



УДК 582.287.237:582.632.2:581.55

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСА ПАТОГЕННЫХ ВИДОВ  
ТРУТОВЫХ ГРИБОВ (POLYPORACEAE S. L.),  
ПРИУРОЧЕННЫХ К ДУБУ ЧЕРЕПЧАТОМУ (*QUERCUS ROBUR* L.),  
В ДРЕВОСТОЯХ ЗАПОВЕДНОЙ ДУБРАВЫ «ЛЕС НА ВОРСКЛЕ»**

**SOME ASPECTS OF THE STRUCTURE OF THE COMPLEX PATHOGENIC  
SPECIES OF POLYPORUS FUNGI (POLYPORACEAE S. L.) ASSOCIATED WITH  
ENGLISH OAK (*QUERCUS ROBUR* L.) IN OAK STANDS  
OF PROTECTED OAK FOREST "LES NA VORSKLE"**

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

*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:* структура, *Q. robur* – *Polypore* – ксилотикопаатокомплекс (*Q-P*-ценокомплекс), *P*-мицозеноз, доминанты, субдоминанты, биотрофный путь биодеструкции, сапротрофный путь биодеструкции.

*Key words:* structure, *Q. robur* – *Polypore* – xylomycopathocomplex (*Q-P*-cenocomplex), *P*-mycosenosis, dominant, subdominant, biotrophy way biodestruction, saprotrophy way biodestruction.

*Аннотация.* В статье рассмотрены характерные особенности видового и функционального аспектов общей структуры комплекса патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом, или *Quercus robur* – *Polypore* – ксилотикопаатокомплекса (*Q-P*-ценокомплекса), сложившихся в семенных и семенно-порошлевых древостоях дубравы «Лес на Ворскле» (Борисовский район, Белгородская область РФ). Дана оценка распространенности отдельных видов *P*-мицозеноза в древостоях дубравы «Лес на Ворскле». Представлены результаты сравнительного анализа видового и функционального аспектов структуры *Q-P*-ценокомплекса в древостоях «Леса на Ворскле» и в порошлевых древостоях антропогенно трансформированных дубрав Белгородской области.

*Resume.* The object of this study is a complex of pathogenic polypore fungi on English oak or *Quercus robur* – *Polypore* – xylomycopathocomplex (*Q-P*-cenocomplex) individual forest vegetation plots and seed stands of mixed origin as part of the protected oaks "Les na Vorskle" (Borisovka district, Belgorod region, Russian Federation). Identify features of occurrence (prevalence) and the confinement of pathogenic polypores, representing *P*-mycosenosis on the oak, in seed and seed-coppice oak stands in the composition of the oaks "Les na Vorskle". Shows the results of analysis of the *Q-P*-cenocomplex structure. In compliance objectives were as follows. 1. Clarify the list of types of *P*-mycosenosis, occurring in an oak pedunculate in seed and seed-coppice stands. 2. To assess the occurrence (prevalence) *P*-mycosenosis species in seed and seed-coppice oak stands and identify features of their confinement. 3. To analyze the species and functional structures *Q-P*-cenocomplex, established in seed and seed-coppice stands "Les na Vorskle", and compare them with those prevailing in the anthropogenically transformed coppice oak forests of the Belgorod region in the process of conducting field forest pathology, phytopatological and mikotsenologicheskie survey oak stands in the plain of "Les na Vorskle". As a result of surveys there were identified the species composition of *P*-mycosenosis, assessed the prevalence of certain types of *P*-mycosenosis, investigated the functional structure of the *Q-P*-cenocomplex, developed in oak stands oaks "Les na Vorskle" in comparison with those prevailing in the coppice stands anthropogenically transformed oak Belgorod region.

## Введение

Для каждой лесообразующей породы можно выделить комплекс патогенных видов трутовиков (Polyporaceae s. l.), выполняющих эволюционно определенную функцию «ослабления и летализации» [Стороженко, 2009] в ценопопуляциях растения-хозяина, что является непосредственным проявлением процесса трансформации вещества и энергии в лесных экосистемах. Характер взаимоотношений «лесообразующая порода – микопатокомплекс» находит выражение в особенностях структуры мицозеноза и позволяет судить о состоянии и развитии фитозеноза и биоценоза в целом.

На живых деревьях *Quercus robur* L., который является основной лесообразующей породой автохтонных лесостепных дубрав Восточной Европы, в условиях юго-запада Среднерусской возвышенности отмечено около 10–11 видов патогенных трутовиков [Харченко и др.,



2010; Dunayev et. al., 2014], относящихся к порядкам *Agaricales*, *Hymenochaetales*, *Polyporales* (класс *Agaricomycetes*, отдел *Basidiomycota* [Kirk et. al., 2008]).

Авторами данной статьи обследованы многие порослевые антропогенно трансформированные дубравы Белгородской области. Вырисовываются общие представления о структуре комплекса патогенных трутовых, приуроченных к дубу [Dunayev et. al., 2014]. Однако картина все еще остается неполной вследствие отсутствия исследований в заповедных семенных дубравах, моделирующих в некотором смысле первозданные древостои. Исследование комплекса патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом, или *Q. robur* – *Polypore* – ксиломикопаток-комплекса (*Q–P*-ценокомплекса), в дубовых древостоях заповедной дубравы «Лес на Ворскле» восполнило бы имеющийся пробел в знаниях о структуре консорции дуба и микоценозах дубрав лесостепи. В связи с вышесказанным была определена цель настоящего исследования: Выявить особенности встречаемости (распространенности) и приуроченности патогенных видов трутовых грибов (ПТГ) в семенных и семенно-порослевых дубовых древостоях в составе дубравы «Лес на Ворскле» и провести структурный анализ *Q–P*-ценокомплекса, сложившегося в этих древостоях. В соответствии цели были поставлены следующие задачи. 1. Уточнить список видов ПТГ, встречающихся на дубе черешчатом в семенных и семенно-порослевых древостоях. 2. Оценить встречаемость (распространенность) видов ПТГ в семенных и семенно-порослевых дубовых древостоях и выявить особенности их приуроченности. 3. Провести анализ видовой и функциональной структур *Q–P*-ценокомплекса, сложившихся в семенных и семенно-порослевых древостоях дубравы «Лес на Ворскле», и сравнить их с таковыми, сложившимися в порослевых антропогенно трансформированных дубравах Белгородской области.

