

УДК 582.28; 581.5

С. А. ЖДАНОВИЧ

СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ БИОТЫ ДЕРЕВООБИТАЮЩИХ МАКРОМИЦЕТОВ НА КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКАХ В МАЛОНАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ БЕЛАРУСИ

*Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси**(Поступила в редакцию 07.08.2017)*

Изучена таксономическая и трофическая структура биоты деревообитающих макромицетов на крупных древесных остатках (КДО) в малонарушенных лесах сосновой, еловой и дубовой формаций. Определены показатели видового богатства и систематического разнообразия микобиот для КДО различного типа и стадий разложения, выполнен анализ сходства видового состава деревообитающих макромицетов для различных типов и стадий разложения КДО сосны, ели и дуба.

Введение. Крупные древесные остатки (КДО) в виде сухостоя и валежа в естественно развивающихся лесных экосистемах в зависимости от возраста насаждений составляют до трети общего запаса насаждений и представлены различными стадиями разложения [1]. Наиболее тесно связанными с КДО организмами являются деревообитающие грибы – термин, чаще используемый в англоязычной литературе «wood-inhabiting fungi» [2–4], в русскоязычной терминологии ему в разной степени соответствуют следующие экологические и трофические группы грибов: дереворазрушающие грибы, ксилотрофы, ксилофилы, ксилофиты, лигнофилы, ксилобионты [5]. Использование КДО деревообитающими грибами осуществляется в следующих направлениях: в качестве субстрата (симбиотрофы, микопаразиты), в качестве источника энергии (ксилотрофы, факультативные биотрофы, факультативные ксилотрофы) [5–7].

Рядом исследований установлено, что наряду с количеством и размером КДО видовое богатство и таксономический состав деревообитающих грибов в лесных экосистемах определяют степень разложения древесного субстрата [8–10]. Недостаток или нарушение структуры КДО в лесных экосистемах отражается на таксономической и трофической структуре деревообитающих грибов, упрощая ее, что нарушает устоявшиеся конкурентные связи и, как следствие, приводит к изменению трофической приуроченности некоторых видов [11].

В последнее время при проведении микологических исследований для характеристики КДО как субстрата для ДГ используют различные шкалы разложения. Данный подход позволяет глубже изучить субстратный преферендум как отдельных видов, в том числе редких и охраняемых [12], так и таксонов более высокого ранга [10; 11; 13].

Изучение таксономической и трофической структуры деревообитающей микобиоты на КДО различных стадий разложения позволит по-новому взглянуть на роль данного компонента в поддержании биологического разнообразия и устойчивости лесов.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования были макромицеты, обитающие на КДО в малонарушенных лесах сосновой, еловой и дубовой формаций Беларуси. В качестве малонарушенных подбирались леса с отсутствием видимых следов рубок и прочих антропогенных нарушений. Типологически обследованные насаждения были представлены суходольными типами леса, средний возраст основного яруса древостоев составлял 55 лет и более. По санитарному состоянию насаждения относились к биологически устойчивым, согласно критериям, установленным в [14].

К КДО относили сухостойные и валежные деревья, а также их части с максимальным диаметром 8 см и более и длиной (высотой) не менее 1 м. Стадию разложения валежа и естественных пней устанавливали на основании шкалы разложения валежной древесины, модифицированной нами [15] на основе шкалы стадий разложения валежа ели, предложенной В. Г. Стороженко [16].

Сбор и гербаризация образцов деревообитающих макромицетов осуществлялись в соответствии с рекомендациями, принятыми в микологии и гербарном деле. Идентификацию деревообитающих макромицетов осуществляли по плодовым телам с использованием определителей, светового микроскопа, стандартных красителей, применяемых в микологии для окрашивания микроскопических структур грибов. Названия таксонов грибов приводятся согласно [17]. При расчете относительного участия видов один вид гриба, отмеченный на одной единице КДО, рассматривался как одна учетная запись (не зависимо от количества его плодовых тел).

На основании собственных наблюдений и литературных данных, содержащих сведения по экологии грибов, выявленные на КДО виды макромицетов относили к одной из следующих трофических групп:

факультативные ксилотрофы (поражающие преимущественно живые деревья, однако при определенных условиях способные заселять или продолжать свое развитие и на древесных остатках);

факультативные биотрофы (развивающиеся преимущественно на древесных остатках и способные поражать только усыхающие, поврежденные, реже сильно ослабленные деревья);

ксилотрофы (развивающиеся исключительно на древесных остатках, вызывая при этом деструктивный (бурая гниль) или коррозионный (белая гниль) тип разложения древесины);

сапротрофы (развивающиеся на различных органических остатках (включая древесные остатки) и почве);

ксилотрофные сапротрофы (развивающиеся преимущественно на древесных остатках, не являясь при этом активными деструкторами древесины, а утилизирующие продукты ее ферментативного разложения);

облигатные симбиотрофы (образующие микоризу с высшими сосудистыми растениями, с которыми связаны трофически и не способные к другому типу питания); факультативные симбиотрофы (образующие микоризу с высшими сосудистыми растениями, с которыми связаны трофически, а также способные к сапрофитии); микопаразиты (паразитирующие на мицелии других дереворазрушающих грибов и связанные с древесными остатками только топически).

Оценку сходства видового состава микобиот КДО различного типа и стадий разложения выполняли с помощью коэффициента Серенсена–Чекановского (K_{sc}) [18]. Для исключения влияния фактора видовой принадлежности субстрата на таксономический состав грибов оценку проводили отдельно для КДО сосны, ели и дуба.

Часть собранного гербарного материала хранится в гербарии MSK-F Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси.

