



УДК 581.524:582.287.237:582.632.2

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ПАТОГЕННЫХ
ТРУТОВЫХ ГРИБОВ НА ДУБЕ ЧЕРЕШЧАТОМ (*P*-МИКОЦЕНОЗА)
В БИОЦЕНОЗАХ НАГОРНЫХ ДУБРАВ ЮГО-ЗАПАДА СРЕДНЕРУССКОЙ
ВОЗВЫШЕННОСТИ**

**THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF COMMUNITY TREE-PATHOGENIC FUNGI
ON ENGLISH OAK (*P*-MYCOCECENOSIS) IN BIOCENOSSES OF UPLAND OAK
FORESTS IN THE SOUTH-WEST OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND**

**А.В. Дунаев, Е.Н. Дунаева, С.В. Калугина, О.В. Афанасенкова
A.V. Dunaev, E.N. Dunaeva, S.V. Kalugina, O.V. Afanasenkova**

*Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Россия, 308015
г. Белгород, ул. Победы, 85*

Belgorod State National Research University, 85, Pobeda St, Belgorod, 308015, Russia

E-mail: kiryushenko@bsu.edu.ru

Ключевые слова: дуб черешчатый, *P*-микоценоз, *Q-P*-ксиломикокомплекс, функциональная структура, патогенное направление *P*-микогенной биодеструкции, сапротрофно-патогенный путь *P*-микогенной биодеструкции.

Key words: English oak, *P*-mycocenosis, *Q-P*-xylomycocomplex, functional structure, pathogenic direction of *P*-mycogenic biodestruction, saprotrophs-pathogenic way of *P*-mycogenic biodestruction.

Аннотация. В статье освещается функциональное строение сообщества трутовых грибов на дубе черешчатом, или *P*-микоценоза, в порослевых нагорных дубравах южной лесостепи. В качестве функциональных элементов рассматриваются совокупности видов, входящих в состав *P*-микоценоза и обладающих сходными функциональными свойствами. Это своего рода ценоэлементы *P*-микоценоза, представляющие разные направления (патогенное или сапротрофное), пути (биотрофно-патогенный, сапротрофно-патогенный или сапротрофный) и типы (коррозионный или деструктивный) микогенной биодеструкции древесины дуба. Проанализировано строение элементарного экофункционального компонента дубравного биоценоза – *Q-P*-ксиломикокомплекса – включающего структуру *P*-микоценоза как активную составляющую. В составе патогенного направления выделены биотрофно-патогенный и сапротрофно-патогенный пути биодеструкции. Выявлены два различных типа функциональной структуры *P*-микоценоза. Первый тип характерен для дубравных сообществ, включающих дубовые древостои лучшего санитарного состояния. Второй – для дубравных сообществ, включающих дубовые древостои худшего санитарного состояния. В первом случае в функциональной структуре патогенный элемент выражен сравнительно слабее, во втором – сравнительно сильнее. Типы функциональных структур воплощены в единой аналитической модели.

Resume. This article is the culmination of five years (2010-2014) research into the functional structure of the community of pathogenic Polypore fungi on English oak (*P*-mycocenosis) in the oak forest cenoses of upland coppice oak forests in the South-West of Belgorod region of the Russian Federation. Functional structure of *P*-mycocenosis in anthropogenically transformed the southern forest-steppe oak forests has not been studied. In this regard, following target has been set of studies. To recreate a functional structure in the form of some analytical models, in other words – to build a model of the functional structure of the *P*-mycocenosis. The mission of the research were: 1. Identification of functional structural components involved in the implementation of the clarified functions *P*-mycocenosis, in their subordination and relationships. 2. Identification of functional elements *P*-mycocenosis and determining the ratio of their quantitative representation. 3. Building a model of a functioning system *P*-mycocenosis reflecting the ratio of the quantitative representation of different functional elements in the stands of the different states. The object of this research was *P*-mycocenosis, tropho-a topically associated with *Quercus*-xylocenosis in biocenosis upland coppice oak forests in the South-West of Belgorod region growing under the conditions D₁₋₂ and D₂. Field surveys were conducted in accordance with the basic recommendations and the General methods mycocenologists studies. A detailed survey was carried out in the continuous strip of accounting. In the analysis process as the functional elements are considered cenoelement exercising pathogenic or saprotrophic direction of *P*-micogenic biodestruction of wood, as well as causing corrosion or destructive type of decay of oak wood. In the pathogenic composition are highlighted the directions of biotrophs-pathogenic and saprotrophs-pathogenic ways of biodestruction. Two different types of functional structure *P*-mycocenosis were identified. The first type is characteristic of forest communities, including oak stands of the best sanitary condition. The second is for forest biocenosis, including oak stands of the worst sanitary conditions. In the first case, in the functional structure of plant pathogenic element is expressed relatively weaker, and the second relatively stronger. A model of the functional structure of the *P*-mycocenosis was built.

Введение

Под функциональной структурой сообщества ксилотрофных грибов принято подразумевать [Мухин, 1993; Сафонов, 2005, 2006; Стороженко, 2008; Сафонов и др., 2013; Дунаев и др., 2015] его строение в аспекте выполняемых его членами функций по микогенной деструкции древесины.