### Объекты и методика

Объектом настоящего исследования выступил *Q–P*-ценокомплекс отдельных лесорастительных участков в древостоях семенного и смешанного происхождения в составе заповедной дубравы «Лес на Ворскле» (Борисовский район, Белгородская область РФ). Непосредственным предметом исследования явилась структура *Q–P*-ценокомплекса в двух ее важных аспектах: видовом (видовая структура) и функциональном (функциональная структура).

*Q–P*-ценокомплекс – не искусственно выделяемое образование, а органичная часть консорции дуба и биоценоза дубравы. В биоценологическом аспекте, согласно имеющимся представлениям [Мазинг, 1965], *Q–P*-ценокомплекс являет собой биотическое сообщество, включающее дуб как ядро консорции на ценопопуляционном уровне и одну из компонентных группировок круга консортов 1-го порядка, каковой выступает сообщество ПТГ. В микоценологическом аспекте *Q–P*-ценокомплекс представляет собой один из трофо-топических слоев (субстратно и пространственно обособленную микосинузию по [Стороженко, 2009]) *Q. robur* – ксиломикокомплекса (термин «ксиломикокомплекс» употребляется в работах С.П. Арефьева [2008]), или ценомикокомплекса (термин «ценомикокомплекс» употребляется в работах И.В. Ставищенко [2008]). В микоценологическом аспекте *Q–P*-ценокомплекс, без актуализации ценологической роли субстратной составляющей, представляется совокупностью грибных организмов близкой природы, объединенных сходными требованиями к происхождению и состоянию субстрата, или микоценозом [Каламээс, 1975; Сафонов, 2006].

В данной статье *Q–P*-ценокомплекс рассматривается как эколобиологическая система, включающая две составляющие: *Q*-ксилокомплекс и микоценоз ПТГ (*P*-микоценоз). *Q*-ксилокомплекс образуют совокупности живых и мертвых (косных) древесных единиц дуба в составе дубравного биоценоза. Совокупность живых единиц охватывает вегетирующие особи *Q. robur* и представляет собой *Q*-ценопопуляцию. Совокупность мертвых единиц представляют сухостойные, сломанные на корню, вываленные деревья дуба, а также – дубовые пни.

Детальные полевые обследования проводились в 2014 г. в квартале 8, на выделах 7 и 10. Дополнительно было проведено рекогносцировочное обследование дубовых древостоев с охватом других выделов в кв. 8. Таксационное описание выделов, где проводились детальные полевые обследования в 2014 г. по состоянию на 1986 г. [Перспективный план ..., 1986], представлено ниже.

Кв. 8. выдел 7. 1-ый ярус. Элемент леса Дч. Древостой: 9Д1Яо+Лп. Длительно-производный. Происхождение естественное семенное. Бонитет II, тип условий местопроизрастания (ТУМ) Д<sub>2</sub>, тип леса Д<sub>1-б</sub>, класс возраста IX, возраст 90 лет, группа возраста – средневозрастная. Средняя высота 24 м. Средний диаметр 32 см. Полнота 0.8. 2-ой ярус. Элемент леса Кло. Состав: 8Кло2Лп. Возраст 40 лет. Средняя высота 9 м. Средний диаметр 8 см. Полнота 0.2. Подрост: Кл, Лп, Яо, высота 1 м, средней густоты, равномерный. Подлесок: бересклет бородавчатый, боярышник кроваво-красный. Покров: снег обыкновенная, осока волосистая, ясменник душистый. Почва серая лесная средне оподзоленная. Положение: склоны разных экспозиций.



**Кв. 8, выдел 10.** 1-ый ярус. Элемент леса Дч. Древостой: 10Д единично Лп, Яо. Длительно-производный. Происхождение естественное, семенно-порошлевое, преобладает порошлевое. Бонитет II, ТУМ Д<sub>2</sub>, тип леса Д<sub>1-В</sub>, класс возраста IX, возраст 85 лет, группа возраста – средне-возрастная. Средняя высота 24 м. Средний диаметр 32 см. Полнота 0.8. 2-ой ярус. Элемент леса Кло. Состав древостоя: 6Кло4Лп. Возраст 40 лет. Средняя высота 10 м. Средний диаметр 8 см. Полнота 0.2. Подрост: Кло, Лп, Ил, высота 1-4 м, густой, равномерный. Подлесок: бересклет бородавчатый, единично. Покров: осока волосистая, звездчатка ланцетолистная, сныть обыкновенная, будра плющевидная. Почва серая лесная средне оподзоленная. Положение: склоны разных экспозиций.

Принятые сокращения: Д, Дч – дуб черешчатый, Яо – ясень обыкновенный, Лп – липа мелколистная, Кло – клен остролистный; Ил – вяз шершавый (ильм); Д<sub>2</sub> – свежая дубрава; Д<sub>1-В</sub> – дубняк осоковый; Д<sub>1-В</sub> – дубняк звездчатково-осоковый.

Полевые обследования проводились согласно методикам лесопатологических, фитопатологических и микоценологических исследований [Руководство по планированию ..., 2007; Мухин, 1993; Сафонов, 2006].