Результаты и их обсуждение. *Таксономическая и трофическая структура микобиоты КДО в лесах сосновой формации.* Биота деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО в малонарушенных сосновых лесах представлена 67 видами, относящимися к 54 родам, 35 семействам, 13 порядкам, 2 отделам. Ведущими по числу видов являются порядки *Polyporales* (25 видов) и *Agaricales* (15 видов), что составляет 59,7 % выявленного видового состава. Остальные порядки включают не более 6 видов. Наибольшей видовой насыщенностью характеризуются семейства *Fomitopsidaceae* (11 видов) и *Polyporaceae* (9 видов) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Таксономическая структура биоты деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО в сосновых фитоценозах

Отдел, порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
<i>Ascomycota</i> (4/4)	
<i>Helotiales</i> (1/1)	
<i>Chlorociboriaceae</i> (1/1)	<i>Chlorociboria</i> (1)
<i>Pezizales</i> (2/2)	
<i>Discinaceae</i> (1/1)	<i>Gyromitra</i> (1)
<i>Morchellaceae</i> (1/1)	<i>Costantinella</i> (1)
<i>Xylariales</i> (1/1)	
<i>Xylariaceae</i> (1/1)	<i>Annulohypoxylon</i> (1)
<i>Basidiomycota</i> (50/63)	
<i>Agaricales</i> (12/15)	
<i>Cortinariaceae</i> (1/1)	<i>Cortinarius</i> (1)
<i>Hydnangiaceae</i> (1/1)	<i>Laccaria</i> (1)
<i>Hymenogastraceae</i> (2/3)	<i>Galerina</i> (1), <i>Gymnopilus</i> (2)
<i>Inocybaceae</i> (1/1)	<i>Crepidotus</i> (1)
<i>Mycenaceae</i> (1/1)	<i>Xeromphalina</i> (1)
<i>Physalacriaceae</i> (1/1)	<i>Armillaria</i> (1)
<i>Pleurotaceae</i> (1/1)	<i>Pleurotus</i> (1)
<i>Pluteaceae</i> (1/2)	<i>Pluteus</i> (2)

Окончание табл. 1

Отдел, порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
<i>Strophariaceae</i> (2/2)	<i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Pholiota</i> (1)
<i>Tricholomataceae</i> (1/2)	<i>Tricholomopsis</i> (2)
<i>Atheliales</i> (1/1)	
<i>Atheliaceae</i> (1/1)	<i>Piloderma</i> (1)
<i>Auriculariales</i> (3/3)	
<i>Auriculariaceae</i> (2/2)	<i>Exidia</i> (1), <i>Exidiopsis</i> (1)
<i>Exidiaceae</i> (1/1)	<i>Pseudohydnum</i> (1)
<i>Boetales</i> (4/4)	
<i>Boletaceae</i> (1/1)	<i>Tylopilus</i> (1)
<i>Hygrophoropsidaceae</i> (1/1)	<i>Hygrophoropsis</i> (1)
<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)
<i>Serpulaceae</i> (1/1)	<i>Serpula</i> (1)
<i>Cantharellales</i> (1/2)	
<i>Botryobasidiaceae</i> (1/2)	<i>Botryobasidium</i> (2)
<i>Dacrymycetales</i> (1/1)	
<i>Dacrymycetaceae</i> (1/1)	<i>Dacrymyces</i> (1)
<i>Gloeophyllales</i> (1/1)	
<i>Gloeophyllaceae</i> (1/1)	<i>Gloeophyllum</i> (1)
<i>Hymenochaetales</i> (4/5)	
<i>Hymenochaetaceae</i> (3/4)	<i>Inocutis</i> (1), <i>Phellinus</i> (2), <i>Pseudochaete</i> (1)
<i>Schizoporaceae</i> (1/1)	<i>Xylodon</i> (1)
<i>Polyporales</i> (19/25)	
<i>Fomitopsidaceae</i> (7/11)	<i>Antrodia</i> (1), <i>Climacocystis</i> (1), <i>Fomitopsis</i> (2), <i>Ischnoderma</i> (1), <i>Postia</i> (4), <i>Pycnoporellus</i> (1), <i>Rhodofomes</i> (1)
<i>Meruliaceae</i> (2/3)	<i>Gloeoporus</i> (1), <i>Phlebia</i> (2)
<i>Polyporaceae</i> (8/9)	<i>Daedaleopsis</i> (1), <i>Diplomitoporus</i> (1), <i>Fomes</i> (1), <i>Lenzites</i> (1), <i>Picipes</i> (1), <i>Rhodonina</i> (1), <i>Trametes</i> (1), <i>Trichaptum</i> (2)
<i>Sparassidaceae</i> (1/1)	<i>Sparassis</i> (1)
<i>Xenasmataceae</i> (1/1)	<i>Xenasmatella</i> (1)
<i>Russulales</i> (5/6)	
<i>Auriscalpiaceae</i> (2/2)	<i>Artomyces</i> (1), <i>Laccaria</i> (1)
<i>Peniophoraceae</i> (1/1)	<i>Gloiothele</i> (1)
<i>Russulaceae</i> (1/1)	<i>Russula</i> (1)
<i>Stereaceae</i> (1/2)	<i>Stereum</i> (2)

Выявленные виды отмечены на КДО 6 древесных пород: сосны (33 вида), березы (18 видов), ели (17 видов), осины (7 видов), лещины (1 вид) и крушины ломкой (1 вид), а также 1 вид выявлен на КДО не установленной древесной породы в силу значительной деструкции.

Таксономическая структура деревообитающих макромицетов значительно отличалась на КДО различного типа (сухостой или валеж) и стадий разложения и характеризовалась уменьшением участия видов порядка *Polyporales* и увеличением участия видов порядков *Agaricales* и *Boetales* по мере разложения КДО (табл. 2).