Функциональная структура патогенных трутовых на дубе в антропогенно трансформированных дубравах южной лесостепи практически не изучена. В связи с этим была поставлена следующая цель исследований: воссоздать функциональную структуру *P*-микоценоза в виде некоторой аналитической модели, отражающей процессы *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба в дубовых древостоях разного санитарного состояния.

В круг задач исследований входило: 1) выявление функциональных структурных компонентов, участвующих в осуществлении функций *P*-микоценоза в их субординации и взаимосвязи; 2) выявление функциональных элементов *P*-микоценоза, определение их количественной представленности и оценка соотношения их количественной представленности; 3) построение модели функционирующей системы *P*-микоценоза, отражающей соотношения количественной представленности разных функциональных элементов в дубовых древостоях разного состояния.

Объекты и методика

Объектом исследований являлся *P*-микоценоз, трофотопически связанный с *Quercus*-ксилоценозом в биоценозах нагорных порослевых дубрав юго-запада Белгородской области, произрастающих в условиях свежаватой дубравы (переходной тип условий произрастания от сухой D_1 к свежей D_2 дубраве) (D_{1-2}) и свежей дубравы (D_2). В формировании *P*-микоценоза в сообществах нагорных дубрав исследуемого региона, так или иначе, принимают участие следующие виды *Polyporaceae* s. l.: печеночница обыкновенная *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., серно-желтый трутовик *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill., ложный дубовый трутовик *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä [= *Phellinus robustus* (P. Karst.) Bourdot & Galzin], дуболюбивый трутовик *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemelä [= *Inonotus dryophilus* (Berk.) Murrill], дубравный корневой трутовик *Pseudoinonotus dryadeus* (Pers.) T. Wagner & M. Fisch. [= *Inonotus dryadeus* (Pers.) Murrill], дубовая губка *Daedalea quercina* (L.) Pers., шафранный трутовик *Hapalopilus croceus* (Pers.) Donk., грифола курчавая *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, настоящий трутовик *Fomes fomentarius* (L.) Fr., чешуйчатый трутовик *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr. (Полные названия видов трутовых грибов даны по Kirk et. al., [2008])

Основные полевые обследования проводились в 2011-2014 гг. в порослевых древостоях с преобладанием дуба черешчатого *Quercus robur* L. как главной породы, среднего и приспевающего возраста, средней полноты, среднего бонитета (страта Д.ПП.ПВ.СП.СБ [Руководство по планированию ..., 2007]. Всего было обследовано 14 дубовых древостоев в составе 5 нагорных дубрав региона. Из них 5 древостоев лучшего санитарного состояния (средняя категория жизнеспособности $KC = 2.1 \pm 0.04$ балла) и 9 древостоев худшего санитарного состояния (средняя категория жизнеспособности $KC = 2.4 \pm 0.03$ балла).

Полевые обследования проводились в соответствии с базовыми рекомендациями [Руководство по планированию ..., 2007] и общими методами микоценологических исследований [Мухин, 1993; Сафонов, 2006]. Камеральная обработка данных осуществлялась с позиций системно-структурного анализа [Ушаков, 2005; Сафонов, 2006] с помощью методов лесной микоценологии [Мухин, 1993; Сафонов, 2006] и биометрии [Лакин, 1990].

Результаты и обсуждение

Сообщество патогенных трутовых, приуроченных к дубу черешчатому, или *P*-микоценоз, является специфической единицей в экологической структуре биоценоза дубравы. *P*-микоценоз входит в состав микоценоза – одного из основополагающих сообществ единого дубравного сообщества [Сафонов, 2006; Стороженко, 2008, 2009, 2010]. *P*-микоценоз является также элементом функциональной структуры биоценоза дубравы. Он входит в состав *Q-P*-ксиломикокомплекса – части консорции дуба, включающей сообщество патогенных трутовых (*P*-микоценоз) и сообщество *Quercus robur* L. (*Q*-ксилоценоз), функционально связанные друг с другом. Экофункциональная структура *Q-P*-ксиломикокомплекса схематично изображена на рисунке 1. В функциональном аспекте система *Q-P*-ксиломикокомплекса состоит из двух подсистем: *Q-P*-биоценокомплекса и *Q-P*-мортценокомплекса (см. рис. 1). *Q-P*-биоценокомплекс включает в качестве обобщенного продуцента (субстратной составляющей) *Q*-дендроценоз – совокупность живых и свежесохших деревьев дуба в составе дубравного фитоценоза и в качестве обобщенного консумента *P*-микопатоценоз – совокупность патогенных трутовых на живых и свежесохших деревьях дуба. *Q-P*-мортценокомплекс включает в качестве обобщенного продуцента (субстратной составляющей) *Q*-мортценоз – совокупность мертвых (косных) единиц дуба (старого сухостоя, бурелома, пней) в составе дубравного фитоценоза и в качестве обоб-

щенного редуцента *P*-микосапроценоз – совокупность патогенных трутовых на косных древесных единицах дуба (см. рис. 1).