Детальные обследования проводились следующим образом. Выбиралось направление полосы сплошного обследования дубового древостоя. В полосе обследования производился учет всех древесных единиц Q-ксилокомплекса с перечетом количества древесных единиц, на которых развивается тот или иной вид ПТГ, по принципу «одна единица субстрата – один образец» [Мухин, 2006]. Единица субстрата представляет собой либо живой, либо косный элемент: отдельное живое (вегетирующее) дерево дуба, отдельное сухостойное дерево, отдельный вывал, слом или дубовый пенёк. Учет типа субстрата необходим для более полного исследования функциональной структуры P-микоценоза в составе Q-P-ценокомплекса.

Присутствие образца того или иного вида ПТГ на субстрате определялось по наличию характерных плодовых тел, их остатков, а в отношении отдельных видов, нерегулярно образующих плодовые тела, и косвенных признаков заселения субстрата. Как показывает практика, эта методика количественного учета достаточно действенна [Сафонов, 2006]. Заметим, что в процессе полевых обследований в отдельных случаях отмечалось присутствие биотрофных видов P-микоценоза (в виде старых плодовых тел, их остатков или признаков характерной гнили) на косном субстрате, однако в видовом составе функционального субмикоценоза косной древесины дуба они не учитывались, поскольку на ней они не жизнеспособны.

По результатам детальных полевых обследований и учетов определялись такие показатели как встречаемость вида ПТГ на субстрате (этот показатель вычисляется в виде доли древесных единиц, заселенных данным видом, выраженной в %); и доля находок вида ПТГ в общей численности находок ПТГ, выраженная в %. Для выделения классов доминирования по численности была использована шкала Е.Л. Любарского [1975]: 0 < N ≤ 4 малозначимый вид; 4 < N ≤ 16 второстепенный вид; 16 < N ≤ 36 субдоминант; 36 < N ≤ 64 доминант; 64 < N ≤ 100 абсолютный доминант; где N – доля (находок) вида в общей численности (находок), %.

При рекогносцировочных обследованиях производился беглый осмотр древесных единиц Q-ксилокомплекса на предмет присутствия представителей P-микоценоза. При обнаружении последних делалась отметка о видовой принадлежности их и типе заселяемого субстрата.

Все натурные данные заносились непосредственно в полевой журнал. Камеральная обработка данных осуществлялась с позиций системно-структурного анализа [Ушаков, 2005; Сафонов, 2006] и применением аналитических методов микоценологии [Мухин, 1993; Сафонов, 2006] и вариационной статистики [Лакин, 1990].

### Результаты и их обсуждение

В сезон 2014 г. на выделе 7 (кв. 8) в полосе сплошного учета было обследовано 146 субстратных единиц Q-ксилокомплекса. В том числе: 89 вегетирующих деревьев дуба (средний диаметр D<sub>1.3</sub>ср.=46.9±1.19 см., средняя категория состояния КС=2.50±0.073 балла) и 57 единиц косного субстрата. Из которых: 17 сухостойных деревьев (D<sub>1.3</sub>ср.=35.6 ±1.21 см.), 6 сломов (D<sub>1.3</sub>ср.=33.2±4.82 см.), 17 вывалов (D<sub>1.3</sub>ср.=30.8±3.06 см.), 17 пней. Процентное соотношение живого и косного субстрата: 61.0:39.0.

На выделе 10 (кв. 8) в полосе сплошного учета было обследовано также 146 субстратных единиц Q-ксилокомплекса. В том числе: 90 вегетирующих деревьев дуба (средний диаметр D<sub>1.3</sub>ср.=45.1±1.40 см., средняя категория состояния КС=2.62±0.070 балла) и 56 единиц косного субстрата. Из которых: 13 сухостойных деревьев (D<sub>1.3</sub>ср.=40.1 ±2.89 см.), 4 сломы (D<sub>1.3</sub>ср.=33.2±0.94 см.), 20 вывалов (D<sub>1.3</sub>ср.=24.6±2.29 см.), 19 пней. Процентное соотношение живого и косного субстрата: 61.6:38.4.

Рекогносцировочным обследованием были охвачены следующие выдела в кв. 8: 7, 10, 4, 5, 6, 21.



На основании первичных данных полевых обследований, как детальных, так и рекогносцировочных, было установлено, что из списка известных для дубрав Белгородской области видов ПТГ [Dunayev et. al., 2014] в дубовых древостоях дубравы «Лес на Ворскле» на дубовом субстрате встречаются следующие виды (табл. 1): печеночница обыкновенная *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., серно-желтый трутовик *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill., ложный дубовый трутовик *Fomitoporia 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.

Такие виды как *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *F. robusta*, *P. dryadeus*, *D. quercina* были отмечены и при детальных и при рекогносцировочных обследованиях. Такие виды как *I. dryophila*, *H. croceus*, *F. fomentarius* были обнаружены на дубе при рекогносцировочных обследованиях в кв. 8. Такой вид как *G. frondosa* встречается на дубе по сообщениям работников заповедника «Лес на Ворскле».

Не были отмечены чешуйчатый трутовик *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., и трутовик Швейница *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat, которые вообще редко встречаются на дубовом субстрате и являются случайными поселенцами для дуба в дубравах региона [Dunayev et. al., 2014], что, однако, вовсе не исключает возможности их нахождения на дубовом субстрате в составе фитоценозов «Леса на Ворскле» при более длительных и масштабных обследованиях.

Первичные данные для анализа структуры *Q-P*-ценокомплекса и структуры *P*-микоценоза в составе *Q-P*-ценокомплекса в обследованных дубовых древостоях дубравы «Лес-на-Ворскле» приведены в табл. 1. Предваряя структурный анализ, приведем в контексте изложения основные соображения о структуре вообще и о структуре *Q-P*-ценокомплекса в частности.

