

УДК 630*16:582.28

ГРИБНЫЕ КОНСОРТЫ В ФОРМИРОВАНИИ СТРУКТУР ЛЕСОВ*

В.Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН

Рассмотрено значение грибной биоты, в частности ее дереворазрушающего комплекса, в генезисе лесных сообществ. Описаны функциональные особенности групп грибов биотрофных и сапротрофных комплексов, закономерности их поведения в динамике коренных эволюционно развивающихся лесов, на основе которых выявлены причины возникновения очагового распространения некоторых видов.

Ключевые слова: грибная биота, дереворазрушающий комплекс, лесные сообщества, эволюционно развивающиеся леса.

Введение. В эволюционном развитии биосферы наряду с процессами формирования структур автотрофов, накапливающих биомассу, формировались и структуры гетеротрофов, ее разлагающих. Изначально интенсивности данных процессов по скорости накопления и объемам биомассы должны были уравниваться. Наиболее важными механизмами, отвечающими за сохранение этого баланса, являются конкурентная борьба автотрофов за энергетические ресурсы и почвенное питание и деятельность гетеротрофных организмов, способствующая ослаблению, отпаду и разложению отмершей биомассы автотрофов. Среди гетеротрофов наиболее значительное место по числу видов, способности изменять пищевые специализации, всеобъемлющему проникновению в структуры растительных сообществ и способности утилизировать биомассу занимают грибные организмы. Неслучайно основатель учения о лесной биогеоценологии В.Н. Сукачев [7] в структуре лесного биогеоценоза отводил им равноправное с фитоценозом место.

В свою очередь среди огромного числа видов царства грибов выделяется одна обширная группа видов, напрямую ответственная за разложение биомассы, – дереворазрушающие грибы. Необходимо отметить, что в ослаблении автотрофов активное участие принимают также грибы, вызывающие пора-

жение ассимиляционного аппарата и возникновение раковых болезней деревьев. Объектом нашего внимания являются грибы дереворазрушающего комплекса.

Грибная дереворазрушающая биота лесных сообществ включает в себя два крупных комплекса грибов, в основном относящихся к классу Basidiomycetes, порядкам Aphyllophorales, Polyporales и Agaricales [2]. По типу питания их можно разделить на факультативные сапрофиты (виды, обладающие явно выраженными паразитическими свойствами, но способные проявлять и сапрофитические свойства) под объединяющим названием «биотрофы» (от греческого *bios* – жизнь), факультативные паразиты (виды, обладающие явно выраженными сапрофитическими свойствами, но способные проявлять и паразитические свойства) и сапрофиты (виды, способные поселяться только на отмершей древесине, облигатные сапрофиты) под объединяющим названием «ксилотрофы» (от греч. *xylós* – срубленное дерево, мертвая древесина).

Основная стратегическая, определенная эволюционным развитием биосферы функция дереворазрушающих грибов состоит в разложении биомассы автотрофов на разных этапах генезиса лесных сообществ. Эта гиперфункция имеет воплощение во множестве более частных стратегических задач, которые можно рассматривать как функциональные возможности видов и сообществ грибов. К их числу можно отнести три основных функциональных качества:

* Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ 09-04-00216-а и программы АН РАН «Биологическое разнообразие».

1) способность изменять количественные параметры группировок грибов, т.е. в определенных условиях увеличивать (или сокращать) число видов и объем биомассы грибов по отношению к объему биомассы фитocenозов;

2) способность изменять свой качественный состав, т.е. менять соотношение видов грибов, обладающих различными свойствами;

3) способность изменять характер взаимоотношений с автотрофами, т.е. менять патогенность и агрессивность по отношению к другим организмам для изменения структур биогеоценозов.

Перечисленные качества всегда проявляются в единстве и составляют тот механизм саморегуляции лесных сообществ, который участвует в формировании оптимальных структур биогеоценозов в их эволюционном стремлении к устойчивому состоянию. Механизм саморегуляции выражается в ряде закономерностей, обеспечивающих это стремление.