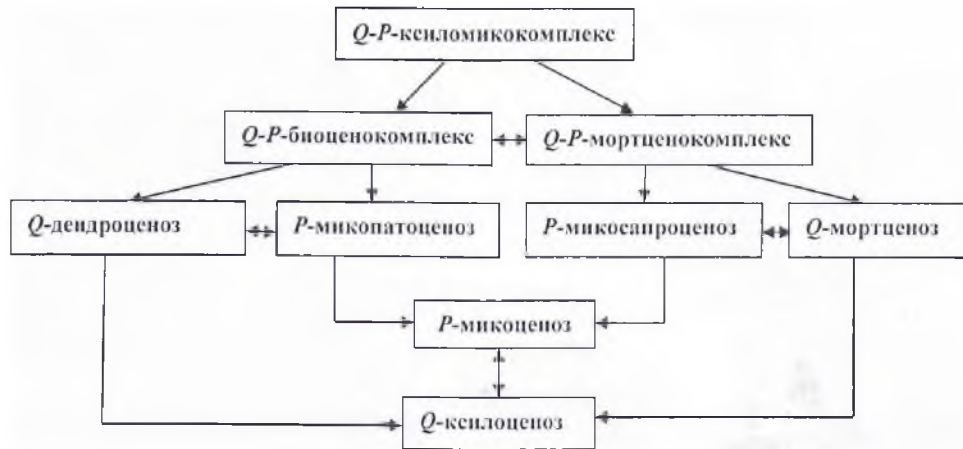


Рис. 1. Блок-схема, отображающая экофункциональное строение *Q-P*-ксиломикокомплекса с участием *P*-микоценоза в порослевых нагорных дубравах

Fig. 1. A block diagram showing ecofunctional structure *Q-P*-xylomycocomplex involving *P*-mycocenosis in upland coppice oak forests

Следует отметить, что понятие «микоценоз» и представление о нем раскрываются и развиваются в работах по лесной микоценологии [Сафонов, 2006; Стороженко, 2008, 2009, 2010; Богомолова, 2014]. Понятия «ксиломикокомплекс» и «ценокомплекс» раскрываются в работах также микоценологической направленности [Арефьев, 2008, 2010; Ставищенко, 2008]. Понятие «дендроценоз» традиционно используется в фитоценологии, часто в качестве синонима понятия «древостой». Здесь мы различаем эти понятия и используем понятие «древостой» в более широком смысле [Руководство по планированию ..., 2007]. Понятие «мортценоз» и представление о нем используется и развивается в лоне лесной микоценологии [Стороженко, 2009]. Понятие «микопатоценоз» используется и развивается в рамках сельскохозяйственной фитопатологии [Якуба, 2010]. Понятия «микосапроценоз» (по аналогии с «микопатоценозом») и «ксилоценоз» (как объединение дендроценоза, в смысле совокупности живых и свежесохших деревьев, и мортценоза) вводятся и используются нами как определения отдельных своеобразных, объективно существующих сообществ, вполне ясно дополняющих и логически завершающих структуру *Q-P*-ксиломикокомплекса (см. рис. 1).

С экосистемных позиций *P*-микоценоз следует рассматривать как компонент *Q-P*-ксиломикокомплекса. В лесной микоценологии микоценозы исследуются как некоторые самостоятельные структуры в составе биоценозов [Сафонов, 2008; Стороженко, 2009]. Субстратная составляющая ксилемикокомплексов остается в тени и проявляется только в экобиологии видов, активных потребителей и преобразователей субстрата, входящих в состав микоценозов, и косвенным образом закрепляется в их структуре. Такой подход вполне оправдан, если непосредственным объектом исследований является именно грибное сообщество – неслучайное сочетание и соотношение видов грибов в составе природного сообщества.

P-микоценоз как неслучайное образование обладает собственной структурой, ценоэлементами которой выступают совокупности видов, в него входящих и имеющих сходные свойства. В многоплановой архитектонике общей структуры *P*-микоценоза выделяется и функциональная структура [Дунаев и др., 2015], которая может быть представлена функциональными ценоэлементами – совокупностями видов, поддерживающих то или иное направление, тот или иной путь биодеструкции, вызывающих тот или иной тип гниения древесины. При этом, качественную сторону функциональной структуры отражает наличие различных функциональных ценоэлементов, а количественную – их соотношение.

Выделяют два основных направленных процесса биодеструкции: 1) осуществляемых грибами-ксилотрофами биотрофного комплекса [Сафонов, 2006; Стороженко, 2008; Сафонов и др., 2013; Богомолова, 2014; Дунаев и др., 2015] и 2) грибами ксилотрофами сапротрофного комплекса, соответственно, патогенный (фитопатогенный) и сапротрофный. При этом отмечается, что существуют определенные различия в представленности и соотношении функциональных элементов сходных сообществ ксилотрофных грибов в биоценозах лесного типа разной антропогенной нарушенности и в разных природных зонах [Стороженко, 2008; Сафонов и

др., 2013; Дунаев и др., 2015]. В качестве более дифференцированных элементов патогенного направления различают биотрофный и патогенный сапротрофный пути биодеструкции [Дунаев и др., 2015]. Второй путь в контексте дальнейшего изложения именуется сапротрофно-патогенным. В качестве функциональных элементов дополнительно выделяют группы видов в зависимости от типа вызываемой гнили: одну группу представляют виды – возбудители коррозионной гнили, другую – возбудители деструктивной гнили [Мухин, 1993; Сафонов, 2006; Стороженко, 2008; Дунаев и др., 2015].