Структура, как известно, есть некоторая устоявшаяся совокупность частей и элементов единого целого в их взаимоотношениях и взаимосвязях. С точки зрения системно-структурного подхода [Ушаков, 2005] *Q-P*-ценокомплекс представляет собой экобиологическую систему, подсистемами которой являются *Q*-ксилокомплекс и *P*-микоценоз. Эти подсистемы, в свою очередь, являются системами, включающими более простые составляющие.

*Q*-ксилокомплекс в свете единого целого с *P*-микоценозом может быть представлен группами деревьев, или, точнее, древесных единиц, имеющих отношения к представителям *P*-микоценоза в качестве определенного типа субстрата. В более общем и упрощенном видении вопроса это по сути две следующие группы. Группа живого субстрата, включающая вегетирующие деревья дуба и, вероятно, свежий сухостой и свежие прижизненные сломы, встречающиеся, однако, достаточно редко. Группа косного субстрата, включающая сухостойные деревья, старые сломы, вывалы, пни; а в случае интенсивной лесохозяйственной деятельности, и обрубки стволов.

*Q*-ксилокомплекс в свете единого целого с *P*-микоценозом может быть представлен группами деревьев, или, точнее, древесных единиц, имеющих отношения к представителям *P*-микоценоза в качестве определенного типа субстрата. В более общем и упрощенном видении вопроса это по сути две следующие группы. Группа живого субстрата, включающая вегетирующие деревья дуба и, вероятно, свежий сухостой и свежие прижизненные сломы, встречающиеся, однако, достаточно редко. Группа косного субстрата, включающая сухостойные деревья, старые сломы, вывалы, пни; а в случае интенсивной лесохозяйственной деятельности, и обрубки стволов.

*P*-микоценоз в свете единого целого с *Q*-ксилокомплексом может быть представлен, в первую очередь, группами видов с определенным типом питания. В более общем и упрощенном видении вопроса это следующие группы. Группа видов вполне жизнеспособных только на вегетирующих деревьях дуба, доживающих и отмирающих на свежесохших и свежесломанных деревьях. Это т. н. биотрофы [Сафонов, 2006]. Группа видов, жизнеспособных как на косном, так и на живом субстрате. При этом, активность разных видов из этой группы на косном и живом субстрате может быть разной. Обозначим эту группу, в противовес биотрофам, условными сапротрофами (или, в контексте данного изложения, просто сапротрофами), куда будем включать факультативных сапротрофов и факультативных патогенов. Следует заметить, что истинных сапротрофов, не проявляющих патогенных свойств, авторы в данной статье не рассматривают.



Таблица 1  
Table 1

**Структурные составляющие Q–P-ценокомплекса в дубовых древостоях дубравы «Лес на Ворскле»**  
**Structural components of the Q–P-cenocomplex in oak stands oak forest «Les na Vorskle»**

Лесорастительный участок		кв. 8, выдел 7				кв. 8, выдел 10			
Типы субстрата Q-ксилокомплекса, число ед. учета, шт (доля от общего числа ед., %)		Вегетирующие деревья, 89 (61.0)		Косный субстрат, 57 (39.0)		Вегетирующие деревья, 90 (61.6)		Косный субстрат, 56 (38.4)	
Трофические группы P-микоценоза		биотрофы	сапротрофы	биотрофы	сапротрофы	биотрофы	сапротрофы	биотрофы	сапротрофы
Представленность видов P-микоценоза по трофическим группам и типам субстрата, число ед. учета, шт. (доля от общего числа ед., %)	<i>F. hepatica</i>	-	0 (0.0/0.0)	-	3 (50.0/5.3)	-	0 (0.0/0.0)	-	3 (37.5/5.4)
	<i>L. sulphureus</i>	-	4 (33.3/6.6)	-	3 (50.0/5.3)	-	3 (37.5/3.3)	-	3 (37.5/5.4)
	<i>F. robusta</i>	7* (58.3/7.9)**	-	-	-	4 (50.0/4.4)	-	-	-
	<i>I. dryophila</i>	0 (0.0/0.0)***	-	-	-	0 (0.0/0.0)***	-	-	-
	<i>P. dryadeus</i>	1 (8.3/1.1)	-	-	-	1 (12.5/1.1)	-	-	-
	<i>D. quercina</i>	-	0 (0.0/0.0)***	-	0 (0.0/0.0)***	-	0 (0.0/0.0)	-	2 (25.0/3.6) ***
	<i>H. croceus</i>	-	0 (0.0/0.0)***	-	0 (0.0/0.0)	-	0 (0.0/0.0) +	-	0 (0.0/0.0)
	<i>G. frondosa</i>	0 (0.0/0.0)****	-	-	-	0 (0.0/0.0)****	-	-	-
	<i>F. fomentarius</i>	-	0 (0.0/0.0)***	-	0 (0.0/0.0)	-	0 (0.0/0.0), +	-	0 (0.0/0.0)
Итого, шт., (%)		8+4=12 (100.0)		0.0	6 (100.0)	5+3=8 (100.0)		0.0	8 (100.0)

Примечание: \*число находок данного вида на дубовом субстрате при детальных обследованиях; \*\*в числителе – доля вида в общей численности (%), в знаменателе – встречаемость на субстрате (%); \*\*\*представители вида обнаружены на дубе при рекогносцировочных обследованиях в кв. 8.; \*\*\*\*представители вида встречаются на дубе по сообщениям наблюдателей.



Таким образом, структура  $Q$ - $P$ -ценокомплекса может быть представлена с качественной и количественной сторон. Качественная сторона понимается как набор разных элементов, количественная – как их взаимосвязь и соотношение. При этом ксилокомплекс дуба выступает своего рода матрицей, определяющей облик и структуру микоценоза ПТГ, так что в области однородного состояния субстрата структура  $Q$ - $P$ -ценокомплекса сводится к структуре  $P$ -микоценоза.

