология грибов-макромицетов. М. : Наука, 1986. 224 с.
5. Мильков Ф. Н. Леса Чкаловской области // Очерки физической географии Чкаловской области. Чкалов : Чкал. кн. изд-во, 1951.
6. Мухин В. А. Микоценоочеечка как элементарная единица ценоочееческой организации у ксилотрофных базидиомицетов // Ботанические исследования на Урале. Свердловск : УрО АН ССР, ИЭРиЖ, 1988. С. 73.
7. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург : Наука, 1993. 231 с.
8. Сафонов М. А. Сукцессии грибов-макромицетов на древесине дуба в Оренбургской области // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий : материалы междунар. науч. конф., Оренбург, 30—31 янв. 2001 г. Оренбург, 2001. С. 26—28.
9. Сафонов М. А. Терминологические проблемы микоценоологии // Современные наукоемкие технологии. 2004. № 1. С. 41—45.
10. Сафонов М. А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 269 с.
11. Сафонов М. А. Субстратная специализация дереворазрушающих 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
12. Сафонов М. А. Комплексы ксилотрофных макромицетов на древесных растениях рода *Alnus* Mill. в Южном Приуралье [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 1 (9). С. 39—43. URL: http://vestospu.ru/archive/2014/articles/7_9_2014.pdf
13. Сафонов М. А., Маленкова А. С. Изменения функциональной структуры сообществ дереворазрушающих грибов как отражение состояния древостоев // Международный журнал фундаментальных и прикладных исследований. 2014. № 8. С. 72—77.
14. Сафонова Т. И. Динамика видового состава грибов при сукцессиях на древесине осины в Южном Приуралье [Электронный ресурс] // 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
15. Сафонова Т. И. Сукцессии базидиальных грибов на древесине березы в Южном Приуралье [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 2 (6). С. 44—48. URL: http://vestospu.ru/archive/2013/articles/safonova_t_i_2013_2.pdf
16. Степанова Н. Т., Мухин В. А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М. : Наука, 1979. 100 с.
17. Частухин В. Я., Николаевская М. А. Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полесозащитных полосах // Труды БИН АН СССР. 1953. Сер. 11, вып. 8. С. 201—326.
18. Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л. : Наука, 1969. 324 с.
19. Christiansen M. P. Danish Resupinate Fungi. Part II. Homobasidiomycetes // Dansk Botanisk Arkiv. Copenhagen : Vjnar Munksgaard, 1960. Bind. 19, N. 2. P. 61—388.
20. Knogge W. Fungal infection of plants // The Plant Cell. 1996. Vol. 8, N 10. P. 1711—1722.

21. Nordic Macromycetes. Vol. 3: Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gasteromycetoid basidiomycetes. Copenhagen : Nordsvamp, 1997. P. 383—620.

22. Ryvarden L., Gilbertson R. L. The Polyporaceae of Europe. V. 1—2. Oslo : Fungiflora, 1992—1994. 684 p.

Поступила в редакцию 24.08.2015 г.

Маленкова Анна Сергеевна, кандидат биологических наук, старший преподаватель
Оренбургский государственный педагогический университет
Российская Федерация, 460014, г. Оренбург, ул. Советская, 19
E-mail: malenkova.an@yandex.ru

UDC 582.28(470.56):632.4(470.56)

A. S. Malenkova

Successional changes of mycoceno-cells formed on wood of the alder in the Southern Cis-Urals

The article presents the results of the analysis of variability of the species composition of mycoceno-cells of wood-destroying fungi forming on wood of the alder in the southern Cis-Urals (Orenburg region). Groups of species characteristic to different stages of wood decomposition and to the substrates of different types are selected. The identified trends do not differ from the similar trends noted for mycoceno-cells formed on wood of other genera of woody plants in the region.

Key words: wood-destroying fungi, basidiomycetes, mycoceno-cell, dynamics of species composition, succession, Alnus, South Cis-Urals.

Malenkova Anna Sergeevna, Candidate of Biological Sciences, Senior Lecturer
Orenburg State Pedagogical University
Russian Federation, 460014, Orenburg, ul. Sovetskaya, 19
E-mail: malenkova.an@yandex.ru