Таблица 2. Относительное участие видов деревообитающих макромицетов в разрезе порядков на КДО различного типа и стадий разложения в сосновых фитоценозах

Порядок	Относительное участие видов, %					
	Сухостой	Валеж и пни по стадиям разложения				
		1	2	3	4	5
<i>Agaricales</i>	16,7	—	14,6	32,0	42,9	50,0
<i>Atheliales</i>	—	—	—	4,0	—	—
<i>Auriculariales</i>	—	—	4,9	—	—	25,0
<i>Boletales</i>	—	—	4,9	12,0	42,9	—
<i>Cantharellales</i>	—	—	4,9	—	—	—
<i>Dacrymycetales</i>	—	—	2,4	—	—	—
<i>Gloeophyllales</i>	—	—	2,4	—	—	—
<i>Helotiales</i>	—	—	2,4	—	—	—
<i>Hymenochaetales</i>	25,0	—	4,9	4,0	—	—
<i>Pezizales</i>	—	—	4,9	4,0	—	—
<i>Polyporales</i>	50,0	100,0	41,5	40,0	14,3	—
<i>Russulales</i>	8,3	—	9,8	4,0	—	25,0
<i>Xylariales</i>	—	—	2,4	—	—	—

Наибольшей видовой насыщенностью и систематическим разнообразием характеризуются микобиоты КДО 2-й и 3-й стадий разложения, на которых выявлено 41 и 25 видов деревообитающих макромицетов соответственно. Наименьшее число видов отмечено на КДО крайних стадий разложения: 3 вида на 1-й и 4 вида на 5-й стадиях (табл. 3).

Таблица 3. Показатели видового богатства и систематического разнообразия микобиот КДО различного типа и стадий разложения в сосновых фитоценозах

Тип КДО и стадии разложения	Число			Пропорции биоты		
	видов	родов	семейств	в/с	р/с	в/р
Сухостой	12	10	7	1,7	1,4	1,2
Валеж и пни по стадиям разложения:						
1	3	2	2	1,5	1,0	1,5
2	41	36	24	1,7	1,5	1,1
3	25	20	15	1,7	1,3	1,3
4	7	7	7	1,0	1,0	1,0
5	4	4	4	1,0	1,0	1,0

П р и м е ч а н и е: в/с – количество видов в семействе, р/с – количество родов в семействе, в/р – количество видов в роде.

Анализ трофической структуры деревообитающих макромицетов на КДО различного типа и стадий разложения показал, что процент участия видов, относящихся к факультативно-биотрофной группе, снижается по мере увеличения степени деструкции КДО, наибольшее участие видов данной трофической группы отмечено на сухостое. На сухостое и КДО 1–3-й стадий разложения преобладали

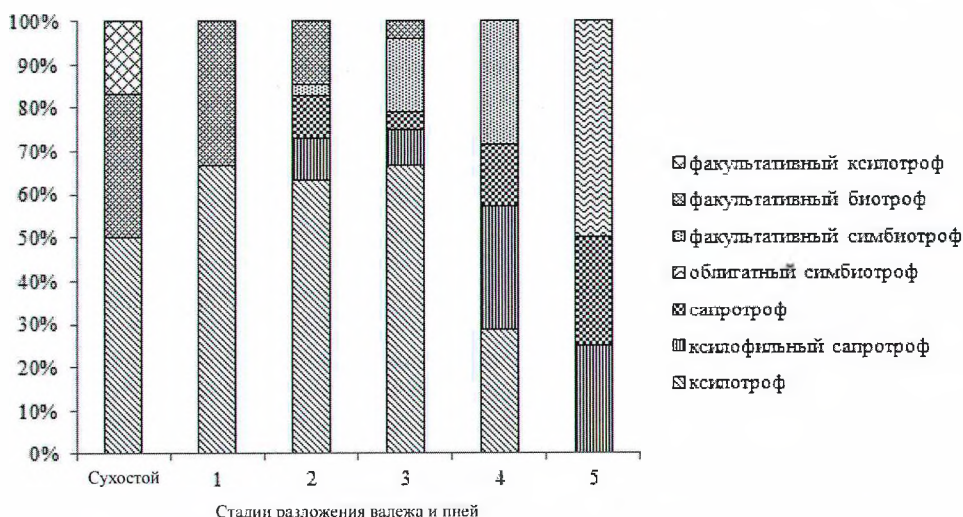


Рис. 1. Относительное участие видов деревообитающих макромицетов в разрезе трофических групп на КДО различного типа и стадий разложения в сосновых фитоценозах

ксилотрофы, осуществляющие основную фазу деструкции древесины. На КДО 4-й стадии разложения участие видов данной трофической группы было существенно ниже, а на заключительной – 5-й стадии ксилотрофы отсутствовали. Со 2-й стадии разложения КДО характерно появление и последующее увеличение, вплоть до 5-й стадии, участия микоризообразующих видов грибов: факультативных симбиотрофов (*Gyromitra infula*, *Paxillus involutus*, *Piloderma bicolor*, *Tylopilus felleus*) и облигатных симбиотрофов (*Cortinarius purpureus*, *Russula fragilis*), причем последние были отмечены только на 5-й стадии разложения КДО (рис. 1).

Сравнение видового состава деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО сосны различного типа и стадий разложения, показало низкое сходство. Наибольшее сходство биот характерно для сухостоя и КДО 1-й ($K_{sc} = 0,4$), 3-й и 4-й ($K_{sc} = 0,38$), 2-й и 3-й ($K_{sc} = 0,20$) стадий разложения. Отсутствие общих видов с другими КДО было отмечено для микобиоты КДО 5-й стадии разложения (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Матрица сходства видового состава деревообитающих макромицетов на различных типах и стадиях разложения КДО сосны в сосновых фитоценозах

Стадия разложения	Значение K_{sc} по стадиям разложения					
	Сухостой	1	2	3	4	5
Сухостой	1	0,40	0,09	0,13	0	0
1	0,40		0,11	0	0	0
2	0,09	0,11	1	0,20	0,09	0
3	0,13	0	0,20	1	0,38	0
4	0	0	0,09	0,38	1	0
5	0	0	0	0	0	1

П р и м е ч а н и е. K_{sc} – коэффициент Серенсена–Чекановского.

Таксономическая и трофическая структура микобиоты КДО в лесах еловой формации. Биота деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО в малонарушенных еловых лесах, представлена 89 видами, относящимися к 69 родам, 39 семействам, 14 порядкам, 2 отделам. Ведущими по числу видов являются порядки *Polyporales* (30 видов) и *Agaricales* (20 видов), что составляет 56,2 % выявленного видового состава. Остальные порядки включают не более 9 видов. Наибольшей видовой насыщенностью характеризуются семейства *Fomitopsidaceae* (11 видов) и *Polyporaceae* (9 видов) (табл. 5).

