



УДК 581.552: 582.287.237:582.632.2

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ПАТОГЕННЫХ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ НА ДУБЕ ЧЕРЕШЧАТОМ (P_Q -МИКОПАТОЦЕНОЗА) В ДУБРАВАХ ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ**TAXONOMIC AND GEOGRAPHIC STRUCTURES OF COMMUNITY OF PATHOGENIC POLYPORE FUNGI ON ENGLISH OAK (P_Q -MYCOPATHOCENOSIS) IN OAK FORESTS OF SOUTHERN FORESTS-STEPPE**

А.В. Дунаев, Е.Н. Дунаева, С.В. Калугина, О.В. Афанасенкова, Л.А. Тохтарь, Н.С. Кухарук
A.V. Dunaev, E.N. Dunaeva, S.V. Kalugina, O.V. Afanasekova, L.A. Tokhtar, N.S. Kukharuk

*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, kiryushenko@bsu.edu.ru

Аннотация. В статье представлен анализ таксономического и географического аспектов общей структуры сообщества патогенных трутовых грибов Polyporaceae s. l. на дубе черешчатом *Quercus robur* L., или P_Q -микопатоценоза, в биоценозах нагорных и байрачных дубрав Белгородской области Российской Федерации. Таксономическая структура освещена в филогенетическом (собственно систематическая структура) и экоморфологическом (экоморфологическая структура) планах и представлена в виде соотношения классификационных ценоэлементов. Систематическая структура представлена в виде соотношения числа видов, входящих в разные семейства (классификационные ценоэлементы уровня семейства) и порядки (классификационные ценоэлементы уровня порядка). Экоморфологическая структура представлена в виде соотношения экоморфологических ценоэлементов в зависимости от исходного типа (прототипа) формирования базидиом (плодовых тел) и в виде соотношения экоморфологических ценоэлементов в зависимости от габитуального типа современных зрелых форм базидиом. Географическая структура представлена в виде соотношения географических ценоэлементов – голарктического неморального и мультирегионального мультизонального.

Resumé. The article presents the analysis of taxonomic and geographical aspects of the overall structure of the community pathogenic polypore fungi Polyporaceae s. l. on the pedunculate oak *Quercus robur* L., or P_Q -mycopathocenosis, in biocenoses upland and ravine oak forests of Belgorod region of the Russian Federation. Taxonomic structure is covered in phylogenetic (systematic structure) and ecomorphological (ecomorphological structure) plans and represented as the ratio of taxonomic cenoelements. The geographical structure is presented in the form of the ratio of geographic cenoelements. It is shown that the systematic structure of P_Q -mycopathocenosis can be represented as the ratio of species belonging to different families (classification cenoelement level family) and procedures (classification cenoelements level order). The ratio (composition) of cenoelements at the level family: 1 (Fistulinaceae) : 2 (Fomitopsidaceae) : 3 (Polyporaceae) : 1 (Meripilaceae) : 3 (Hymenochaetaceae). The ratio of cenoelements at the level of orders: 1 (Agaricales) : 6 (Polyporales) : 3 (Hymenochaetales). Ecomorphologically structure P_Q -mycopathocenosis can be presented in two plans: the first is as a ratio cenoelements ecomorphological patterns depending on the source type (prototype) formation of basidiomes (fruit bodies): resupinate : ramaroid : cyphelloid. Respectively: 8:1:1. The other is the ratio of cenoelements of ecomorphological patterns depending on habitual type modern mature forms basidiomes: fomitoid : agaricoid : transitional. Accordingly: 6:3:1. In the aspect of the geographic structure of species-members P_Q -mycopathocenosis are either holarctic nemoral or multi-regional multi-zonal geographic cenoelements, which is explained by the confinement of the polypore fungi species to the forest-forming species in broad-leaved and mixed forests. The ratio presented in geostructure P_Q -mycopathocenosis of cenoelements – holarctic nemoral and multi-regional multi-zonal – 6:4.

Ключевые слова: патогенные трутовые грибы, дуб черешчатый, P_Q -микопатоценоз, ценоэлемент, таксономическая структура, географическая структура.

Key words: pathogenic polypore fungi, English (Pedunculate) oak, P_Q -mycopathocenosis, cenoelement, taxonomic structure, geographic structure.

Введение

Лесной биоценоз настолько сложная система, что охватить ее одновременно во всем многообразии не представляется возможным. Поэтому возникает необходимость отчетливого выделения отдельных структурных единиц системы биогеоценоза из общего его фона и детального изучения их структурных и функциональных особенностей. Одной из таких структурных единиц выступает рассматриваемое нами сообщество патогенных трутовых грибов *Polyporaceae* s. l. на дубе черешчатом *Quercus robur* L. (*P_Q*-микопатоценоз) в биоценозах лесостепных дубрав.