Вероятнее всего, существующие характерные направления и пути деструкции древесины дуба видами *P*-микоценоза как реальные природные процессы представляют в своей взаимосвязи достаточно сложную картину.

В исследовательской практике, на текущий момент, как правило, отчетливо можно констатировать только факт присутствия представителя того или иного вида *P*-микоценоза на вегетирующем и свежесушеном субстрате или на старом косном субстрате. В первом случае мы отмечаем осуществление патогенного направления биодеструкции, во втором – сапротрофного. Т.е., одного из двух вышеназванных основных направлений микоценозной деструкции на которую указывают и другие авторы [Мухин, 1993; Сафонов, 2006; Стороженко, 2008; Богомолова, 2014]. Но и в составе патогенного направления, лежащего в основе микоценозических сукцессий [Харченко, 2003; Богомолова, 2014], зная биоэкологию видов (их экотрофические особенности), достаточно четко можно выделить биотрофно-патогенный путь и сапротрофно-патогенный путь. Первый поддерживается биотрофными патогенами, жизнедеятельными на вегетирующих деревьях в составе *Quercus*-ценопопуляции, но теряющими жизнедеятельность на косном субстрате, переходящем в разряд единиц *Quercus*-морткомплекса. Второй – сапротрофными патогенами и патогенными сапротрофами, развивающимися, в данный момент, на живой древесине (на ксилоэлементах *Q*-дендроценоза), но в дальнейшем способные длительное время нормально существовать и на косной древесине (на ксилоэлементах *Q*-мортценоза). Т. е., в реальных условиях исследования мы можем достоверно различить и учесть представителей видов *P*-микоценоза, осуществляющих в данный момент один из трех путей микоценозной биодеструкции древесины дуба: биотрофно-патогенный, сапротрофно-патогенный или сапротрофный.

Таким образом, исходя из собственного опыта и принимая во внимание экотрофические особенности видов *P*-микоценоза, можно попытаться отобразить действительную картину микоценозных деструктивных процессов древесных единиц *Quercus*-ксилоценоза видами *P*-микоценоза следующей схемой (рис. 2).



Рис. 2. Пути биодеструкции осуществляемые представителями разных трофических групп в составе *P*-микоценоза: БП – биотрофные патогены; СП – сапротрофные патогены; ПС – патогенные сапротрофы

Fig. 2. The ways of biodestruction carried out by representatives of different trophic groups of *P*-mycocenosis: БП – biotrophic pathogens; СП – saprotrophic pathogens; ПС – pathogenic saprotrophs

Биотрофно-патогенный путь (рис. 2) осуществляют следующие биотрофные патогены: *F. robusta*, *I. dryophila*, *P. dryadeus*, *G. frondosa*.

Сапротрофно-патогенный путь осуществляют следующие сапротрофные патогены: *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *H. croceus*, *P. squamosus*, *F. fomentarius* и патогенный сапротроф *D. quercina*.

Сапротрофный путь осуществляют следующие сапротрофные патогены: *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *H. croceus*, *P. squamosus*, *F. fomentarius* и патогенный сапротроф *D. quercina*.

Следует заметить, что *F. fomentarius* на некоторых породах обнаруживает черты сходства и с типичными патогенными сапротрофами и с типичными сапротрофными патогенами. Однако на дубе в регионе исследований чаще отмечался на живом субстрате, отчего мы и относим его к функциональным сапротрофным патогенам в составе *Q-P*-ксиломикокомплекса.

Видовая представленность ценоэлементов *P*-микоценоза в разных аспектах функциональной структуры приведена в таблице 1.



Таблица 1

Виды *P*-микоценоза в качестве элементов его функциональной структуры

Table 1

Species of *P*-mycocenosis as elements of its functional structure

Вид в составе <i>P</i> -микоценоза	Элементы функциональной структуры <i>P</i> -микоценоза в аспекте		
	направления микогенной биодеструкции древесины	пути микогенной биодеструкции древесины	типа вызываемой гнили
<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With.	патогенное, сапротрофное	сапротрофно-патогенный: первичный – патогенный, вторичный – сапротрофный	бурая деструктивная
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill.	патогенное, сапротрофное	сапротрофно-патогенный: первичный – патогенный, вторичный – сапротрофный	бурая деструктивная
<i>Daedalea quercina</i> (L.) Pers.	сапротрофное, патогенное	патогенно-сапротрофный: первичный – сапротрофный, вторичный – патогенный	бурая деструктивная
<i>Fomitiporia robusta</i> (P. Karst.) Fiasson & Niemelä	патогенное	биотрофно-патогенный	белая коррозионная
<i>Inocutis dryophila</i> (Berk.) Fiasson & Niemelä	патогенное	биотрофно-патогенный	белая (пестрая) коррозионная
<i>Pseudomonotus dryadeus</i> (Pers.) T. Wagner & M. Fisch.	патогенное	биотрофно-патогенный	белая коррозионная
<i>Hapalopilus croceus</i> (Pers.) Donk	патогенное, сапротрофное	сапротрофно-патогенный: первичный – патогенный, вторичный – сапротрофный	белая (пестрая) коррозионная
<i>Grifola frondosa</i> (Dicks.) Gray	патогенное	биотрофно-патогенный	белая коррозионная
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	патогенное, сапротрофное	сапротрофно-патогенный: первичный – патогенный, вторичный – сапротрофный	белая коррозионная
<i>Polyporus squamosus</i> (Huds.) Fr.	патогенное, сапротрофное	сапротрофно-патогенный: первичный – патогенный, вторичный – сапротрофный	белая коррозионная

Выделенные функциональные ценоэлементы (см. табл. 1) – совокупности видов, осуществляющих разные направления и пути биодеструкции, а также вызывающие разные типы гнили – характеризуют качественную сторону функциональной структуры *P*-микоценоза.