Т а б л и ц а 5. Таксономическая структура биоты деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО в еловых фитоценозах

Отдел, порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
<i>Ascomycota</i> (6/6)	
<i>Helotiales</i> (1/1)	
<i>Chlorociboriaceae</i> (1/1)	<i>Chlorociboria</i> (1)
<i>Leotiales</i> (1/1)	
<i>Bulgariaceae</i> (1/1)	<i>Bulgaria</i> (1)
<i>Pezizales</i> (2/2)	
<i>Discinaceae</i> (1/1)	<i>Gyromitra</i> (1)
<i>Pyronemataceae</i> (1/1)	<i>Scutellinia</i> (1)
<i>Xylariales</i> (2/2)	
<i>Xylariaceae</i> (2/2)	<i>Annulohypoxydon</i> (1), <i>Hypoxydon</i> (1)
<i>Basidiomycota</i> (63/83)	
<i>Agaricales</i> (14/20)	
<i>Agaricaceae</i> (1/2)	<i>Lycoperdon</i> (2)
<i>Amanitaceae</i> (1/1)	<i>Amanita</i> (1)
<i>Cortinariaceae</i> (1/1)	<i>Cortinarius</i> (1)
<i>Hymenogastraceae</i> (1/2)	<i>Gymnopilus</i> (2)
<i>Inocybaceae</i> (2/2)	<i>Crepidotus</i> (1), <i>Simocybe</i> (1)
<i>Mycenaceae</i> (2/4)	<i>Mycena</i> (3), <i>Xeromphalina</i> (1)
<i>Omphalotaceae</i> (1/1)	<i>Gymnopus</i> (1)
<i>Pleurotaceae</i> (1/3)	<i>Pleurotus</i> (3)
<i>Pluteaceae</i> (1/1)	<i>Pluteus</i> (1)
<i>Strophariaceae</i> (2/2)	<i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Pholiota</i> (1)
<i>Tricholomataceae</i> (1/1)	<i>Tricholomopsis</i> (1)
<i>Atheliales</i> (1/2)	
<i>Atheliaceae</i> (1/2)	<i>Athelia</i> (2)
<i>Auriculariales</i> (2/4)	
<i>Auriculariaceae</i> (2/4)	<i>Exidia</i> (3), <i>Exidiopsis</i> (1)
<i>Boletales</i> (6/6)	
<i>Boletaceae</i> (2/2)	<i>Imleria</i> (1), <i>Tylopilus</i> (1)
<i>Hygrophoropsidaceae</i> (2/2)	<i>Hygrophoropsis</i> (1), <i>Leucogyrophana</i> (1)
<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)

Окончание табл. 5

Отдел, порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
<i>Serpulaceae</i> (1/1)	<i>Serpula</i> (1)
<i>Cantharellales</i> (1/1)	
<i>Botryobasidiaceae</i> (1/1)	<i>Botryobasidium</i> (1)
<i>Dacrymycetales</i> (2/2)	
<i>Dacrymycetaceae</i> (2/2)	<i>Calocera</i> (1), <i>Dacrymyces</i> (1)
<i>Gloeophyllales</i> (1/2)	
<i>Gloeophyllaceae</i> (1/2)	<i>Gloeophyllum</i> (2)
<i>Hymenochaetales</i> (7/9)	
<i>Hymenochaetaceae</i> (5/6)	<i>Fomitiporia</i> (1), <i>Hymenochaete</i> (1), <i>Hymenochaetopsis</i> (1), <i>Inocutis</i> (1), <i>Phellinus</i> (2)
<i>Rickenellaceae</i> (1/1)	<i>Resinicium</i> (1)
<i>Schizoporaceae</i> (1/2)	<i>Xylodon</i> (2)
<i>Polyporales</i> (22/31)	
<i>Fomitopsidaceae</i> (7/12)	<i>Antrodia</i> (1), <i>Fomitopsis</i> (2), <i>Ischnoderma</i> (1), <i>Laetiporus</i> (1), <i>Postia</i> (5), <i>Pycnoporellus</i> (1), <i>Rhodofomes</i> (1)
<i>Ganodermataceae</i> (1/1)	<i>Ganoderma</i> (1)
<i>Meruliaceae</i> (5/7)	<i>Bjerkandera</i> (1), <i>Hyphoderma</i> (1), <i>Merulius</i> (1), <i>Phlebia</i> (3), <i>Steccherinum</i> (1)
<i>Phanerochaetaceae</i> (1/2)	<i>Phanerochaete</i> (2)
<i>Polyporaceae</i> (8/9)	<i>Daedaleopsis</i> (1), <i>Fomes</i> (1), <i>Hapalopilus</i> (1), <i>Leptoporus</i> (1), <i>Panus</i> (1), <i>Picipes</i> (1), <i>Rhodonina</i> (1), <i>Trichaptum</i> (2)
<i>Russulales</i> (7/7)	
<i>Auriscalpiaceae</i> (1/1)	<i>Artomyces</i> (1)
<i>Hericiaceae</i> (1/1)	<i>Dentipellis</i> (1)
<i>Lachnocladiaceae</i> (1/1)	<i>Scytinostroma</i> (1)
<i>Peniophoraceae</i> (1/1)	<i>Peniophora</i> (1)
<i>Russulaceae</i> (1/1)	<i>Lactarius</i> (1)
<i>Stereaceae</i> (2/2)	<i>Conferticium</i> (1), <i>Stereum</i> (1)

Выявленные виды отмечены на КДО 8 древесных пород: ели (34 вида), осины (33 вида), березы (19 видов), сосны (7 видов), дуба (6 видов), ольхи черной (3 вида), лещины (3 вида), ольхи серой (1 вид), а также 1 вид выявлен на КДО не установленной древесной породы в силу значительной деструкции.