Прежде всего необходимо представлять, что именно благодаря огромному разнообразию видов дереворазрушающих грибов с различной пищевой специализацией, составляющих грибные комплексы лесов, и возможности менять пищевую специализацию в зависимости от состояния субстрата грибы этой группы способны в значительной степени влиять на структуру древостоев и поэтому могут рассматриваться как один из механизмов их регуляции.

Все механизмы регуляции структур и функций лесных сообществ, в т.ч. и комплексов дереворазрушающих грибов, имеют одинаково направленный вектор развития, который выражается в сукцессионном движении сообщества к состоянию баланса всех его консортов и консортивных взаимоотношений. Следовательно, можно заключить, что грибное сообщество в составе дереворазрушающего комплекса лесной экосистемы постоянно и безальтернативно через функцию деструкции и другие виды связей с организмами биогеоценоза и внутри микоценоза участвует в процессах оптимизации ценотических структур лесных сообществ.

Так же, как мы имеем возможность фиксировать изменения в структурах фитocenозов в сукцессионном ряду, вполне возможно фиксировать изменения и в структурах микоценозов и, следовательно, представить сукцессионный ряд грибов дереворазрушающего комплекса. Но это уже тема для особого исследования. Отметим лишь, что изменения в структурах микоценозов в сукцессионном ряду развития биогеоценозов не являются случайными, они закономерны и во многом связаны с динамикой лесных сообществ. Понятно, что эволюционно сформированные закономерности необходимо изучать в лесах, не затронутых ни биотическими, ни абиотическими факторами дестабилизации структур, в коренных разновозрастных, желательнее девственных биогеоценозах, близких к климаксовым фазам динамики. Именно такие леса были долгое время в сфере нашего внимания.

Цель исследования. Изучение роли грибной дереворазрушающей биоты в формировании структур коренных разновозрастных лесов.

Материалы и методы. Исследования проводились в коренных лесах всех зон растительности на Русской равнине – от лесостепи до северной подзоны тайги. На постоянных и временных пробных площадях (около 500 п.п.) проводился цикл работ, включающий сплошное бурение деревьев для определения возрастов и присутствия гнилей, определение состояния деревьев для изучения динамики ослабления деревьев и формирования текущего древесного опада [3], картирование расположения деревьев для описания горизонтальных структур древостоев, определение количества валежа и распределения его по стадиям разложения [4, 6], анализ возобновительных структур, определение видов грибов-биотрофов, поражающих живые деревья, и ксилотрофов, разлагающих валеж [1, 2, 9].

Полученные сведения позволяют определить структуру и сукцессионное положение биогеоценозов, динамику ослабления деревьев и древостоев, описать процессы накопления и разложения древесного опада, изучить видовой состав и встречаемость дереворазрушающих грибов и их участие в формировании биогеоценозов.

Результаты и обсуждение. Эволюционное развитие лесного сообщества в определенном экотопе может включать в себя различные фазы – от самых простых одновозрастных до самых сложных разновозрастных климаксовых. В любой из периодов сукцессии лесного сообщества микоценоз, а в его составе грибы дереворазрушающего комплекса имеют вполне определенные характеристики, закономерно изменяющиеся по видовым, числовым и объемным параметрам. Важнейшие из этих закономерностей определены ниже.

1. В коренных разновозрастных лесах всех зон растительности (от лесостепи до подзоны северной тайги), формационного состава (как лиственных, так и хвойных) общие уровни поражения древостоев грибами биотрофного комплекса имеют вполне определенные величины, зависящие от динамических показателей лесного сообщества. Величины этих показателей в соизмерении с зональным положением лесов, их динамическими характеристиками имеют некоторые колебания, но вполне сравнимы.

2. В коренных лесах видовой состав грибов дереворазрушающего биотрофного комплекса сбалансирован по соотношению видов различной пищевой специализации. Для всех лесов климаксовых и близких к ним фаз динамики общей закономерностью качественных характеристик комплексов биотрофных дереворазрушающих грибов явилось стремление к балансу возбудителей, вызывающих различные типы гнилевого поражения автотрофов (деструктивные и коррозионные гнили), т.е. к 1. В количественном выражении величины поражения древостоев грибами биотрофного комплекса составляют для сбалансированных лесов лиственных и хвойных формаций от 20 до 30 % от числа деревьев. С продвижением в динамических показателях биогеоценозов в область демултации величины поражения лиственных древостоев составляют в среднем 10–15 %. С углублением в фазу дигрессии возрастает не только количество деревьев с присутствием деструктивных гнилей, но и общий видовой состав различных биотрофных дереворазрушающих грибов, во многих случаях с преоб-