Поскольку структура сообщества многогранна, то при ее исследовании приходится акцентировать внимание на отдельных ее аспектах [Миркин и др., 1989; Сафонов, 2006]. Наиболее важными в биоценозе представляются видовая и функциональная структуры, так как они отражают видовое разнообразие и особенности трансформации вещества и энергии в сообществе. Такое своеобразное биотическое сообщество как  $Q$ - $P$ -ценокомплекс представлено в границах одной из подсистем единственным видом *Quercus robur* L., индивиды и косные древесные единицы которого выступают в качестве субстрата, а в границах другой подсистемы – сообществом нескольких видов ПТГ (*Polyporaceae* s. l.), использующих индивиды и косные древесные единицы *Q. robur* как трофо-топический субстрат. Поэтому в случае анализа видового аспекта структуры  $Q$ - $P$ -ценокомплекса правильнее, на наш взгляд, говорить о субстратно-видовой составляющей общей структуры. То же самое относится и функциональному аспекту структуры  $Q$ - $P$ -ценокомплекса, который может рассматриваться как субстратно-функциональная составляющая общей структуры.

Обратимся к данным таблицы 1. На вегетирующих деревьях дуба в составе обследованных древостоев «Леса на Ворскле» нами отмечены 3 вида ПТГ, которые встречаются во многих дубравах Белгородской области в составе  $P$ -микоценозов [Dunayev et. al., 2014]: *F. robusta*, *P. dryadeus*, *L. sulphureus*. *F. robusta* и *P. dryadeus* – биотрофы, *L. sulphureus* – сапротроф (факультативный сапротроф). Доли данных видов в составе  $P$ -микоценоза обследованного участка на выделе 7 (см. табл. 1): 58.3, 8.3, 33.3% соответственно. Доли данных видов в составе  $P$ -микоценоза обследованного участка на выделе 10 (см. табл. 1): 50.0, 12.5, 37.5% соответственно. Разница между приведенными цифрами незначительна, что нетрудно проверить с помощью статистического метода оценки разности между долями [Лакин, 1990, с. 120-122]. Это может свидетельствовать о сходном состоянии и развитии  $P$ -микоценозов вегетирующей части ксилокомплекса дуба в семенных и семенно-порослевых дубовых древостоях малоэксплуатируемых дубрав, одной из которых является заповедная дубрава «Лес на Ворскле». Упомянутые виды – *F. robusta*, *P. dryadeus*, *L. sulphureus* – составляют видовую основу  $P$ -микоценозов вегетирующих деревьев дуба в обследованных древостоях дубравы «Лес на Ворскле». Из числа этих видов в соответствии с известной шкалой Любарского [1975], используемой для выделения классов доминирования по численности, выделяются такие виды как *F. robusta* и *L. sulphureus*: первый выступает доминантом (выдела 7, 10), второй субдоминантом (выдел 7) и содоминантом (выдел 10). *P. dryadeus* выступает в роли второстепенного вида (выдела 7, 10).

Так как доля участия вида в микоценозе прямо пропорциональна его встречаемости на субстрате, то наиболее высокой встречаемостью на живых деревьях дуба характерна для *F. robusta* (см. табл. 1) (7.9% в древостое выдела 7, 4.4% – выдела 10), затем – *L. sulphureus* (6.6% и 3.3% соответственно) и *P. dryadeus* (1.1%). Сравним эти показатели с таковыми, полученными для порослевых антропогенно трансформированных дубрав [6]. В первую тройку наиболее распространенных на вегетирующем дубе видов ПТГ в древостоях порослевых антропогенных дубрав входят: *F. hepatica* (0.5-12.5%, в среднем 3.6%), *L. sulphureus* (0.5-6.0%, в среднем 2.7%), *F. robusta* (0.5-3.9%, в среднем 1.2%). Как видим, *F. robusta* занимает, как правило, 3-е место по численности в составе  $P$ -микоценозов в порослевых антропогенных дубравах и может выступать только на ролях субдоминанта, тогда как доминирующим видом чаще всего выступает *F. hepatica*. *L. sulphureus* сохраняет позиции субдоминанта и содоминанта.

В продолжение сравнения небезынтересно будет отметить, что в порослевых антропогенных дубравах плодовые тела *F. hepatica* в подавляющем числе случаев образуются в комлевых и прикомлевых дуллах вегетирующих деревьев [Дунаев и др., 2014], а также в гнездовых нишах; реже на пнях, и еще реже на стволах деревьев в трещинах коры. В обследованных древостоях дубравы «Лес на Ворскле» плодовые тела *F. hepatica* встречались на стволах мертвых деревьев дуба, прикрепленные основанием в местах летных отверстий насекомых-ксилофагов. Данное обстоятельство позволяет предположить, что в семенных и семенно-порослевых дубовых древостоях с участием дуба, имеющего благополучное состояние комлевой части и прикомлевого окружения, *F. hepatica* распространяется преимущественно с помощью ксилофагов, входящих в консорцию дуба, и заселяет вероятнее всего усыхающие и усохшие деревья. Частичным подтверждением этому служит факт представленности *F. hepatica* в древостоях дубравы «Лес на Ворскле» только на косном субстрате (см. табл. 1).



Состав *P*-микоценоза косной древесине дуба (см. табл.1) включает виды, жизнедеятельные на отмерших древесных единицах. Это *F. hepatica* (выдела 7, 10) (см. табл.1), *L. sulphureus* (выдела 7, 10) и *D. quercina* (выдел 10). Они выступают сапротрофами, которые могут поселяться и на живых деревьях дуба. Однако в условиях дубравных ценозов «Леса на Ворскле» такую возможность, очевидно, реализует только *L. sulphureus* (см. табл. 1). *F. hepatica* и *L. sulphureus* в соответствии с придержками шкалы Любарского [1975] являются доминантами *P*-микоценоза косной древесины. Доли их численности в общей численности условных сапротрофов (см. табл. 1) составляют 50 и 50% (выдел 7), 37.5 и 37.5% (выдел 10) соответственно. *D. quercina* может проявлять себя как субдоминант (выдел 10, доля численности 25.0%) (см. табл. 1).