Таксономическая структура деревообитающих макромицетов значительно отличалась на КДО различного типа (сухостой или валеж) и стадий разложения и характеризовалась уменьшением участия видов порядка *Polyporales* и увеличением участия видов порядков *Agaricales* и *Boletales* по мере разложения КДО (табл. 6).

Наибольшей видовой насыщенностью и систематическим разнообразием характеризуются микобиоты КДО 2-й и 3-й стадий разложения, на которых выявлено 49 и 36 видов деревообитающих макромицетов соответственно. Наименьшее число видов отмечено на КДО крайних стадий разложения: 4 вида на 1-й и 3 вида на 5-й стадиях (табл. 7).

Таблица 6. Относительное участие видов деревообитающих макромицетов в разрезе порядков на КДО различного типа и стадий разложения в еловых фитоценозах

Порядок	Относительное участие видов, %					
	Сухостой	Валеж и пни по стадиям разложения				
		1	2	3	4	5
<i>Agaricales</i>	–	–	12,2	30,6	46,7	66,7
<i>Atheliales</i>	–	–	4,1	2,8	–	–
<i>Auriculariales</i>	12,5	25,0	2,0	–	–	–
<i>Boletales</i>	–	–	4,1	5,6	20,0	33,3
<i>Cantharellales</i>	–	–	–	2,8	–	–
<i>Dacrymycetales</i>	–	25,0	2,0	2,8	6,7	–
<i>Gloeophyllales</i>	–	–	4,1	–	–	–
<i>Helotiales</i>	–	–	–	2,8	6,7	–
<i>Hymenochaetales</i>	18,8	–	8,2	8,3	–	–
<i>Leotiales</i>	–	25,0	–	–	–	–
<i>Pezizales</i>	–	–	2,0	2,8	–	–
<i>Polyporales</i>	62,5	25,0	49,0	33,3	6,7	–
<i>Russulales</i>	–	–	10,2	5,6	13,3	–
<i>Xylariales</i>	6,3	–	2,0	2,8	–	–

Таблица 7. Показатели видового богатства и систематического разнообразия микобиот КДО различного типа и стадий разложения в еловых фитоценозах

Тип КДО и стадии разложения	Количество			Пропорции биоты		
	видов	родов	семейств	в/с	р/с	в/р
Сухостой	16	14	7	2,3	2,0	1,1
Валеж и пни по стадиям разложения:						
1	4	4	4	1,0	1,0	1,0
2	49	39	23	2,1	1,7	1,3
3	36	33	24	1,5	1,4	1,1
4	15	12	11	1,4	1,1	1,3
5	3	3	3	1,0	1,0	1,0

П р и м е ч а н и е: в/с – количество видов в семействе, р/с – количество родов в семействе, в/р – количество видов в роде.

Анализ трофической структуры деревообитающих макромицетов на КДО различного типа и стадий разложения показал, что процент участия видов, относящихся к факультативно-биотрофной группе, снижается по мере увеличения степени деструкции КДО, наибольшее участие видов данной трофической группы отмечено на сухостое. Факультативные ксилотрофы были представлены еловой губкой (*Phellinus chrysoloma*), найденной на свежем сухостое ели, и ложным трутовиком (*Phellinus igniarius*), который был отмечен на валеже 2-й стадии разложения осины и ольхи серой. Ксилотрофы, осуществляющие основную фазу деструкции древесины, преобладали на сухостое и 1–3 стадиях разложения. На КДО 4-й стадии разложения участие видов данной трофической группы было существенно

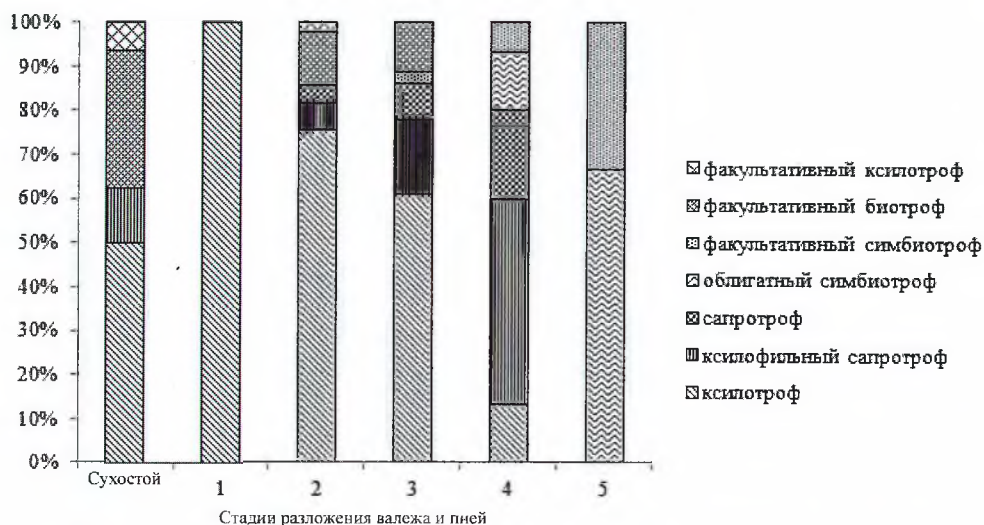


Рис. 2. Относительное участие видов деревообитающих макромицетов в разрезе трофических групп на КДО различного типа и стадий разложения в еловых фитоценозах

ниже, а на заключительной – 5-й стадии ксилотрофы отсутствовали. Со 2-й стадии разложения КДО характерно появление и последующее увеличение, вплоть до 4-й стадии, участия сапротрофных видов (сапротрофов и ксилофильных сапротрофов), а с 3-й стадии – факультативных симбиотрофов (*Gyromitra infula*). Грибы данной трофической группы (*Paxillus involutus*, *Tylopilus felleus*), а также облигатные симбиотрофы (*Amanita crocea*, *Cortinarius violaceus*, *Imleria badia*, *Lactarius thejogalus*) отмечены на КДО 4-й и 5-й стадий разложения (рис. 2).