Количественные показатели, характеризующие функциональную структуру могут быть построены как соотношение: 1) числа видов *P*-микоценоза, входящих в разные функциональные ценоэлементы, и 2) численностей представителей видов *P*-микоценоза, входящих в разные функциональные ценоэлементы.

Видовая представленность в функциональных элементах *P*-микоценоза (см. табл. 1) свидетельствует о преобладании в функциональной структуре факультативных видов, осуществляющих и патогенный и сапротрофный пути биодеструкции. При этом преобладает число видов с коррозионным типом гнили (см. табл. 1), среди которых имеются как чисто патогенные так и факультативные виды.

Видовая представленность, как можно заметить (см. табл. 1), все же не отражает реальной конфигурации и соотношения функциональных ценоэлементов *P*-микоценоза, так как не позволяет дифференцировать виды факультативной группы (сапротрофных патогенов и патогенных сапротрофов) на представителей сапротрофного или патогенного направлений. Но с точки зрения видовой целостности освещает функциональную структуру в соответствующем ракурсе.

Подход к оценке количественных показателей, характеризующих функциональную структуру *P*-микоценоза, основанный на учете численностей представителей видов, входящих в разные ценоэлементы, более приемлем. Он позволяет осветить близкую к реальной картину вовлечения ксилоэлементов *Q*-ксилоценоза в процессы *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба.

Представления о протекающих в дубравных экосистемах направленных процессах *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба удобно, на наш взгляд, описывать с помощью понятия «поток». Если принять, что все ксилоэлементы *Q*-ксилоценоза равноценны между собой,



то можно констатировать, что в общий поток *P*-микогенной биодеструкции на момент обследований вовлечено некоторое относительное количество ксилоэлементов, заселенных представителями видов *P*-микоценоза. Значение величины потока – процентное отношение количества заселенных ксилоэлементов к общему их учетному числу в данном временном срезе. Точнее – это значение величины, измеряющей состояние *P*-микоценоза, обеспечивающего общий поток *P*-микогенной биодеструкции или отдельного его ценоэлемента, обеспечивающего данный частный поток. Но, заметим, при всех прочих равных условиях, значения величин, измеряющих потоки, будут пропорциональны величинам, измеряющим состояние ценоэлементов их обеспечивающих. Так что картина соотношения значений величин потоков в функциональной структуре *P*-микоценоза не будет искажена при использовании оценок потоков, как динамических по своей природе сущностей, через оценки состояния структур ценоэлементов, как статических по своей природе сущностей.

Общий поток *P*-микогенной биодеструкции разветвляется на патогенное и сапротрофное направления. В формировании первого играют роль биотрофные (в основном – *F. robusta*) и сапротрофные (в основном – *F. hepatica* и *L. sulphureus*) патогены, и, отчасти, патогенный сапротроф *D. quercina*. В формировании второго – сапротрофные патогены (в основном те же – *F. hepatica* и *L. sulphureus*) и патогенный сапротроф *D. quercina*. Значение величины потока первого направления оценивается как процентная доля ксилоэлементов *Q*-дендроценоза, заселенных представителями *P*-микопатоценоза. Значение величины потока второго направления оценивается как процентная доля ксилоэлементов *Q*-мортценоза, заселенных представителями *P*-микосапроценоза.

Далее патогенный поток *P*-микогенной биодеструкции еще более дифференцируется и распадается на 2 пути: биотрофно-патогенный и сапротрофно-патогенный. Первый поддерживается биотрофными патогенами (в основном – *F. robusta*) и сапротрофными патогенами в стадии патогенеза (в основном – *F. hepatica* и *L. sulphureus*). Изредка в осуществление потока этого пути вовлекается патогенный сапротроф *D. quercina*. Второй – продолжает сапротрофное направление и поддерживается представителями сапротрофных патогенов (в основном – *F. hepatica* и *L. sulphureus*) и патогенным сапротрофом *D. quercina*, входящими в состав *P*-микосапроценоза. Значения потоков в пределах путей *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба оцениваются аналогично значениям потоков в пределах направлений *P*-микогенной биодеструкции.

Далее пути биодеструкции дифференцируются по типу разложения древесины и разветвляются на потоки, представленные ксилоэлементами, пораженными коррозийной или деструктивной гнилью.

Вышеизложенная описательная схема функционального строения *P*-микоценоза, безусловно, есть некоторая абстрактная конструкция, построенная в соответствии с собственным исследовательским опытом и основанная на представлениях других исследователей [Сафонов, 2006; Богомолова, 2014]. Но она не противоречит известным фактам и может служить качественной основой для построения аналитической модели функциональной структуры *P*-микоценоза. Представленная конфигурация ценоэлементов (схема ветвления потоков) едина для качественного описания функциональной структуры всех локальных *P*-микоценозов в дубовых древостоях как лучшего, так и худшего состояния и может служить качественной моделью функциональной структуры регионального *P*-микоценоза в дубовом биоценозе нагорных дубрав. Количественное же соотношение ценоэлементов в функциональной структуре испытывает значительные вариации.