Таким образом, субстратно-видовая структура *Q-P*-ценокомплекса складывается из двух подструктур, связанных между собой процессами преобразования вещества и энергии в направлении живое → косное. Это подструктура, включающая вегетирующие деревья дуба и, связанный с ними, *P*-микоценоз, и подструктура, включающая косные древесные единицы дуба (сухостойные деревья, сломы, вывалы, пни) и связанный с ними *P*-микоценоз. В границах каждой из подструктур субстратно-видовой аспект структуры сводится к видовому составу и соотношению видов ПТГ. В состав *P*-микоценоза вегетирующих деревьев дуба в обследованных семенных и семенно-порослевых древостоях дубравы «Лес на Ворскле» входят следующие основные виды: *F. robusta*, *L. sulphureus*, *P. dryadeus*. *F. robusta* выступает доминантом, *L. sulphureus* субдоминантом и содоминантом, *P. dryadeus* является второстепенным видом. В противоположность этому в древостоях порослевых антропогенно трансформированных дубрав в составе *P*-микоценоза вегетирующих деревьев дуба чаще доминирует *F. hepatica*. *F. robusta* занимает, как правило, 3-е место по численности и может выступать только на ролях субдоминанта. *L. sulphureus* сохраняет позиции субдоминанта и содоминанта. Видовую основу *P*-микоценоза косной древесины дуба в обследованных древостоях дубравы «Лес на Ворскле» составляют *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *D. quercina*. Явными доминантами выступают *F. hepatica* и *L. sulphureus*.

Под субстратно-функциональной составляющей общей структуры *Q-P*-ценокомплекса как некоторого биотического сообщества следует понимать устойчивую форму его организации на основе взаимоотношения отдельных видов [Мазинг, 1965]. В этих взаимоотношениях применительно к *Q-P*-ценокомплексу мы различаем: 1) отношения отдельных видов *P*-микоценоза между собой и 2) отношения отдельных видов *P*-микоценоза к субстрату, т. е. к *Q*-ксилокомплексу.

Функциональная структура выходит за рамки отдельного сообщества, так как его функция реализуется в контакте с другими компонентами биогеоценоза и неотделима от функции биогеоценоза в целом. Своеобразие функционирования *Q-P*-ценокомплекса в составе биогеоценоза дубравы заключается в осуществлении процессов *P*-микоценоз-зависимого селективного преобразования вегетирующей части ценопопуляции дуба, перевода древесных единиц дуба из состояния вегетирующей особи в состояние косной древесной единицы («ослабления и латентизации» [Стороженко, 2009] и частичной утилизации косных единиц дуба. Перечисленными процессами достигается следующий уровень трансформации и утилизации субстрата, поддерживаемый за счет других субстратспецифичных сообществ, встроенных, как и рассматриваемый *Q-P*-ценокомплекс, в единый целостный биогеоценоз.

Качественную сторону субстратно-функциональной структуры *Q-P*-ценокомплекса представляют биотрофный и сапротрофный элементы *P*-микоценоза, которые определяют характерные пути биологического разрушения субстрата (биотрофный, патогенный сапротрофный, сапротрофный). Дополняет качественную представленность субстратно-функциональной структуры такие атрибут биотрофных и сапротрофных элементов как тип гнили (белая коррозийная/бурая деструктивная) [Сафонов, 2006]. Количественную сторону характеризует соотношение встречаемостей биотрофных и сапротрофных элементов на субстрате. Причем, встречаемость представителей сапротрофного вида ПТГ, способного существовать на косном и живом субстрате, следует учитывать отдельно на косном и отдельно на живом субстрате, поскольку в первом случае данный вид представляет сапротрофный путь биодеструкции, а во втором – патогенный.

Исходя из соображений, что все древесные единицы в составе *Q*-ксилокомплекса равнозначны в плане функциональной структуры, как вегетирующие индивиды, так и мертвые ксилоэлементы, при анализе субстратно-функциональной структуры *Q-P*-ценокомплекса встречаемость отдельных видов ПТГ определялась как отношение древесных единиц, заселенных данным видом к общему числу обследованных древесных единиц.

Необходимые данные позволяющие анализировать субстратно-функциональные структурные особенности *Q-P*-ценокомплекса в обследованных древостоях дубравы «Лес на Ворск-



ле» приведены в таблице 2. Первичные данные о биотрофности/сапротрофности, количестве заселенных древесных единиц (числе находок на дубовом субстрате при детальном обследовании) содержатся в табл. 1. Общее число обследованных древесных единиц субстрата и на выделе 7 (89+57) (см. табл. 1) и на выделе 10 (90+56) равно 146. Характеристики типов гнили по особенностям протекания процессов разрушения субстрата для каждого из рассматриваемых видов ПТГ вполне известны [Сафонов, 2006] и проверены собственными исследованиями авторов данной статьи.