Структура патогенных трутовых грибов на дубе в дубравах южной лесостепи практически не изучена, за исключением, разве, видового аспекта структуры [Дунаев и др., 2015]. В связи с этим была поставлена следующая цель настоящей работы – Исследовать таксономическое и географическое строение *P_Q*-микопатоценоза в биоценозах нагорных и байрачных дубрав Белгородской области и отобразить его структуру в каждом из указанных аспектов в виде некоторого соотношения характерных элементов (ценоэлементов). В соответствии с целью ставились следующие задачи: 1. Уточнить список видов патогенных трутовых, приуроченных к дубу черешчатому в нагорных и байрачных дубравах. 2. Уточнить положение видов в современной филогенетической иерархии и отобразить этот план структуры в виде соотношения числа видов, входящих в разные семейства (классификационные ценоэлементы уровня семейства) и порядки (классификационные ценоэлементы уровня порядка). 3. Уточнить экоморфологическое положение видов по характеристике их базидиом (плодовых тел) и отобразить экоморфологический план структуры в виде соотношения ценоэлементов в зависимости от типовой морфологии базидиом. 4. Уточнить к какому из геоэлементов относится каждый из видов-участников и отобразить географический аспект общей структуры в виде соотношения характерных геоэлементов (геоценоэлементов).

Объекты и методы исследования

Объектом исследований являлся *P_Q*-микопатоценоз, трофотопически связанный с *Quercus*-ксилоценозом в биоценозах нагорных и байрачных порослевых дубрав юго-запада Белгородской области, произрастающих в условиях E_1 (дубрава байрачная сухая), E_2 (дубрава байрачная свежая), D_{1-2} (дубрава свежеватая), D_2 (дубрава свежая), C_2D (судубрава свежая). В формировании *P_Q*-микопатоценоза в сообществах 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 *Harpalopilus 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 приводятся в соответствии с принятой номенклатурой [www.indexfungorum.org, 2015]).

Полевые обследования проводились в 2009–2015 гг. в порослевых и семенных древостоях с преобладанием или полным господством дуба черешчатого *Quercus robur* L. как главной породы, в основном, – припевающего и спелого возраста, средней полноты, среднего бонитета. Всего за период исследований было обследовано 42 дубовых древостоя (включающих, как правило, 180–200 живых деревьев дуба и сопутствующий им бурелом и сухостой) в составе 20 нагорных и байрачных дубрав региона, расположенных на территории г. Белгород, Белгородского, Шебекинского, Корочанского и Борисовского районов Белгородской области. Полевые обследования проводились детальным и рекогносцировочным методами 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].

Результаты и обсуждение

1. Таксономическая (классификационная) структура P_Q -микопатоценоза.

Таксономическая (или классификационная) структура P_Q -микопатоценоза может быть представлена в виде количественного соотношения классификационных ценоэлементов (единиц) в составе сообщества патогенных трутовых на дубе. Причем, классификационных ценоэлементов, рассматриваемых в одной классификационной системе и одного иерархического уровня. В настоящее время в микологии используются две основные классификационных биологических системы: филогенетическая и экоморфологическая. Первая строится с учетом генетической близости или отдаленности современных таксонов и отдает приоритет микроскопических и молекулярных критериям выделения таксона [Ainsworth ..., 2001], вторая строится с учетом экоморфологической близости и основана на поисках черт сходства плана строения и адаптивных признаков [Пармасто, 1965; Бондарцева, 1983, 2008; Арефьев, 2009].

Разрабатывается также систематика, совмещающая филогенетический и экоморфологический подходы [Змитрович, 2006]. В основе ее построения, как отмечает С.П. Арефьев [2009], – идея С. А. Северцова [1937] о принципиальном совпадении системы жизненных форм с генетической классификацией организмов. Эта идея, нашедшая дальнейшее развитие в работах экоморфологов и микологов [Голубев, 1981; Арефьев, 2009], в современной интерпретации формулируется следующим образом: по мере учета как можно большего количества признаков экоморф (т. е., с учетом всех адаптивных аспектов таксона) экоморфологическая система неизбежно приближается к генетической.

Подчеркнем, что, изучая таксономическую структуру P_Q -микопатоценоза, мы не преследовали цели представить нечто оригинальное в этом плане, а лишь пытались на основании уже разработанных на текущий момент классификаций рассмотреть классификационный аспект структуры P_Q -микопатоценоза в свете современных филогенетических [Ainsworth ..., 2001; www.indexfungorum.org, 2015] и традиционных экоморфологических [Бондарцева, 1983, 2008] исследований. В соответствии с этим, отдельно приводим описание филогенетической и отдельно экоморфологической структур P_Q -микопатоценоза.

2. Филогенетическая (собственно систематическая) структура P_Q -микопатоценоза.

Систематическая структура подразумевает распределение видов-участников по родам, семействам, порядкам [Толмачев, 1974]. В настоящее время под систематической структурой обычно понимается численный состав и порядок расположения семейств или родов по количеству присущих им в данной микофлоре родов или видов [Сафонов, 2006]. В соответствии с этим существуют три основных показателя систематической структуры, представляющие собой ранжированные ряды: 1) ранжирование семейств по числу видов, 2) семейств по числу родов, 3) родов по числу видов. Поскольку исследуемое нами сообщество ограничено 10 видами (см. «Объекты и методы исследования»), для большей информативности мы добавляем и ранжирование порядков по числу семейств. Суммарно данные о систематической структуре сообщества могут быть выражены через таксономическую пропорцию-отношение: число порядков : число семейств : число родов : число видов.