Исходя из положения, что функциональная структура определяется видовым составом и численностью отдельных видов *P*-микоценоза [Дунаев и др., 2015], а также основываясь на предположении, что количественная представленность некоторых функциональных ценоэлементов *P*-микоценоза существенно различается в дубравных экосистемах разной степени нарушенности, мы оценили средние значения потоков *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба для древостоев лучшего ($KC = 2.1 \pm 0.04$ балла, см. «Объекты и методика») и худшего ($KC = 2.4 \pm 0.03$ балла, см. «Объекты и методика») санитарного состояния. В основу оценок были положены первичные опытные данные о распространенности видов *P*-микоценоза в отдельных обследованных дубовых древостоях.

Наконец, используя описанную конфигурацию функциональных ценоэлементов *P*-микоценоза и количественную их представленность (%) в общем потоке биодеструкции, осуществляемой участниками *P*-микоценоза в древостоях разного состояния, мы построили соответствующие аналитическую модель его функциональной деятельности.



На рисунке 3 представлена аналитическая модель функциональной структуры *P*-микоценоза, характерная для дубравных биоценозов, включающих дубовые древостои лучшего (оценки величин потоков приведены в числителе) и худшего (оценки величин потоков приведены в знаменателе) санитарного состояния.

Выявляется различие функциональной структуры в зависимости от состояния дубового древостоя. Как и предполагалось, в соответствии с видовым структурным состоянием могут быть поставлены функциональные структурные состояния. Одно представлено функциональной структурой *P*-микоценоза в дубовых древостоях лучшего санитарного состояния ($R_{CS} = 2.1 \pm 0.04$ балла) (см. рис. 3), другое – функциональной структурой *P*-микоценоза в дубовых древостоях худшего санитарного состояния ($R_{CS} = 2.4 \pm 0.03$ балла) (см. рис. 3).

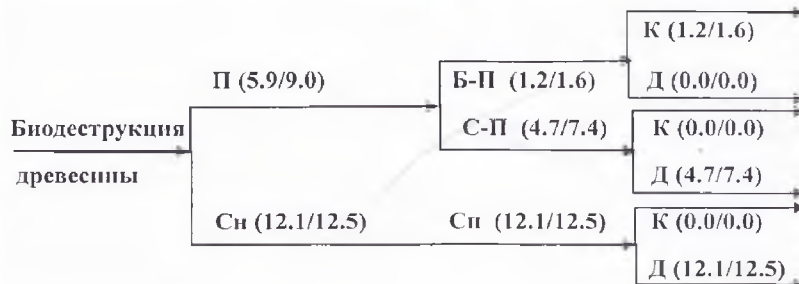


Рис. 3. Модель функциональной структуры *P*-микоценоза в составе *Q-P*-ксиломикокомплекса, полученная для древостоев лучшего (оценки величин потоков приведены в числителе) и худшего (оценки величин потоков приведены в знаменателе) санитарного состояния: П – патогенное направление, Сп – сапротрофное направление, Б-П – биотрофно-патогенный путь, С-П – сапротрофно-патогенный путь, Сп – сапротрофный путь; К – коррозийная гниль, Д – деструктивная гниль

Fig. 3. The model of functional structure of *P*-mycocenosis consisting of *Q-P*-xylomycocomplex obtained for oak stands best (estimation of the values of the fluxes given in the numerator) and worst (estimation of the values of the fluxes given in the denominator) sanitary conditions: П – pathogenic direction, Сп – saprotrophic direction; Б-П – biotrophs-pathogenic way, С-П – saprotrophs-pathogenic way, Сп – saprotrophic way; К – corrosion rot (decay), Д – destructive rot (decay)

Проверка существенности разницы [Лакин, 1990, стр. 122, 323] между оценочными значениями потоков патогенного направления *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба в дубовых древостоях лучшего ($R_{CS} = 2.1 \pm 0.04$ балла) и худшего ($R_{CS} = 2.4 \pm 0.03$ балла) состояния – соответственно, 5.9 и 9.0% (см. рис. 3) – указывает на наличие достоверной разности между этими значениями. Необходимые для проверки существенности данные приведены в таблице 2.

Таблица 2

Данные для оценки существенности разницы между значениями потоков патогенного направления *P*-микогенной биодеструкции в древостоях разного санитарного состояния

Table 2

Data to assess the materiality of the difference between the values of flows of pathogenic direction of *P*-mikogenic biodestruction in stands of different sanitary condition

Группы (выборки) дендроценозов	Доля заселенных патогенами	Доля не заселенных патогенами	Абсолютное число обследованных деревьев, шт.
Лучшего состояния	5.9% (0.059)	94.1% (0.941)	917
Худшего состояния	9.0% (0.090)	91.0% (0.910)	1785

Подобная картина наблюдается при сравнении значений потоков сапротрофно-патогенного пути в древостоях разного состояния (см. рис. 3). Необходимые для проверки существенности данные приведены в таблице 3.