ладанием возбудителей, вызывающих деструктивные гнили; общие величины пораженности древостоев возрастают с 30 до 45 %, причем в первых возрастных поколениях эта величина может достигать 60–80 %. Таким образом, для сохранения баланса в позиции структурного строения лесного сообщества ему необходимо иметь состав грибов-биотрофов и объемы поражения ими древостоев в означенных выше величинах.

3. В коренных разновозрастных лесах независимо от величины общего поражения древостоя деревья, пораженные дереворазрушающими биотрофными грибами, относительно равномерно распределяются по площади сообщества, что обуславливает равномерную смену поколений на всем его пространстве. Очагового поражения деревьев и активизации распространения какого-то одного вида биотрофа в таких лесах нет. Виды биотрофов, обладающих способностью к увеличению патогенности и агрессивности и, как результат, к очаговому распространению, не могут использовать эту способность и присутствуют в биогеоценозе как рядовые биотрофы, находясь в составе других дереворазрушителей биотрофного поля биогеоценоза.

4. В коренных разновозрастных лесах воздействие ослабляющих факторов, выраженное в относительных величинах числа деревьев в категориях состояния, имеет определенные числовые характеристики, соответствующие условиям сбалансированного лесного сообщества. Эти характеристики в древостоях различных зон растительности и коренных формаций имеют близкие показатели. В лесах лиственных, смешанных с дубом формациях количество деревьев в категориях состояния в большой степени зависит от доли участия в древостое дуба, особенно старших возрастов: чем больше эта доля, тем более ослаблен в средних показателях древостой.

5. В коренных разновозрастных древостоях с увеличением возраста деревьев от последнего поколения к первому участие дереворазрушающих грибов в ослаблении деревьев, формировании текущего древесного опада и далее валежа все более возрастает, что приводит, во-первых, к усыханию деревьев и накоплению текущего древесного опада и,

во-вторых, к вывалам и образованию валежа. Величины гнилевого поражения как в числовом, так и в объемном выражении от последних поколений к первым могут увеличиваться до 10 раз, что, конечно, сказывается на значительном снижении механических свойств древесины деревьев и образовании древесного отпада.

6. В общем процессе баланса накопления и разложения биомассы «дозировка» разлагаемой биомассы древостоев фитоценоза, т.е. объемов древесного отпада, соответствует динамическим структурным показателям древостоев с наиболее оптимальными значениями в фазе климакса. В идеальном гипотетическом долготекущем климаксе объемы валежа по стадиям разложения должны быть одинаковы. В естественных условиях идеального долготекущего климакса не бывает, тем более в структурах древесного отпада, и объемы структур древесного отпада при отсутствии дестабилизирующих эндогенных факторов в различных фазах динамики могут различаться в десятки раз.

7. Одним из основных процессов, участвующих в поддержании баланса биомассы и энергии в лесных сообществах, является процесс разложения древесного отпада в определенных количествах за определенное время, который осуществляется грибами ксилотрофного комплекса. Нами для лесов хвойных формаций составлена первая шкала стадий разложения древесного отпада, основанная на визуальной оценке состояния датированных по времени образования валежных стволов [4, 6], которая впоследствии верифицирована рядом авторов с использованием методики по потере веса образцами [8]. Ориентировочные показатели периодов разложения древесного отпада для лиственных пород также опубликованы ранее [5].

8. Многие виды дереворазрушающих грибов из состава биотрофов при переходе пораженных ими деревьев из структуры фитоценоза в структуру древесного отпада еще долгое время способны участвовать в разложении уже отмершего организма. В составе ксилотрофного комплекса присутствует большая группа видов, проявляющих антагонистические свойства разной степени активно-

сти к патогенным видам биотрофов, в определенной степени осуществляющих контроль за их распространением по площади лесных сообществ в микогоризонтах подстилочного, корневого, комлевого и стволового слоев микоценоза.