Видовой состав деревообитающих макромицетов на КДО ели существенно отличался в зависимости от типа КДО и стадии их разложения: наибольшее сходство биот характерно для КДО 2-й и 3-й ($K_{sc} = 0,36$), 3-й и 4-й ($K_{sc} = 0,30$), сухостоя и 2-й ($K_{sc} = 0,25$) стадий разложения. Отсутствием общих видов с другими КДО характеризовалась микобиота КДО 5-й стадии разложения (табл. 8).

Таблица 8. Матрица сходства видового состава деревообитающих макромицетов на различных типах и стадиях разложения КДО ели в еловых фитоценозах

Стадия разложения	Значение K_{sc} по стадиям разложения					
	Сухостой	1	2	3	4	5
Сухостой	1	0	0,25	0,21	0	0
1	0	1	0,18	0	0	0
2	0,25	0,18	1	0,36	0	0
3	0,21	0	0,36	1	0,30	0
4	0	0	0	0,30	1	0
5	0	0	0	0	0	1

Примечание. K_{sc} – коэффициент Серенсена–Чекановского.

Таксономическая и трофическая структура микобиоты КДО в лесах дубовой формации. Биота деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО в малонарушенных дубравах, представлена 92 видами, относящимися к 68 родам, 40 семействам, 17 порядкам, 2 отделам. Ведущими по числу видов являются порядки *Agaricales* (29 видов) и *Polyporales* (22 вида), что составляет 55,4 % выявленного видового состава. Остальные порядки включают не более 10 видов. Наибольшей видовой насыщенностью характеризуются семейства *Polyporaceae* (8 видов) и *Mycenaceae* (8 видов) (табл. 9).

Т а б л и ц а 9. Таксономическая структура биоты деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО в дубовых фитоценозах

Порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
<i>Ascomycota</i> (9/10)	
<i>Helotiales</i> (4)	
<i>Chlorociboriaceae</i> (1)	<i>Chlorociboria</i> (1)
<i>Helotiaceae</i> (2)	<i>Ascocoryne</i> (1), <i>Bisporella</i> (1)
<i>Lachnaceae</i> (1)	<i>Neobulgaria</i> (1)
<i>Leotiales</i> (1)	
<i>Bulgariaceae</i> (1)	<i>Bulgaria</i> (1)
<i>Pezizales</i> (3)	
<i>Pezizaceae</i> (1)	<i>Peziza</i> (1)
<i>Pyrenomataceae</i> (1)	<i>Scutellinia</i> (1)
<i>Sarcosomataceae</i> (1)	<i>Urnula</i> (1)
<i>Xylariales</i> (2)	
<i>Xylariaceae</i> (2)	<i>Xylaria</i> (2)
<i>Basidiomycota</i> (59/82)	
<i>Agaricales</i> (29)	
<i>Agaricaceae</i> (2)	<i>Lycoperdon</i> (2)
<i>Cyphellaceae</i> (1)	<i>Chondrostereum</i> (1)
<i>Hymenogastraceae</i> (1)	<i>Galerina</i> (1)
<i>Mycenaceae</i> (8)	<i>Mycena</i> (6), <i>Panellus</i> (2)
<i>Omphalotaceae</i> (1)	<i>Marasmiellus</i> (1)
<i>Physalacriaceae</i> (2)	<i>Armillaria</i> (1), <i>Cylindrobasidium</i> (1)
<i>Pluteaceae</i> (2)	<i>Pluteus</i> (2)
<i>Psathyrellaceae</i> (2)	<i>Coprinellus</i> (2)
<i>Pterulaceae</i> (1)	<i>Radulomyces</i> (1)
<i>Schizophyllaceae</i> (1)	<i>Schizophyllum</i> (1)
<i>Strophariaceae</i> (7)	<i>Hypholoma</i> (3), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Pholiota</i> (3)
<i>Tricholomataceae</i> (1)	<i>Pseudoclitocybe</i> (1)
<i>Auriculariales</i> (1)	
<i>Auriculariaceae</i> (1)	<i>Exidia</i> (1)
<i>Boetales</i> (2)	
<i>Coniophoraceae</i> (1)	<i>Coniophora</i> (1)

Окончание табл. 9

Порядок, семейство (число родов/видов)	Род (число видов)
<i>Sclerodermataceae</i> (1)	<i>Scleroderma</i> (1)
<i>Cantharellales</i> (1)	
<i>Hydnaceae</i> (1)	<i>Sistotrema</i> (1)
<i>Dacrymycetales</i> (2)	
<i>Dacrymycetaceae</i> (2)	<i>Calocera</i> (1), <i>Dacrymyces</i> (1)
<i>Gloeophyllales</i> (1)	
<i>Gloeophyllaceae</i> (1)	<i>Gloeophyllum</i> (1)
<i>Hymenochaetales</i> (9)	
<i>Hymenochaetaceae</i> (5)	<i>Fomitiporia</i> (2), <i>Hymenochaete</i> (1), <i>Inocutis</i> (1), <i>Phellinus</i> (1)
<i>Schizoporaceae</i> (4)	<i>Basidioradulum</i> (1), <i>Hyphodontia</i> (2), <i>Xylodon</i> (1)
<i>Phallales</i> (1)	
<i>Phallaceae</i> (1)	<i>Mutinus</i> (1)
<i>Polyporales</i> (22)	
<i>Fomitopsidaceae</i> (6)	<i>Daedalea</i> (1), <i>Fomitopsis</i> (1), <i>Ischnoderma</i> (1), <i>Laetiporus</i> (1), <i>Postia</i> (1), <i>Rhodofomes</i> (1)
<i>Ganodermataceae</i> (2)	<i>Ganoderma</i> (2)
<i>Meruliaceae</i> (6)	<i>Bjerkandera</i> (1), <i>Hyphoderma</i> (1), <i>Peniophorella</i> (1), <i>Phlebia</i> (2), <i>Steccherinum</i> (1)
<i>Polyporaceae</i> (8)	<i>Cerrena</i> (1), <i>Daedaleopsis</i> (1), <i>Daedaleopsis</i> (1), <i>Fomes</i> (1), <i>Hapalopilus</i> (1), <i>Lentinus</i> (1), <i>Picipes</i> (1), <i>Trametes</i> (2)
<i>Russulales</i> (10)	
<i>Bondarzewiaceae</i> (1)	<i>Heterobasidion</i> (1)
<i>Hericiaceae</i> (2)	<i>Hericium</i> (2)
<i>Peniophoraceae</i> (2)	<i>Peniophora</i> (2)
<i>Stereaceae</i> (5)	<i>Stereum</i> (4), <i>Xylobolus</i> (1)
<i>Thelephorales</i> (2)	
<i>Thelephoraceae</i> (2)	<i>Thelephora</i> (1), <i>Tomentella</i> (1)
<i>Trechisporales</i> (1)	
<i>Hydnodontaceae</i> (1)	<i>Trechispora</i> (1)
<i>Tremellales</i> (1)	
<i>Tremellaceae</i> (1)	<i>Tremella</i> (1)