В соответствии с принятой современной номенклатурой базидиальных грибов [www.indexfungorum.org, 2015], мы распределили виды списочного состава P_Q -микопатоценоза, относящиеся, также, к разным родам, по семействам и порядкам (табл. 1). Таким образом, 10 видов-участников относятся к 10 видам, 10 родам, 5 семействам и 3 порядкам. Таксономическая пропорция – 3:5:10:10.

К порядку Agaricales (см. табл. 1) относится одно семейство *Fistulinaceae* с одним родом *Fistulina* и единственным видом *F. hepatica*. К порядку Polyporales относятся три семейства: *Fomitopsidaceae* (с двумя родами *Laetiporus* и *Daedalea*, и, соответственно, двумя видами *L. sulphureus* и *D. quercina*), *Polyporaceae* (с тремя родами *Polyporus*, *Hapalopilus*, *Fomes* и, соответственно, тремя видами *P. squamosus*, *H. croceus*, *F.*



fomentarius), Meripilaceae (с одним родом *Grifola* и единственным видом *G. frondosa*). К порядку Hymenochaetales относится одно семейство Hymenochaetaceae, которое включает три рода *Fomitiporia*, *Inocutis*, *Pseudoïnonotus* и соответственно три вида *F. robusta*, *I. dryophila*, *P. dryadeus*.

Таблица 1
Table 1

Распределение видов P_Q -микопатогеноза по семействам и порядкам
The distribution of species of P_Q -mycopathocenosis by families and orders

Вид	Семейство	Порядок
<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With.	Fistulinaceae Lotsy, 1907	Agaricales Underw., 1899
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill.	Fomitopsidaceae Julich, 1982	Polyporales Gäum., 1926
<i>Daedalea quercina</i> (L.) Pers.		
<i>Polyporus squamosus</i> (Huds.) Fr.	Polyporaceae Fr. ex Corda, 1839	
<i>Hapalopilus croceus</i> (Pers.) Donk.		
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.		
<i>Grifola frondosa</i> (Dicks.) Gray	Meripilaceae Jülich, 1982	
<i>Fomitiporia robusta</i> (P. KarSt) Fiasson & Niemelä	Hymenochaetaceae Donk, 1948	Hymenochaetales Oberw., 1977
<i>Inocutis dryophila</i> (Berk.) Fiasson & Niemelä		
<i>Pseudoïnonotus dryadeus</i> (Pers.) T. Wagner & M. Fisch.		

Средняя семейственная насыщенность порядков P_Q -микопатогеноза (С/П) составляет 5:3, или 1.7. Средняя родовая насыщенность семейств (Р/С) – 10:5 (2.0). Средняя видовая насыщенность семейств (В/С) – 10:5 (2.0). Средняя видовая насыщенность родов (В/Р) – 10:10 (1.0).

В единообразном виде собственно систематическая структура P_Q -микопатогеноза может быть представлена в виде соотношения числа видов, входящих в разные семейства (классификационные ценоэлементы уровня семейства) и порядки (классификационные ценоэлементы уровня порядка) (см. табл. 1). Соотношение (состава) ценоэлементов на уровне семейства: 1 (Fistulinaceae) : 2 (Fomitopsidaceae) : 3 (Polyporaceae) : 1 (Meripilaceae) : 3 (Hymenochaetaceae). Соотношение ценоэлементов на уровне порядка: 1 (Agaricales) : 6 (Polyporales) : 3 (Hymenochaetales).

3. Экоморфологическая структура P_Q -микопатогеноза.

Прежде чем приступить к описанию и анализу экоморфологической структуры P_Q -микопатогеноза следует вспомнить, что традиционно выделяемая группа трутовых грибов Polyporaceae s. l., к которой относятся и виды-участники P_Q -микопатогеноза, рассматривается как некоторая классификационная категория на основе именно экоморфологического сходства отдельных видов, хотя и имеет полифилитическое происхождение.

При описании экоморфологической структуры сообщества базидиомицетов принимается во внимание преемственность эволюционирующих таксонов, а также экоморфологическое сходство или различие современных их представителей. Здесь, безусловно, речь идет о соотношении видов-участников разных жизненных форм, имеющих разные экоморфологические признаки базидиом (плодовых тел). Жизненные формы могут быть дифференцированы как по морфологии исходных исторических типов-предшественников [Бондарцева, 1983] так и по морфологии современных типов [Kotlaba, 1961; Бондарцева, 1983].

Если принять, что биологический прогресс во всех линиях развития является основным путем эволюции [Бондарцева, 1983] и различные современные группы базидиомицетов имеют полифилитическое происхождение, то среди исходных исторических форм предшественников современных типов базидиом видов-участников P_Q -микопатогеноза могут быть выделены [Бондарцева, 1983]: резупинантный,



рамароидный, цифеллоидный. Полагается, что исходный резупинантный тип был характерен для всех современных сидячих (прикрепленных латерально) форм и форм, дифференцированных на ножку и шляпку. Рамароидный тип – предшественник многошляпочных сростковых трутовых (род *Grifola*). Цифеллоидный тип – предшественник рода *Fistulina*. Т.е., исходный резупинантный тип базидиом характерен для следующих видов-участников: *D. quercina*, *F. robusta*, *I. dryophila*, *P. dryadeus*, *H. croceus*, *F. fomentarius*, *L. sulphureus*, *P. squamosus*. Рамароидный – для *G. frondosa*. Цифеллоидный – для *F. hepatica*.

