

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 630*182.22*182.49
DOI 10.23648/UMBJ.2017.25.5256

ГРИБНАЯ БИОТРОФНАЯ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩАЯ БИОТА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

В.Г. Стороженко

ФГБУН «Институт лесоведения РАН»,
с. Успенское Одинцовского района Московской области, Россия

e-mail: lesoved@mail.ru

Цель работы – обосновать значение и роль грибной дереворазрушающей биоты в коэволюционной динамике развития лесов, обозначить важнейшие закономерности их поведения в лесных сообществах.

Материалы и методы. Объектами исследований явились коренные девственные леса еловых формаций на всем ареале произрастания коренных ельников в зоне тайги на Русской равнине.

Результаты. Определены основные критерии структурного строения фито- и микоценозов устойчивых эволюционно сформированных лесов. Для фитоценозов определены соответствие лесного сообщества коренному экотопу; оптимальная структура породного состава древостоя по всем лесоводственным показателям; сложность возрастного (разновозрастность в возрастных поколениях) и горизонтального (мозаичность размещения деревьев, относящихся к разным возрастным поколениям) строения; оптимальное количество и состав естественного возобновления коренных и сопутствующих пород; оптимальное присутствие древесного опада разных стадий разложения. Для дереворазрушающих биотрофных грибов – определенный состав грибов (количественное и видовое разнообразие грибов разной пищевой специализации), который связан с динамическими фазами развития биогеоценозов и их экологическими условиями роста; закономерность постепенного возрастания величин пораженности деревьев в возрастных поколениях и в динамике сукцессионного процесса; развитый ксилотрофный комплекс грибов, обеспечивающий разложение древесного опада в сроки, согласованные с накоплением биомассы фитоценозом; изменение поведения биотрофных грибов вплоть до их массового очагового распространения при изменении структур фитоценозов. При любом изменении законов формирования лесов, выработанных тысячелетиями, дереворазрушающие грибы запрограммированы эволюцией на корректировку структур фитоценозов для достижения баланса прирастающей и разлагаемой биомассы, а следовательно – устойчивости лесов.

Ключевые слова: лесные сообщества, дереворазрушающие грибы, структура лесов, баланс биомассы.

Введение. Вся история развития биосферы, в т.ч. и развития лесных экосистем, – это история непрерывного совершенствования социальных отношений в пределах самих сообществ, во-первых, через жесточайшую борьбу между организмами, составляющими сообщество, во-вторых, через противодействие постоянно возникающим факторам дестабилизации структур эндогенного воздействия. В этой истории в результате многотысячелетней эволюции в лесных сообществах между

слагающими их организмами или группами организмов (консортами) сформировались отношения (консортивные связи), закрепившиеся в генетических кодах организмов, ценозов и сообществ в целом, которые в наших оценках определяются как закономерности поведения тех или иных консортов.

Еще в конце XIX в. Василий Васильевич Докучаев [1], обсуждая величие сделанных в XIX в. открытий в области естествознания («век натуралистов»), обозначил «важный

недочет» и отмечал, что изучались отдельные «тела» – минералы, породы, растения и животные, отдельные «стихии» – огонь, вода, земля, воздух, «но не их соотношения, не та генетическая вековечная и всегда закономерная связь, какая существует между силами, телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительными, животными и минеральными царствами с одной стороны и человеком, его бытом и даже духовным миром – с другой».

Прошло более века, но в отношении консортов лесных сообществ замечание великого ученого и по сей день актуально. Можно признать, что общие эволюционно выработанные закономерности поведения грибного консорта в генезисе лесных сообществ только начинают изучаться и далеко не всегда и всеми воспринимаются как часть общего развития лесов.

Цель исследования. Экспериментально доказать тот факт, что поведение этой группы консортов, а в нашем случае консорта биотрофных дереворазрушающих грибов (БДГ), в коренных лесах эволюционного формирования, разновозрастных девственных сообществах на всем пространстве лесной зоны Русской равнины как части глобального лесного покрова коренных лесов планеты подчинено единому закону оптимального присутствия в динамике развития лесных сообществ [2, 3].