Критерий $t_{\phi} = 2.70$ превосходит критическую точку $t_{st} = 1.96\%$ для $P = 95\%$, $k \rightarrow \infty$ [Лакин, 1990, с. 323], т.е. разница существенна. Следовательно, в дубовых древостоях худшего состояния сапротрофно-патогенный путь *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба более значим (оценка значения величины потока 7.4%), чем в древостоях лучшего состояния (оценка значения величины потока 4.7%) (см. рис. 3). Преобладание сапротрофно-патогенного потока в древостоях худшего состояния также объясняется высокой численностью в них таких факультативных видов как *F. hepatica* и *L. sulphureus*.



Таблица 3

Данные для оценки существенности разницы между значениями потоков сапротрофно-патогенного пути *P*-микогенной биодеструкции в древостоях разного санитарного состояния

Table 3

Data to assess the materiality of the difference between the values of flows of saprotrophs-pathogenic way of *P*-mikogenic biodestruction in stands of different sanitary condition

Группы (выборки) дендроценозов	Доля заселенных сапротрофными патогенами	Доля не заселенных сапротрофными патогенами	Абсолютное число обследованных деревьев, шт.
Лучшего состояния	4.7% (0.047)	95.3% (0.953)	917
Худшего состояния	7.4% (0.074)	92.6% (0.926)	1785

Деструктивный тип гнили древесины дуба значим как в сапротрофно-патогенном, так и в сапротрофном потоках (см рис. 3), что объясняется весомым численным участием в составе и микопатогеноза и микосапроценоза таких видов как *F. hepatica* и *L. sulphureus* – возбудителей деструктивной гнили, а также и участием *D. quercina* (в основном – в составе микосапроценоза).

Выводы

1. В дубовых древостоях худшего санитарного состояния (в составе нагорных порослевых дубрав юго-запада Среднерусской возвышенности) патогенное направление *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба более значимо, чем в древостоях лучшего состояния, и его значение приближается к значениям, характеризующим сапротрофное направление *P*-микогенной биодеструкции как в древостоях лучшего, так и в древостоях худшего состояния. Преобладание патогенного направления в древостоях худшего состояния объясняется высокой численностью в них таких факультативных видов как *F. hepatica* и *L. sulphureus*.

2. В дубовых древостоях худшего состояния сапротрофно-патогенный путь *P*-микогенной биодеструкции древесины дуба более значим, чем в древостоях лучшего состояния. Преобладание сапротрофно-патогенного потока в древостоях худшего состояния также объясняется высокой численностью в них таких факультативных видов как *F. hepatica* и *L. sulphureus*.

3. Деструктивный тип гнили древесины дуба значим как в сапротрофно-патогенном, так и в сапротрофном потоках, что объясняется весомым численным участием в составе и микопатогеноза и микосапроценоза таких видов как *F. hepatica* и *L. sulphureus* – возбудителей деструктивной гнили, а также и участием *D. quercina* (в основном – в составе микосапроценоза).

Список литературы References

1. Арефьев С.П. 2008. Использование широтно-зональных спектров видового состава ксиломикокомплекса при индикации состояния леса. В кн.: Материалы 2-го Съезда микологов России. Тезисы докладов. М., Национальная академия микологии: 216–217.
Aref'ev S.P. 2008. Use of width and zone ranges of specific structure of xylomycocomplex at indication of a condition of the wood. In: Materialy 2-go S"ezda mikologov Rossii [Materials of the 2nd Congress of mycologists Russia]. Moscow, Natsional'naya akademiya mikologii: 216–217. (in Russian)

2. Арефьев С.П. 2010. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск, Наука, 260.
Aref'ev S.P. 2010. Sistemnyy analiz bioty derevorazrushayushchikh gribov [Systematic analysis of the biota of wood-destroying fungi]. Novosibirsk, Nauka, 260. (in Russian)

3. Богомолова О.И. 2014. Характеристика процесса микогенного разложения древесины *Quercus robur* L. на территории Оренбургского Предуралья. Фундаментальные исследования. Биологические науки, (9): 2191–2194.
Bogomolova O.I. 2014. Kharakteristika protsessa mikogennoho razlozheniya drevesiny *Quercus robur* L. na territorii Orenburgskogo Predural'ya. Fundamental'nye issledovaniya. Biologicheskie nauki [Fundamental research. Biological Sciences], (9): 2191–2194. (in Russian)

4. Дунаев А.В., Дунаева Е.Н., Калугина С.В. 2015. Некоторые аспекты структуры комплекса патогенных видов трутовых грибов (Polyporaceae s. L.), приуроченных к дубу черешчатому (*Quercus robur* L.), в древостоях заповедной дубравы «Лес на Ворскле». Научные ведомости БелГУ. Естественные науки, 30 (3): 41–50.



Dunaev A.V., Dunaeva E.N., Kalugina S.V. 2015. Nekotorye aspekty struktury kompleksa patogennykh vidov trutovykh gribov (Polyporaceae s. L.), priurochennykh k dubu chereschatomu (*Quercus robur* L.), v drevostoyakh zapovednoy dubravy "Les na Vorskle". Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennyye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 30 (3): 41–0. (in Russian)

5. Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М., Высшая школа, 352.