Таким образом, среди видов-участников можно выделить три ценоэлемента экоморфологической структуры в зависимости от исходного типа (прототипа) формирования базидиом: резупинантный, рамароидный, цифеллоидный. Соотношение ценоэлементов: 8:1:1.

Описание морфологии базидиом современных трутовых в целях выделения существующих жизненных форм может быть построено [Бондарцева, 1983] с учетом формы базидиом в связи с приспособлением к субстрату, конситенции базидиом и продолжительности их существования. Так, по габитуальному типу современных зрелых форм среди видов-участников P_Q -микопатоценоза выделяются три жизненные формы: фомитоидная (латерально-прикрепленные, сидячие, плодовые тела), агариикоидная (плодовые тела, дифференцированные на шляпку и ножку), переходная (от фомитоидной к агариикоидной).

К фомитоидным видам, имеющим сидячие однолетние или многолетние волокнисто-мясистые, кожистые или деревянистые базидиомы, не дифференцированные на шляпку и ножку, могут быть отнесены: *D. quercina*, *F. robusta*, *I. dryophila*, *P. dryadeus*, *H. croceus*, *F. fomentarius*.

К агариикоидным видам, имеющим мягкие мясистые иногда с возрастом деревенеющие однолетние базидиомы, с зачаточной или хорошо выраженной дифференциацией на шляпку и ножку – *G. frondosa*, *P. squamosus*, *F. hepatica*. Последний вид на вертикальном субстрате иногда образует плодовые тела, на первый взгляд, близкие к фомитоидному типу (латерально-прикрепленные), но в большинстве случаев образуемые плодовые тела имеют зачаточную или хорошо развитую боковую ножку.

К переходным формам следует отнести *L. sulphureus* [Бондарцева, 1983]. Этот вид с многошляпочным плодовым телом сросткового типа никогда не образует при шляпках явно выраженных ножек.

Таким образом, среди видов-участников можно выделить также три ценоэлемента экоморфологической структуры в зависимости от габитуального типа современных зрелых форм базидиом: фомитоидный, агариикоидный, переходной. Соотношение ценоэлементов: 6:3:1.

В отношении связи экоморфологической структуры P_Q -микопатоценоза с собственно систематической (филогенетической) его структурой (см. табл. 1) следует, на наш взгляд, отметить, что агариикоидный и переходной экоморфологические ценоэлементы относятся к порядкам Polyporales или Agaricales; фомитоидный ценоэлемент встречается в составе порядков Polyporales и Hymenochaetales.

4. Географическая структура P_Q -микопатоценоза.

Географическая структура биоты или сообщества есть не что иное, как распределение видов-участников по категориям, представляющим географические элементы (геоэлементы) [Клеопов, 1990]. Или, что то же, представленность биологических видов своими географическими элементами (или географическими ценоэлементами, если рассматриваются географические элементы в составе сообщества). В микоценологии и микогеографии [Мухин, 1993; Сафонов, 2006; Ставищенко, 2012], как и в фитоценологии и географии растений [Толмачев, 1974; Клеопов, 1990, Антипова, 2007], в общем случае под геоэлементом подразумевают группу видов со сходными ареалами (областями распространения). Такое понимание геоэлемента отражает объективное сочетание абиотической и биотической (а также и антропогенной) сред обитания. При этом учитывается, что некоторая характерная область земной поверхности, например в поясно-зональном аспекте, первична по отношению к флоре и фауне, так как предоставляет абиотические условия существования и поэтому определяет состав и облик сообществ. И эта некоторая область земной поверхности, где в составе



биоценозов сосуществует виды со сходными требованиями к абио-биотической среде, представляет данные виды в пределах геобиосферы.

В отношении видов дереворазрушающих грибов в составе лесных ценозов следует, видимо, отметить следующие закономерности их географического распространения [Горленко, 1976]. Распространение грибов преимущественно связано с распространением источников питания – лесообразующих древесных растений-субстратов. Причем, ареалам грибов соответствуют ареалы не видов, а родов растений-субстратов. При этом обращается внимание [Горленко, 1976], что ареалы питающих древесных растений, как правило, шире, чем ареалы развивающихся на них дереворазрушающих грибов. Тем не менее, области распространения дереворазрушающих грибов обширны и охватывают природные зоны с преимущественно лесной растительностью. Паразитические грибы, как правило, менее широко распространены, чем сапротрофные.

Географический анализ разных микобиот и микоценозов приводится в работах многих авторов [Бондарцев, 1953; Васильков, 1955; Вассер, 1955; Васильева, 1965; Ryvar den, Gilbertson, 1993, 1994].