Материалы и методы. В настоящем сообщении мы обозначим важнейшие выработанные эволюцией закономерности поведения консорта БДГ в лесных сообществах в основном монодоминантных таежных лесов еловых формаций.

Объектами исследований явились коренные девственные леса еловых формаций на всем протяжении произрастания коренных ельников в зоне тайги на Русской равнине. В разные периоды исследований по единой методике закладывались пробные площади, изучались структуры древостоев и комплексов БДГ. В подзоне северной тайги изучались ельники в Кандалакшском лесхозе Мурманской области, национальном парке «Паанаярви» в Карелии, национальном парке «Югыд-Ва» в Коми, в Ломовском лесхозе Архангель-

ской области. В подзоне средней тайги изучались ельники национального парка «Водлозерский» (южная часть), резервата «Вепский лес» в Ленинградской области, в Печоро-Илычском заповеднике в Коми. В подзоне южной тайги – ельники заповедника «Кологривский лес» в Костромской области, Центрально-лесного государственного биосферного заповедника в Тверской области. Для изучения принимались в основном наиболее производительные и распространенные типы леса различных фаз динамики – демулационные, дигрессивные, климаксовые [4]. На пробных площадях проводился цикл исследований, включавший отбивку площади; сплошной пересчет деревьев по диаметрам, категориям состояния (приказ Минприроды России от 24.12.2013 «Правила санитарной безопасности в лесах»); подеревное бурение у шейки корня с определением возраста дерева по кернам, фиксацией присутствия гнили, ее диаметра, типа, стадии развития для определения степени пораженности древостоев БДГ; картирование деревьев на площади пробы, пересчет возобновления всех пород по грациям высот от 0,5 до диаметра начала учета древесного полога. Видовой состав грибов определялся по характерным признакам гнили, плодовым телам грибов и с применением методики чистых культур. На площади проб учитывался весь валеж с определением его диаметра, стадии разложения [5] и картированием на площади пробы.

Таким образом, получены сведения, позволившие описать структуры древесного полога ельников, динамические характеристики биогеоценозов, состав и структуру естественного возобновления, показатели гнилевого поражения древостоев, типы и развитие гнилей, видовой состав БДГ, поражающих живые деревья древостоев, характеристики состояния деревьев, величины и объемы древесного отпада, связанные с динамикой сукцессионного развития лесных сообществ.

Результаты и обсуждения. Прежде всего, необходимо ясно обозначить тот факт, что грибы как гетеротрофный консорт встроены в структуру фитоценоза и все закономерности его формирования связаны с закономерностями формирования структур автотрофов

леса. Из этого бесспорного положения следует то, что в первую очередь необходимо обозначить основные закономерности структурного строения фитоценозов коренных эволюционно развивающихся лесов. Именно в коренных разновозрастных лесах в тысячелетней эволюционной временной ретроспективе выработаны закономерности коадаптационного развития всех консортов лесных сообществ, как автотрофов, в т.ч. структур древесной части фитоценоза, так и гетеротрофов, в т.ч. структур БДГ. Принимая это положение как базовое, мы рассматриваем в первую очередь основные критерии структурного строения фитоценозов устойчивых, «выработанных» [6], эволюционно сформированных лесов и на их основе обозначаем закономерности структурного строения консорта БДГ.

Критерии, определяющие строение фитоценозов коренных устойчивых эволюционно сформированных девственных лесов:

1. Соответствие фитоценоза условиям произрастания, коренному экотопу.

2. Оптимальная структура породного состава фитоценоза, в т.ч. его древесного полога, по всем биогоризонтам лесного биогеоценоза в различных фазах динамики лесных сообществ.

3. Сложность структурного строения фитоценоза, в т.ч. его древесного полога, по грациям его разновозрастности, состава и соизмеримости объемных показателей деревьев в возрастных поколениях.