Lakin G.F. 1990. Biometriya [Biometrics]. Moscow, Vysshaya shkola, 352. (in Russian)

6. Мухин В.А. 1993. Биота ксилотрофных базидиомитетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, Наука, 231.

Mukhin V.A. 1993. Biota ksilotrofnykh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Biota xylophilic basidiomycetes of the West Siberian plain]. Ekaterinburg, Nauka, 231. (in Russian)

7. Руководство по планированию, организации и ведению лесопатологических обследований. 2007. Приложение 3 к Приказу Рослесхоза от 29.12.2007 №523. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (9 февраля 2013).

Rukovodstvo po planirovaniyu, organizatsii i vedeniyu lesopatologicheskikh obsledovaniy [A guide to planning, organizing and conducting forest surveys]. 2007. Annex 3 to the Order of the Federal Forestry Agency of 29.12.2007 №523. Available at: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (accessed 9 february 2013). (in Russian)

8. Сафонов М.А. 2005. Ресурсный потенциал биоты ксилотрофных грибов. Вестник ОГУ, 9 (47): 159–163.

Safonov M.A., 2005. Resursnyy potentsial bioty ksilotrofnykh gribov. Vestnik OGU [Vestnik Of the Orenburg State University], 9 (47): 159–163. (in Russian)

9. Сафонов М.А. 2006. Ресурсное значение ксилотрофных грибов лесов Южного Приуралья. Дис. ... д-ра биол. наук. Оренбург, 468.

Safonov M.A., 2006. Resursnoe znachenie ksilotrofnykh gribov lesov Yuzhnogo Priural'ya [Resource value of xylophilic fungi forests of the southern Urals]. Dis. ... dr. biol. sciences. Orenburg, 468. (in Russian)

10. Сафонов М.А., Каменева И.Н., Булгаков Е.А. 2013. Функциональная структура сообществ доразрушающих базидиальных грибов Южного Приуралья. Успехи современного естествознания, (10): 222–227.

Safonov M.A., Kameneva I.N., Bulgakov E.A. 2013. Funktsional'naya struktura soobshchestv derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov Yuzhnogo Priural'ya. Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya [Advances In Current Natural Sciences], (10): 222–227. (in Russian)

11. Ставищенко И.В. 2008. Основные закономерности преобразования сообществ ксилотрофных грибов под воздействием природно-климатических и антропогенных факторов. В кн.: Материалы 2-го Съезда микологов России. Тезисы докладов. М., Национальная академия микологии: 235–236.

Stavishenko I.V. 2008. The main regularities of transformation of communities of the xylophilic fungus under the influence of climatic and anthropogenic factors. In: Materialy 2-go S"ezda mikologov Rossii [Materials of the 2nd Congress of mycologists Russia]. Moscow, Natsional'naya akademiya mikologii: 235–236. (in Russian)

12. Стороженко В.Г. 2008. Структура и функции грибного комплекса лесного биогеоценоза. Хвойные бореальной зоны [Coniferous boreal], (1–2): 16–20.

Storozhenko V.G. 2008. Structure and function of fungal complex forest biogeocenosis. Khvoynye boreal'noy zony [Conifers of the boreal area], (1–2): 16–20. (in Russian)

13. Стороженко В.Г. 2009. Микоценология – раздел лесной биогеоценологии. Хвойные бореальной зоны, 1: 132–133.

Storozhenko V.G. 2009. Mikotsenologiya - section timber biogeocenology. Khvoynye boreal'noy zony [Conifers of the boreal area], (1): 132–133. (in Russian)

14. Стороженко В.Г. 2010. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза. Хвойные бореальной зоны, (3–4): 279–283.

Storozhenko V.G. 2010. Drevesnyy otpad v strukturakh lesnogo biogeotsenoza. Khvoynye boreal'noy zony [Conifers of the boreal area], (3–4): 279–283. (in Russian)

15. Ушаков Е.В. 2005. Введение в философию и методологию науки. М., Изд-во Экзамен, 528.

Ushakov E.V. 2005. Vvedenie v filosofiyu i metodologiyu nauki [Introduction to the philosophy and methodology of science]. Moscow, Izd-vo Ekzamen, 528. (in Russian)

16. Харченко А.А. 2003. Экология и биоценологическое значение доразрушающих грибов в порослевых дубравах (на примере Воронежской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 24.

Kharchenko A.A., 2003. Ekologiya i biotsenoticheskoe znachenie derevorazrushayushchikh gribov v poroslevykh dubravakh (na primere Voronezhskoy oblasti) [Ecology and biocenotic importance of wood-destroying fungi in coppice oak forests (on the example of Voronezh region)]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Voronezh, 24. (in Russian)

17. Якуба Г.В. 2010. Разработка механизмов управления микопатозом сада яблони. Плодоводство и виноградарство Юга России, 4 (3): 1–9. URL: <http://journal.kubansad.ru/archive/> (10 июля 2015).

Yakuba G.V. 2010. Razrabotka mekhanizmov upravleniya mikopatotsenozom sada yablони. Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii [Horticulture and viticulture in the South of Russia], 4 (3): 1–9. Available at: <http://journal.kubansad.ru/archive/> (accessed 10 July 2015). (in Russian)

18. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. Dictionary of the Fungi. Wallingford, CABT Europe-UK: 771.