В микогеографических исследованиях расчленение микобиоты (микофлоры) или микоценоза на географические элементы производится по региональному и зональному принципам; используется и соединение одновременно зонального и регионального принципов, как принято во многих работах по географии растений [Антипова, 2007]. Следует заметить, что, с одной стороны, существует авторитетное мнение [Каламээс, 1975], что классическое понятие элемента флоры из фитогеографии нельзя механически переносить на микогеографический анализ, в связи с недостаточностью данных о мировом распространении таксонов грибов. С другой – разработанная ботаниками и фитоценологами классификация геоэлементов в координатах: поясно-зональный элемент – хорологический элемент [Антипова, 2007] может быть с успехом использована в исследовании географической структуры биот и ценозов ксилотрофных дереворазрушающих грибов, приуроченных к лесообразующим породам.

В любом случае изучение ареалов и построение их классификации преследует различные цели и зависит от специфики анализируемого флористического материала, при этом выделение геоэлементов должно носить, в известной степени, прикладной характер [Толмачев, 1974], почему и не следует ставить перед собой цель построить универсальную систему геоэлементов.

По региональному (хорологическому) принципу можно выделить следующие географические ценоэлементы микоценоза. Эндемичный, к которому относятся виды, встречающиеся только в пределах определенного региона (вероятно, в отношении грибов, такие виды относительно редки). Мультирегиональный (эврирегиональный), к которому относятся виды, распространенные на нескольких континентах [Окснер, 1942; Вассер, 1955]. Космополитный, к которому относятся виды, известные на всех материках, кроме Антарктиды). Сюда же относятся такие геоценоэлементы, как голарктический (эвриголарктический) [Окснер, 1942], палеарктический (евразиатский), европейский, сибирский и др. [Сафонов, 2006; Ставищенко, 2012].

По зональному принципу можно выделить следующие геоценоэлементы микоценоза. Мультизональный [Ставищенко, 2012], к которому относят виды, встречающиеся в нескольких природных зонах. Неморальный [Лазаренко, 1944, Окснер, 1946; Сафонов, 2006; Ставищенко, 2012], к которому относят виды, растущие преимущественно в широколиственных лесах; реже они могут встречаться в хвойных лесах, а некоторые распространяются вплоть до лесотундры и даже тундры. Добавим от себя, что согласно такой логике построения неморальный элемент микобиоты должен быть представлен и в лесостепной зоне, так как лесостепные леса (дубравы) есть естественное продолжение северных широколиственных лесов. В более разработанной географии растений (Антипова, 2007) в поясно-зональном аспекте выделяют неморальный и лесостепной элементы, которые наравне с собственно степным, пустынно-степным и др. объединяются в суббореальную эколого-географическую группу.

Также по зональному принципу можно выделить бореальный геоценоэлемент – группу видов в составе микоценозов, растущих преимущественно в зоне хвойных лесов Голарктики и близких по условиям регионах Южного полушария [Сафонов, 2006; Ставищенко, 2012]. Из бореальной зоны они могут заходить в Арктику, особенно в гипоарктическую область, и – в неморальную зону (широколиственные леса), а иногда –



и в степь. В микogeографии выделяют также ксеромеридиональный элемент [Окснер, 1942, 1946, 1974], включающий виды, характерные для аридной зоны Голарктики – степей, полупустынь и пустынь. Ареалы ксеромеридиональных видов в зональном отношении [Макаревич, 1963] располагаются обычно южнее неморальной зоны, но возможны исключения.

Небезосновательно предполагать, что виды трутовых грибов, приуроченные к дубу черешчатому в автохтонных дубравах Восточно-европейской лесостепи, распространены на обширной территории Голарктики, где встречаются аборигенные ценозы с видами-эдификаторами рода *Quercus* (а также близких родов сем. Fagaceae). Более конкретные эмпирические данные о географическом распространении видов могут быть почерпнуты из следующих работ [Ryvarden, Gilbertson, 1993; 1994; Nordic Macromycetes, 1997; Сафонов, 2006; Ставишенко, 2012].

Особенности географической структуры P_Q -микопатоценоза отражены в таблице 2.

Таблица 2

Table 2

Распределение видов P_Q -микопатоценоза по географическим ценоэлементам
The distribution of species of P_Q -mycopathocenosis by geographic cenoelements

Вид	Географический ценоэлемент
<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With.	Голарктический неморальный
<i>Daedalea quercina</i> (L.) Pers.	
<i>Inocutis dryophila</i> (Berk.) Fiasson & Niemelä	
<i>Pseudoinonotus dryadeus</i> (Pers.) T. Wagner & M. Fisch.	
<i>Hapalopilus croceus</i> (Pers.) Donk	
<i>Grifola frondoza</i> ((Dicks.) Gray	
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill.	Мультирегиональный мультизональный
<i>Fomitiporia robusta</i> (P. KarSt) Fiasson & Niemelä	
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	
<i>Polyporus squamosus</i> (Huds.) Fr.	

Как видим (см. табл. 2), виды-участники P_Q -микопатоценоза представлены либо голарктическим неморальным либо мультирегиональным (эврирегиональным) мультизональным геоценоэлементами, что вполне объясняется приуроченностью рассматриваемых видов к лесообразующим породам широколиственных и смешанных лесов. Предельным проявлением мультирегиональности/мультизональности является, очевидно, космополитизм, однако мы избегаем относить какие-либо виды к этой крайней категории ввиду отсутствия единой полной картина мирового распространения рассматриваемых видов, хотя в некоторых авторитетных источниках [Ryvarden, Gilbertson, 1993] есть прямые указания на космополитизм отдельных видов.