В целом сложный по видовому составу и пищевой специализации отдельных видов грибов микоценоз лесов соответствует динамическим характеристикам биогеоценозов, имеет вполне определенную структуру и иерархическую подчиненность видов, осуществляя контроль за текущим отпадом нужного количества деревьев из состава древостоя и поддерживая баланс накапливаемой и разлагаемой биомассы лесных сообществ.

Заключение. Подводя итог приведенным выше позициям участия грибных консортов в формировании структур естественных коренных лесов, можно сказать, что в коренных разновозрастных лесах, развивающихся эволюционным путем без заметного вмешательства эндогенных факторов разрушения их структур, процессы ослабления деревьев фитоценоза, отмирания их определенной части, перевода их в сухостой и валеж, накопления определенных объемов сухостоя и валежа, разложения древесного отпада и перехода его в категорию верхних слоев почвы составляют единый, сбалансированный с процессами накопления биомассы автотрофами механизм функционирования лесного сообщества.

В лесах с измененными структурами фитоценозов грибной биотрофный «механизм» формирования структур лесов начинает действовать по следующей схеме:

1. В коренных и условно-коренных лесах с нарушенными по разным причинам структурами фитоценозов в большей степени устойчивостью древостоев и деревьев связывается с социальными отношениями внутри биогеоценоза и индивидуальным иммунитетом деревьев к различного рода факторам ослабления: хозяйственным воздействиям, грибам, энтомовам, рекреантам, поллютантам и т.д. В таких лесах, как правило, действуют те же законы участия грибов в достижении баланса прихода и расхода биомассы, что и в лесах естественного эволюционного формирования.

2. В лесах искусственного происхождения, создаваемых в коренных для породы условиях, но по регулярным схемам монопосадок, грибной дереворазрушающий комплекс, выполняя возложенную на него эволюцией задачу переформировывания неустойчивых структур в устойчивые, во многих случаях активизирует виды грибов, обладающих выраженными паразитическими свойствами, из группы факультативных сапротрофов. Эти виды стремительно наращивают свою агрессивность и патогенность, увеличивают масштабы присутствия в древостоях, как правило, в форме куртинного поражения и усыхания деревьев. Этот тип поражения приводит к образованию окон в горизонтальной структуре древостоев и постепенному формированию разновозрастного насаждения. Коренной эдификатор, как правило, сохраняется.

3. В монокультурах, создаваемых в некоренных условиях роста главной породы, тем более на площадях, вышедших из-под сельхозпользования, в большинстве случаев возникают очаги распространения какого-либо одного вида дереворазрушающих грибов (в редких случаях двух видов), способных привести к полному расстройству насаждений. Грибные консорты в этом случае вы-

ступают как механизм, способствующий полной замене абсолютно неустойчивого сообщества. На площади такого леса либо остаются иммуноустойчивые экземпляры посаженной породы, либо происходит полная смена эдификатора, во многих случаях даже не лесным биогеоценозом.

1. *Бондарцев А. С.* Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М. ; Л. : Наука, 1954. 1103 с.

2. *Бондарцева М. А.* Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. СПб. : Наука, 1998. Вып. 2. 391 с.

3. Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М., 1998. 18 с.

4. *Стороженко В. Г.* Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

5. *Стороженко В. Г.* Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон // Лесоведение. 2001. № 1. С. 49–53.

6. *Стороженко В. Г.* Устойчивые лесные сообщества. М. : Гриф и К, 2007. 190 с.

7. *Сукачев В. Н.* Избранные труды : в 3 т. Л. : Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

8. *Шорохова Е. В., Шорохов А. А.* Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

9. *Niemela T.* Käävät. Helsinki, 2005.

FUNGAL CONSORTS IN THE FORMATION OF FORESTS

V.G. Storozhenko

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (ILAN)

The author examined the significance of fungi biota, and in particular its wood-destroying complex in the genesis of forest communities. He also described functional specifics of biotrophic and saprotrophic complexes' fungi. The article depicts the patterns of their behavior in the dynamics of evolutionary developing indigenous forests. Those patterns serve the basis that determines the cause of focal expansion of some species.

Keywords: fungi biota, wood-destroying complex, forest communities, developing indigenous forests.