Выявленные виды отмечены на КДО 10 древесных пород: дуба (75 видов), граба (17 видов), клена (7 видов), ели (7 видов), березы (5 видов), ясеня (4 вида), осины (3 вида), липы (2 вида), ольхи черной (2 вида) и лещины (2 вида).

Таксономическая структура деревообитающих макромицетов значительно отличалась на КДО различного типа (сухостой или валеж) и стадий разложения и характеризовалась уменьшением участия видов порядка *Polyporales* и увеличением участия видов порядков *Agaricales* по мере разложения КДО (табл. 10).

Наибольшей видовой насыщенностью и систематическим разнообразием характеризуются микобиоты КДО 3-й и 2-й стадий разложения, на которых выявлено 52 и 51 видов деревообитающих макромицетов соответственно. Наименьшее число видов отмечено на КДО крайних стадий разложения: 8 видов на КДО 1-й и 10 видов на КДО 5-й стадий разложения (табл. 11).

Таблица 10. Относительное участие видов деревообитающих макромицетов в разрезе порядков на КДО различного типа и стадий разложения в дубовых фитоценозах

Порядок	Относительное участие видов, %					
	Сухостой	Валеж и пни по стадиям разложения				
		1	2	3	4	5
<i>Agaricales</i>	33,3	12,5	26,9	35,3	22,2	70,0
<i>Auriculariales</i>	8,3	—	1,9	—	—	—
<i>Boletales</i>	—	—	—	—	5,6	—
<i>Cantharellales</i>	—	—	—	2,0	—	—
<i>Dacrymycetales</i>	—	—	1,9	3,9	5,6	—
<i>Gloeophyllales</i>	—	—	—	2,0	—	—
<i>Helotiales</i>	—	—	3,8	7,8	11,1	10,0
<i>Hymenochaetales</i>	8,3	25,0	11,5	11,8	8,3	—
<i>Leotiales</i>	—	12,5	1,9	—	—	—
<i>Pezizales</i>	—	—	1,9	2,0	2,8	—
<i>Phallales</i>	—	—	—	—	—	10,0
<i>Polyporales</i>	50,0	37,5	32,7	23,5	16,7	—
<i>Russulales</i>	—	12,5	13,5	7,8	11,1	—
<i>Thelephorales</i>	—	—	—	—	5,6	10,0
<i>Trechisporales</i>	—	—	—	—	2,8	—
<i>Tremellales</i>	—	—	1,9	—	2,8	—
<i>Xylariales</i>	—	—	1,9	3,9	5,6	—

Таблица 11. Показатели видового богатства и систематического разнообразия микобиот КДО различного типа и стадий разложения в дубовых фитоценозах

Тип КДО и стадии разложения	Число			Пропорции биоты		
	видов	родов	семейств	в/с	р/с	в/р
Сухостой	12	12	8	1,5	1,5	1,0
Валеж и пни по стадиям разложения:						
1	8	8	6	1,3	1,3	1,0
2	52	44	25	2,1	1,8	1,2
3	51	41	25	2,0	1,6	1,2
4	36	31	22	1,6	1,4	1,2
5	10	6	6	1,7	1,0	1,7

Примечание: в/с – количество видов в семействе, р/с – количество родов в семействе, в/р – количество видов в роде.

Анализ трофической структуры деревообитающих макромицетов на КДО различного типа и стадий разложения показал, что процент участия видов, относящихся к факультативно-биотрофной группе, снижается со 2-й стадии по мере дальнейшего увеличения степени деструкции КДО. Наибольшее участие видов данной трофической группы характерно для сухостоя. Ксилотрофы, осуществляющие основную фазу деструкции древесины, доминировали (более 50 % видов)

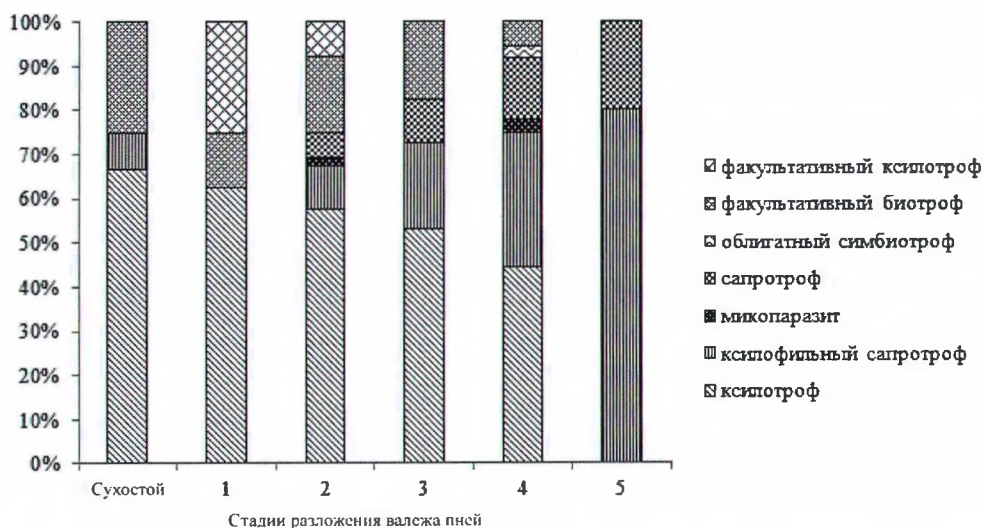


Рис. 3. Относительное участие видов деревообитающих макромицетов в разрезе трофических групп на КДО различного типа и стадий разложения в дубовых фитоценозах