К голарктическим неморальным видам мы относим (см. табл. 2): *F. hepatica*, *D. quercina*, *I. dryophila*, *P. dryadeus*, *H. croceus*, *G. frondoza*. К мультирегиональным мультизональным: *L. sulphureus*, *F. robusta*, *F. fomentarius*, *P. squamosus*. Таким образом, соотношение представленных в геоструктуре P_Q -микопатоценоза ценоэлементов – голарктического неморального и мультирегионального мультизонального – 6:4. При этом наблюдается неслучайность принадлежности того или иного вида P_Q -микопатоценоза к одному или другому геоэлементу. К голарктическому неморальному геоэлементу относятся виды, проявляющие в условиях исследуемого региона четкую приуроченность к дубу черешчатому (являющиеся монотрофами на дубе черешчатом в дубравах региона). К мультирегиональному мультизональному относятся преимущественно виды (*L. sulphureus*, *F. fomentarius*, *P. squamosus*), являющиеся олиготрофами, т.е. помимо дуба поселяющиеся на других породах (из других родов и других семейств), что само по себе свидетельствует о возможностях расширения ареала. Исключением является *F. robusta* – монотроф на дубе на региональном уровне. Однако этот вид в некоторых других регионах может поселяться, например, на яблоне (род *Malus*) [Шевченко, Цилюрик, 1986], что также не исключает возможности расширения ареала.



Выводы

1. Собственно систематическая (филогенетическая) структура P_Q -микопатоценоза может быть представлена в виде соотношения числа видов, входящих в разные семейства (классификационные ценоэлементы уровня семейства) и порядки (классификационные ценоэлементы уровня порядка). Соотношение (состава) ценоэлементов на уровне семейства: 1 (*Fistulinaceae*) : 2 (*Fomitopsidaceae*) : 3 (*Polypogaceae*) : 1 (*Meripilaceae*) : 3 (*Hymenochaetaceae*). Соотношение ценоэлементов на уровне порядка: 1 (*Agaricales*) : 6 (*Polyporales*) : 3 (*Hymenochaetales*).

2. Экоморфологическая структура P_Q -микопатоценоза может быть представлена в двух планах: В первом – как соотношение ценоэлементов экоморфологической структуры в зависимости от исходного типа (прототипа) формирования базидиом: резупинантного : рамароидного : цифеллоидного. Соответственно: 8:1:1. Во втором – как соотношение ценоэлементов экоморфологической структуры в зависимости от габитуального типа современных зрелых форм базидиом: фомитоидного : агарикоидного : переходного. Соответственно: 6:3:1. В отношении связи экоморфологической структуры P_Q -микопатоценоза с собственно систематической (филогенетической) его структурой следует, на наш взгляд, отметить, что агарикоидный и переходной экоморфологические ценоэлементы относятся к порядкам *Polyporales* или *Agaricales*; фомитоидный ценоэлемент встречается в составе порядков *Polyporales* и *Hymenochaetales*.

3. В аспекте географической структуры виды-участники P_Q -микопатоценоза представлены либо голарктическим неморальным либо мультирегиональным (эврирегиональным) мультизональным геоценоэлементами, что вполне объясняется приуроченностью рассматриваемых видов к лесообразующим породам широколиственных и смешанных лесов. Соотношение представленных в геоструктуре P_Q -микопатоценоза ценоэлементов – голарктического неморального и мультирегионального мультизонального – 6:4. К голарктическому неморальному геоценоэлементу относятся виды, проявляющие в условиях исследуемого региона четкую приуроченность к дубу черешчатому (*Fistulina hepatica*, *Daedalea quercina*, *Inocutis dryophila*, *Pseudoinonotus dryadeus*, *Hapalopilus croceus*, *Grifola frondoza*). К мультирегиональному мультизональному относятся преимущественно виды, являющиеся олиготрофами (*Laetiporus sulphureus*, *Fomes fomentarius*, *Polyporus squamosus*), т. е., помимо дуба поселяющиеся на других породах (из других родов и других семейств), что само по себе свидетельствует о возможностях расширения ареала. В отношении *Fomitiporia robusta* – монотрофа на дубе на региональном уровне, но относимого к мультирегиональному мультизональному геоценоэлементу, – следует отметить, что в некоторых других регионах этот вид может поселяться, например, на яблоне (род *Malus*), что также не исключает возможности расширения ареала.