Биотрофный путь биодеструкции (см. табл. 2) представляют такие виды как *F. robusta* и *P. dryadeus* – возбудители белой коррозионной гнили древесины. Доля деревьев, подвергающихся разрушению этими биотрофами, составляет: 5.5% (4.8+0.7) (выдел 7) (см. табл. 2) и 3.4% (2.7+0.7) (выдел 10). В среднем – 4.4%. Сапротрофный путь биодеструкции представляют такие виды как *F. hepatica*, *L. sulphureus* и *D. quercina* – возбудители бурой деструктивной гнили древесины. Доля древесных единиц, подвергающихся разрушению этими видами, составляет: 4.0% (2.0+2.0) (выдел 7) (см. табл. 2) и 5.4% (2.0+2.0+1.4) (выдел 10). В среднем – 4.7%. Патогенный сапротрофный путь биодеструкции представляет *L. sulphureus*. Доля деревьев, подвергающихся разрушению этим патогенным сапротрофом, составляет 2.8% (выдел 7) (см. табл. 2) и 2.1% (2.7+0.7) (выдел 10). В среднем – 2.4%.

Таблица 2

Table 2

**Составляющие субстратно-функциональной структуры Q–P-ценокомплекса в обследованных древостоях дубравы «Лес на Ворскле»**  
**Components of substrate-functional structure of the Q–P-cenocomplex in surveyed stands oak forest «Les na Vorskle»**

Вид ПТГ	Группа по типу заселяемого субстрата	Встречаемость на субстрате, %		Тип гнили по характеру гниения
		Выд.7	Выд.10	
<i>F. hepatica</i>	сапротроф	2.0	2.0	бурая деструктивная
<i>L. sulphureus</i>	сапротроф	4.8 (2.8+2.0)*	4.1 (2.1+2.0)	бурая деструктивная
<i>F. robusta</i>	биотроф	4.8	2.7	белая коррозионная
<i>P. dryadeus</i>	биотроф	0.7	0.7	белая коррозионная
<i>D. quercina</i>	сапротроф	0.0	1.4	бурая деструктивная

Примечание: \*в скобках: первое слагаемое – встречаемость вида на живых деревьях, второе – на косном субстрате.

Таким образом, в обследованных дубовых древостоях дубравы «Лес на Ворскле» преобладают два равнозначных пути биодеструкции древесины – биотрофный, осуществляемый при участии биотрофных видов ПТГ: *F. robusta* и *P. dryadeus* (преимущественно *F. robusta*); и сапротрофный, осуществляемый при участии *F. hepatica*, *L. sulphureus* и *D. quercina* (преимущественно *F. hepatica* и *L. sulphureus*). Такое положение вещей вполне согласуется с объективными представлениями о состоянии семенных и семенно-порословых дубовых древостоев в заповедных дубравах. Благополучное состояние комлевой части и прикомлевого окружения вегетирующих деревьев дуба препятствует распространению патогенных сапротрофов, тяготеющих к неблагоприятной комлево-стволовой сфере; успешность же распространения биотрофных видов, заселяющих жизнеспособные деревья, не только не снижается, а увеличивается с возрастом и физиологическим ослаблением древостоев. Интенсификация процессов ослабления и летализации посредством биотрофов, а также возрастная дифференциация древостоев – приводят к накоплению мертвого субстрата дуба, что, в свою очередь, приводит к развитию и распространению сапротрофных видов ПТГ. Патогенный сапротрофный путь биодеструкции, как можно предполагать, имея перед собой пример обследованных древостоев дубравы «Лес на Ворскле», не играет большой роли в семенных и семенно-порословых дубовых древостоях. Напротив, последний путь биодеструкции приобретает существенное значение в порослевых антропогенно трансформированных дубравах [Дунаев и др., 2014], что свидетельствует об ускорении процессов мобилизации биофильных элементов древесины основной лесобразующей породы – дуба черешчатого, дегенерация которой продолжится в современных порослевых дубравах лесостепи.

### Выводы

1. Субстратно-видовая структура Q–P-ценокомплекса складывается из двух подструктур. Первая включает Q-ценопопуляцию и P-микоценоз вегетирующих деревьев дуба. Вторая – совокупность косных древесных единиц дуба и P-микоценоз косной древесины. В границах





каждой из подструктур субстратно-видовой аспект структуры сводится к видовому составу и соотношению видов *P*-микоценоза. В состав *P*-микоценоза вегетирующих деревьев дуба в обследованных семенных и семенно-порослевых древостоях дубравы «Лес на Ворскле» входят следующие основные виды: *F. robusta*, *L. sulphureus*, *P. dryadeus*. *F. robusta* выступает доминантом, *L. sulphureus* субдоминантом и содоминантом, *P. dryadeus* является второстепенным видом. В противоположность этому в древостоях порослевых антропогенно трансформированных дубрав в составе *P*-микоценоза вегетирующих деревьев дуба чаще доминирует *F. hepatica*, а также – *L. sulphureus*. *F. robusta* занимает, как правило, 3-е место по численности и может выступать только на ролях субдоминанта. Видовую основу *P*-микоценоза косной древесины дуба в обследованных древостоях дубравы «Лес на Ворскле» составляют *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *D. quercina*. Явными доминантами выступают *F. hepatica* и *L. sulphureus*.

2. В обследованных дубовых древостоях дубравы «Лес на Ворскле» преобладают два равнозначных пути биодеструкции древесины – биотрофный, осуществляемый при участии биотрофных видов ПТГ: *F. robusta* и *P. dryadeus* (преимущественно *F. robusta*); и сапротрофный, осуществляемый при участии *F. hepatica*, *L. sulphureus* и *D. quercina* (преимущественно *F. hepatica* и *L. sulphureus*). Выраженность биотрофного пути объясняется благополучным состоянием комлевой части и прикомлевого окружения вегетирующих деревьев дуба, что препятствует распространению патогенных сапротрофов, тяготеющих к неблагоприятной комлево-стволовой сфере, и успешностью распространения биотрофных видов, заселяющих жизнеспособные деревья. Выраженность сапротрофного пути может быть связана с накоплением мертвого субстрата дуба в дубравных ценозах «Леса на Ворскле». Патогенный сапротрофный путь биодеструкции, как можно предполагать, имея перед собой пример обследованных древостоев дубравы «Лес на Ворскле», не играет значительной роли в семенных и семенно-порослевых дубовых древостоях. Напротив, последний путь биодеструкции приобретает существенное значение в порослевых антропогенно трансформированных дубравах, что свидетельствует об ускорении процессов мобилизации биофильных элементов древесины основной лесобразующей породы – дуба черешчатого, дегенерация которой продолжится в современных порослевых дубравах лесостепи.