на сухостое и КДО 1–3-й стадий разложения. К 4-й стадии разложения КДО участие видов данной трофической группы снижалось, а на заключительной – 5-й стадии ксилотрофные грибы отсутствовали. Почти синхронное увеличение представленности в видовом составе деревообитающей микобиоты в процессе разложения КДО характерно для ксилофильных сапротрофов и сапротрофов, которые достигали наибольшего участия на КДО 5-й стадии разложения. Микоризообразователи были представлены единственным облигатным симбиотрофом – *Scleroderma citrinum*, отмеченным только на 4-й стадии разложения (рис. 3).

Также как в случае с КДО сосны и ели, сходство микобиот было сравнительно выше для КДО 2-й и 3-й ($K_{\text{с}} = 0,67$), а также 3-й и 4-й ($K_{\text{с}} = 0,55$) стадий разложения. Видовой состав грибов, выявленных на сухостое, наибольшее сходство имел с микобиотой КДО 2-й стадии разложения КДО ($K_{\text{с}} = 0,55$) (табл. 12).

Т а б л и ц а 12. Матрица сходства видового состава деревообитающих макромицетов на различных типах и стадиях разложения КДО дуба в дубовых фитоценозах

Стадия разложения	Значение $K_{\text{с}}$ по стадиям разложения					
	Сухой	1	2	3	4	5
Сухой	1	0,21	0,31	0,19	0,04	0
1	0,21	1	0,25	0,16	0,09	0
2	0,31	0,25	1	0,67	0,37	0,07
3	0,19	0,16	0,67	1	0,55	0,12
4	0,04	0,09	0,37	0,55	1	0,33
5	0	0	0,07	0,12	0,33	1

П р и м е ч а н и е. $K_{\text{с}}$ – коэффициент Серенсена–Чекановского.

Заключение. По результатам структурного анализа микобиоты КДО различного типа и стадий разложения в малонарушенных лесах сосновой, еловой и дубовой формаций установлено, что изменение таксономической структуры деревообитающих макромицетов по мере продвижения процесса деструкции КДО в естественных условиях направлено в сторону сокращения участия видов порядка *Polyporales* и увеличения участия видов порядка *Agaricales*.

Трофическая структура деревообитающих макромицетов, выявленных на КДО, представлена трофическими группами: факультативными ксилотрофами, факультативными биотрофами, ксилотрофами, ксилофильными сапротрофами, сапротрофами, облигатными и факультативными симбиотрофами и микопаразитами. Ее изменение по мере продвижения процесса деструкции КДО в естественных условиях направлено в сторону увеличения участия сапротрофных и симбиотрофных видов и уменьшения участия ксилотрофов и видов, способных проявлять биотрофные свойства (факультативные биотрофы и факультативные ксилотрофы).

Видовой состав деревообитающих макромицетов на КДО различных стадий разложения даже в пределах одной древесной породы характеризуются низким сходством, которое уменьшается по мере увеличения различий в степени деструкции КДО, что позволяет сделать вывод о микоценотической ценности КДО всех стадий разложения для поддержания и сохранения биологического разнообразия топически и трофически связанных с ними видов грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (гранты Б10М-107, Б15М-039).

Литература

1. Жданович С. А., Пугачевский А. В. // Ботаника (исследования): Сб. науч. тр. 2009. Вып. 37. С. 190–198.
2. Bader P., Jansson S., Jonsson B. G. // Biological Conservation. 1995. Vol. 72. P. 355–362.
3. Křiffler N., Lovas P. S., Senn-Irlet B. // Mycologia Balcanica. 2004. Vol. 1. P. 129–134.
4. Nordén B. et al. // Biological Conservation. 2004. Vol. 117. P. 1–10.
5. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. – 231 с.
6. Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М., 1967. – 274 с.
7. Шубин В. И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. – 136 с.
8. Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. – 326 с.
9. Lange M. // Persoonia. 1992. Vol. 14. P. 449–456.
10. Sippola A.-L., Renvall P. // Forest Ecology and Management. 1999. Vol. 115. P. 183–201.
11. Стороженко В. Г. Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. Тула, 2012. – 192 с.
12. Жданович С. А. // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2015. № 2–3. С. 35–40.
13. Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В. и др. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов Русской равнины. М., 2014. – 195 с.
14. Устойчивое лесопользование и лесопользование. Санитарные правила в лесах Республики Беларусь: ТКП 026-2006 (02080). – Введ. 01.07.2006. – Минск: Министерство лесного хозяйства, 2006. – 40 с.

15. Пугачевский А. В., Жданович С. А. // Тр. БГТУ. Сер. I. Лесн. хоз-во. 2007. Вып. 15. С. 366–370.
16. Стороженко В. Г. // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
17. Index Fungorum [Electronic resource]. – Mode of access: <http://www.indexfungorum.org>. – Date of access: 06.06.2016.
18. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: учеб. пособие. Л., 1984. – 288 с.

S. A. ZHDANOVICH

STRUCTURAL ANALYSIS OF THE BIOTA OF WOOD-INHABITING MACROFUNGI ON COARSE WOODY DEBRIS IN THE NEAR-NATURAL BELARUSIAN FORESTS

Summary

The taxonomic and trophic structure of the biota of wood-inhabiting macrofungi on coarse woody debris (CWD) in near-natural pine, spruce and oak forests were studied. The indicators of species richness and systematic diversity of mycobiota for CWD of various types and decay stages were determined and the similarity of the species composition of wood-inhabiting macrofungi for pine, spruce and oak CWD of different types and decay stages has been analyzed.