Список литературы References

1. Антипова Е.М. 2007. Эколого-географическая структура флоры северных лесостепей Средней Сибири. Хвойные бореальной зоны, (4–5): 438–445.
Antipova E.M. 2007. Ecological-geographical structure of the flora of Northern forest-steppes of Middle Siberia. Khvoynye boreal'noy zony, (4–5): 438–445. (in Russian)
2. Арефьев С.П. 2009. Экоморфологический континуум как среда существования филемы (на примере афиллофороидных грибов). Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, (9): 3–17.
Arefev S.P. 2009. Ecomorphologically continuum as the environment of filmy (with reference to aphyllorphoroid fungi). Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya, (9): 3–17. (in Russian)
3. Бондарцев А.С. 1953. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. Л., Изд-во АН СССР, 110б.
Bondartsev A.S. 1953. Trutovye griby Evropeyskoy chasti SSSR i Kavkaza [Polypore fungi of the European part of the USSR and the Caucasus]. Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 110b. (in Russian)
4. Бондарцева М.А. 1983. Система трутовых грибов (*Polypogaceae* s. lato) и принципы их классификации. Дис. ... д-ра биол. наук. Ленинград, 560.

- Bondartseva M.A. 1983. Sistema trutovykh gribov (Polyporaceae s. lato) i printsipy ikh klassifikatsii [System of bracket-fungus (Polyporaceae s. lato) and the principles of their classification]. Dis. ... dr. biol. sciences. Leningrad, 560. (in Russian)
5. Бондарцева М.А. 2008. Экоморфология грибов. В кн.: Материалы 2-го Съезда микологов России. Москва, Национальная академия микологии: 220–221.
- Bondartseva M.A. 2008. Ecomorphology of fungi. In: Materialy 2-go S"ezda mikologov Rossii [Materials of the 2nd Congress of mycologists of Russia]. Moscow, Natsional'naya akademiya mikologii: 220–221. (in Russian)
6. Васильева Л.Н. 1965. Об изучении грибов при проведении исследований продуктивности наземных сообществ по международной биологической программе. В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: 224–228.
- Vasil'eva L.N. 1965. The study of fungi in research of productivity of terrestrial communities of the international biological program. In: Vodorosli i griby Sibiri i Dal'nego Vostoka [Algae and mushrooms of Siberia and Far East]. Novosibirsk: 224–228. (in Russian)
7. Васильков Б.П. 1955. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.–Л., Изд-во АН СССР, 86.
- Vasil'kov B.P. 1955. Ocherk geograficheskogo rasprostraneniya shlyapochnykh gribov v SSSR [A survey of geographical distribution of mushrooms in the USSR]. Moscow–Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 86. (in Russian)
8. Вассер С.П. 1955. Агариковые грибы СССР. Киев, Наукова думка: 141–153.
- Vasser S.P. 1955. Agarikovyе griby SSSR [Agaricales fungi of the USSR]. Kiev, Naukova dumka: 141–153. (in Russian)
9. Голубев В.Н. 1981. Проблемы эволюции жизненных форм и филогении растений. В кн.: Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев, Наукова думка: 3–29.
- Golubev V.N. 1981. Problems of the evolution of life forms and the phylogeny of plants. In: Problemy evolyutsionnoy morfologii i biokhimii v sistematike i filogenii rasteniy [Problems of evolutionary morphology and biochemistry in taxonomy and phylogeny of plants]. Kiev, Naukova dumka: 3–29. (in Russian)
10. Горленко М.В. 1976. Жизнь растений. Т. 2. Грибы. М., Просвещение, 479.
- Gorlenko M.V. 1976. Zhizn' rasteniy. T. 2. Griby [The life of plants. Vol. 2. Fungi]. Moscow, Prosveshchenie, 479. (in Russian)
11. Дунаев А.В., Дунаева Е.Н., Калугина С.В. Афанасенкова О.В. 2015. Видовая структура микоценозов трутовых грибов на живых деревьях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в биоценозах порослевых нагорных дубрав Белгородской области. Научные ведомости БелГУ. Естественные науки, 32 (15): 36–44.
- Dunaev A.V., Dunaeva E.N., Kalugina S.V. Afanasenkova O.V. 2015. Specific structure of microcenosis of bracket-fungus on living trees of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in biocenoses second growth upland oak forests of the Belgorod region. Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 15 (212), vyp. 32: 36–44. (in Russian)
12. Змитрович И.В. 2006. Растительные эпифеномены и их экоморфологическая сущность. Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, (7): 3–28.
- Zmitrovich I.V. 2006. Plant epiphenomena and their ecomorphologically essence. Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya, (7): 3–28. (in Russian)
13. Каламээс К.А. 1975. Агариковые грибы Эстонии. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Таллин, 110.
- Kalamees K.A. 1975. Agarikovyе griby Estonii [Agricolae mushrooms Estonia]. Abstract. dis ... dr. biol. sciences. Tallinn, 110. (in Russian)
14. Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, Наукова думка, 352.
- Kleopov Yu.D. 1990. Analiz flory shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Analysis of flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Kiev, Naukova dumka, 352. (in Russian)
15. Лазаренко А.С. 1944. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока. Советская ботаника, (6): 43–55.
- Lazarenko A.S. 1944. Nemoral element in the bryoflora of the Soviet Far East. Sovetskaya botanika, (6): 43–55. (in Russian)
16. Макаревич М.Ф. 1963. Анализ лишенофлоры Украинских Карпат. Киев, Вид-во АН УРСР, 261.
- Makarevych M.F. 1963. Analiz lihenoflory Ukrai'ns'kyh Karpat [Analysis of the lichenoflora of Ukrainian Carpathians]. Kiev, Vid-vo AN URSSR, 261. (in Ukrainian)
17. Мухин В.А. 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, Наука, 231.