#### Благодарности

Авторы выражают признательность Шаповалову А.С., Немченко В.А., Арбузовой М.В. за всемерное содействие в получении необходимой информации и проведении эмпирических исследований, легших в основу настоящей работы.

#### Список литературы References

1. Арефьев С.П. 2008. Использование пиротно-зональных спектров видового состава ксиломикокомплекса при индикации состояния леса. В кн.: Материалы 2-го Съезда микологов России. М., Национальная академия микологии: 216–217.  
Arefev 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. Дунаев А.В., Дунаева Е.Н., Калугина С.В. 2014. Структура патосистемы «Дуб черешчатый (*Quercus robur* L., Fagaceae, Magnoliópsida) – Печеночница обыкновенная (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» в порослевых дубравах Белгородской области. Поволжский экологический журнал, (2): 184–194.  
Dunaev A.V., Dunaeva E.N., Kalugina S.V. 2014. «English oak (*Quercus robur* L.) – beefsteak fungus (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With.)» pathosystem structure in sprout oak forests of the Belgorod region. Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal [Povolzhskiy Journal of Ecology], (2): 184–194. (in Russian)
3. Заремский А.Д. 1986. Перспективный план ведения лесного хозяйства госзаповедника «Лес на Ворскле» Белгородской области. Книга I, II. Государственный комитет СССР по лесному хозяйству, Всесоюзное аэрофотолесоустойчивое объединение «Леспроект», Украинское лесоустойчивое предприятие: 115–117.  
Zaremskiy A.D. 1986. Perspektivnyy plan vedeniya lesnogo khozyaystva goszapovednika «Les na Vorskle» Belgorodskoy oblasti. Kniga I, II [The perspective plan of forest management of state «Les na Vorskle» of Belgorod region. Vol. 1, 2]. Gosudarstvennyy komitet SSSR po lesnomu khozyaystvu, Vsesoyuznoe aerofotelesoustoitel'noe ob"edinenie «Lesproekt», Ukrainское lesoustoitel'noe predpriyatie: 115–117. (in Russian)
4. Каламээс К.А. 1975. Агариковые грибы Эстонии. Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. Таллин, 110.  
Kalamees K.A. 1975. Agarikovye griby Estonii [Agricolae mushrooms Estonia]. Abstract. dis... dr. biol. sciences. Tallinn, 110. (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. Любарский Е.Л., 1975. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань, КГУ: 3–16.



- Lyubarskiy E.L., 1975. Principles and methods of research of a morphostructure of cenopopulation. *In: Struktura tsenopopulyatsiy* [The structure of populations]. Kazan, KGU: 3–16. (in Russian)
7. Мазинг В.В. 1965. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. *Известия АН Эст. ССР. Биология*, 14 (1): 98–111.
- Mazing V.V. 1965. About studying of mosaicity and complexity of a vegetable cover. *Izvestija AN Jest. SSR. Biologija*, 14 (1): 98–111. (in Russian)
8. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., Наука, 223.
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar' ponyatij i terminov sovremennoy fitotsenologii [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow, Nauka, 223. (in Russian)
9. Мухин В.А. 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, Наука, 231.
- Mukhin V.A. 1993. Biota ksilotrofnykh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Biota xylo-trophic basidiomycetes of the West Siberian plain]. Ekaterinburg, Nauka, 231. (in Russian)
10. Руководство по планированию, организации и ведению лесопатологических обследований. Приложение 3 к Приказу Рослесхоза от 29.12.2007 №523. Электронный ресурс. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (дата обращения 9 февраля 2013).
- Guide to planning, organization and maintaining of forest-pathological inspections. Annex 3 to the Order of Rosleskhov of 29.12.2007 №523. Available at: <http://www.rosleshoz.gov.ru>. (accessed 9 February 2013). (in Russian)
11. 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 xylo-trophic fungi forests of the southern Urals]. Diss... dr. biol. sciences. Orenburg, 468. (in Russian)
12. 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. М., Национальная академия микологии: 235–236.
- Stavishenko I.V. 2008. The main regularities of transformation of communities of the xylo-trophic fungus under the influence of climatic and anthropogenous 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)
13. Стороженко В.Г. 2009. Микоценология – раздел лесной биогеоценологии. Хвойные бореальной зоны, (1): 132–133.
- Storozhenko V.G. 2009. Mikotsenologiya – razdel lesnoy biogeotsenologii. Khvoynye boreal'noy zony, (1): 132–133. (in Russian)
14. 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)
15. Харченко Н.А., Михно В.Б., Харченко Н.Н. 2010. Деградация дубрав Центрального Черноземья. Воронеж, Изд-во ВГЛТА, 604.
- Kharchenko N.A., Mikhno V.B., Kharchenko N.N. 2010. Degradatsiya dubrav Tsentral'nogo Chernozem'ya [Degradation of oak forests in the Central Chernozem region]. Voronezh, Izd-vo VGLTA, 604. (in Russian)
16. Dunayev A.V., Tokhtar V.K., Dunayeva E.N., Kalugina S.V. 2014. Popularity of species of polypores which are parasitic upon oaks in coppice oakeries of the South-Western Central Russian Upland in Russian Federation. *Advances in Environmental Biology*, 8 (13): 34–37.
17. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. Dictionary of the Fungi. Wallingford, CABT Europe-UK: 771.