- Mukhin V.A. 1993. Biota ksilotrofnikh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Biota xylophilic basidiomycetes of the West Siberian plain]. Ekaterinburg, Nauka, 231. (in Russian)
18. Окснер А.Н. 1942. Анализ и история происхождения лишайнофлоры Советской Арктики. Дис. ... д-ра биол. наук. Киев–Киров, рукопись.
- Oksner A.N. 1942. Analiz i istoriya proiskhozhdeniya likhenoflory Sovetskoy Arktiki [Analysis and history of the origin of the lichen flora of the Soviet Arctic]. Dis. ... dr. biol. sciences. Kiev–Kirov, rukopis'. (in Russian)
19. Окснер А.Н. 1946. Неморальный элемент в лишайнофлоре Советской Арктики. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.–Л., Изд-во АН СССР: 475-490.
- Oksner A.N. 1946. Nemoral element in the lichen flora of the Soviet Arctic. In: Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. Vyp. 2 [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR. Vol. 2]. Moscow–Leningrad, Izd-vo AN SSSR: 475-490. (in Russian)
20. Окснер А.Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., Наука: 238–245.
- Oksner A.N. 1974. Opredelitel' lishaynikov SSSR. Vyp. 2. Morfologiya, sistematika i geograficheskoe rasprostranenie [Keys to lichens of the USSR. Vol. 2. Morphology, taxonomy and geographical distribution]. Leningrad, Nauka: 238–245. (in Russian)
21. Пармасто Э.Х. 1965. Жизненные формы высших базидиальных грибов. В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. IV симпозиум прибалтийских микологов и лишайников. Тарту: 64–68.
- Parmasto E.Kh. 1965. Life forms of higher basidiomycetes. In: Problemy izucheniya gribov i lishaynikov. IV simpozium pribaltiyskikh mikologov i likhenologov [Problems in the study of fungi and lichens: IV Symposium of the Baltic mycologists and lichenologists]. Tartu: 64–68. (in Russian)
22. 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> (9 февраля 2013).
- Guide to planning, organization and maintaining of forest-pathological inspections. Annex 3 to the Order of Rosleskhooz of 29.12.2007 No. 523. Available at: <http://www.rosleshoz.gov.ru>. (accessed 9 February 2013). (in Russian)
23. Сафонов М.А. 2006. Ресурсное значение ксилотрофных грибов лесов Южного Приуралья. Дис. ... д-ра биол. наук. Оренбург, 468.
- Safonov M.A., 2006. Resursnoe znachenie ksilotrofnikh gribov lesov Yuzhnogo Priural'ya [Resource value of xylophilic fungi forests of the southern Urals]. Diss. ... dr. biol. sciences. Orenburg, 468. (in Russian)
24. Северцов С.А. 1937. Дарвинизм и экология. Зоологический журнал, 16 (4): С. 591–613.
- Severtsov S.A. 1937. Darwinism and ecology. Zoologicheskii zhurnal [Russian Journal of Zoology], 16 (4): 591–613. (in Russian)
25. Ставищенко И.В. 2012. Рекомендации для включения редких видов афиллофороидных грибов ХМАО в региональную Красную книгу. URL: <http://samchugas.ru/o-nas/nauchno-issledovatel'skaya-deyatelnost/stavishenko-prodolzhenie/> (5 ноября 2015).
- Stavishenko I.V. 2012. Recommendations for inclusion of rare species of aphyllorphoroid fungi in Khanty-Mansiysk regional Red book. Available at: <http://samchugas.ru/o-nas/nauchno-issledovatel'skaya-deyatelnost/stavishenko-prodolzhenie/> (accessed 5 november 2015). (in Russian)
26. Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Л., Изд-во ЛГУ, 244.
- Tolmachev A.I. 1974. Vvedenie v geografiyu rasteniy [Introduction to the geography of plants]. Leningrad, Izd-vo LGU, 244. (in Russian)
27. 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)
28. Шевченко С.В., Цилюрик А.В. 1986. Лесная фитопатология. Киев, Вища школа, 384.
- Shevchenko S.V., Tsilyurik A.V. 1986. Lesnaya fitopatologiya [Forest Phytopathology]. Kiev, Vishcha shkola, 384. (in Russian)
29. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 2001. L., CABI Publishing, 655.
30. Index fungorum. Available at: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp> (15.05.2015).
31. Kotlaba F. 1961. Poznamky k morfologii plodnic chorosovitych hub (Polyporales). Ceska mycologia, 15 (3): 180–190.
32. Nordic Macromycetes. Vol. 3. Heterobasidioid, Aphyllorphoroid and Gastromycetoid Basidiomycetes. 1997. Copengagen: Nordsvamp, 444.
33. Ryvarden L., Gilbertson R.L. 1993. European Polypores. Vol. 1. Abortiporus – Lindtneria. Oslo, Fungiflora, 387.
34. Ryvarden L., Gilbertson R.L. 1994. European Polypores. Vol. 2. Meruliopsis – Tyromyces. Oslo, Fungiflora: 388–743.