4. Сложность горизонтального строения фитоценоза по критериям мозаичности размещения деревьев, относящихся к разным возрастным поколениям в определенных фазах динамики лесного сообщества.

5. Оптимальное по составу пород и численности количество естественного возобновления коренных и сопутствующих пород, связанное с фазой динамики лесного сообщества.

6. Обязательное присутствие оптимального по количеству и стадиям разложения древесного опада, также связанное с фазой динамики лесного сообщества.

Перечисленные критерии составляют основу устойчивого функционирования разно-

возрастных лесов коренных формаций лесной зоны на Русской равнине [6–8].

Более подробно рассмотрим параметры структурного строения консорта БДГ. По шкале пищевой специализации грибов, принятой в фитопатологии и микологии, в большинстве своем эти грибы относятся к факультативным сапротрофам, предпочитающим использовать для поселения и питания живой субстрат, но способным при определенных условиях продолжать функционировать на отмершем организме.

Закономерности структурного строения консорта БДГ лесов эволюционного формирования:

1. В монодоминантных девственных таежных лесах основных коренных формаций (еловых и сосновых) эволюционно обусловленные величины биотрофного поражения древостоев прежде всего связаны с динамическими фазами развития биогеоценозов и их экологическими условиями роста. В табл. 1 приведены средние величины параметров гнилевого поражения коренных ельников, вызванного развитием в стволах деревьев БДГ.

Такие величины пораженности древостоев характерны для коренных эволюционно сформированных монодоминантных таежных лесов в основном еловых формаций. Сосновые леса в динамических фазах климакса и демутации имеют несколько меньшие величины поражения.

В зонах лиственных лесов и лесостепи коренных климаксовых лесных сообществ практически нет. В них господствуют леса полидоминантных структур.

Полидоминантные коренные лиственные леса подвержены значительным колебаниям по градиенту породного состава и пораженности их дереворазрушающими грибами, показатели которой могут колебаться в значительных пределах и связаны с возрастом и структурой древостоев.

Следующая позиция в ряду закономерностей поведения БДГ характеризует биотрофный комплекс устойчивых лесов, как монодоминантных таежных, так и полидоминантных лиственных.

Таблица 1

**Средние величины пораженности естественно сформированных
коренных еловых биогеоценозов**

Показатели	Пораженность древостоев по фазам динамики											
	Климакс				Демутация				Дигрессия			
Статистики	X	m _x	σ	m _σ	X	m _x	σ	m _σ	X	m _x	σ	m _σ
Среднее значение	23	1,6	6,4	1,3	15	1,5	6,4	1,1	35	2,4	10,2	1,7

2. На всех этапах сукцессионного развития лесного сообщества состав дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса имеет закономерно определенные параметры как по количественному, так и по видовому разнообразию грибов. То есть, находясь в лесу конкретной лесной формации и фазы динамики развития, всегда можно предсказать набор видов грибов биотрофного комплекса, вызывающий поражение древостоев, и величины этого поражения [3, 9, 10].

3. Всеобъемлющая для лесов любых формаций закономерность постепенного возрастания средних величин пораженности деревьев в возрастных поколениях с увеличением от единичного в последних поколениях до 40–80 % к первым поколениям. Эта закономерность обеспечивает оптимальный по

количеству и объемам деревьев текущий древесный отпад и валеж в каждой фазе динамики развития лесного сообщества. Имеется два варианта закономерности (рис. 1): вариант А – пораженность конкретного разновозрастного коренного девственного биогеоценоза в пределах возрастных поколений древостоя; вариант Б – пораженность лесного сообщества в процессе сукцессионного развития от нулевого состояния (сплошной ветровал или бурелом, сплошная вырубка и т.д.) до фазы климакса.

Представленные варианты поражения характерны для лесов практически всех формаций и в динамике древостоев теснейшим образом связаны с процессами формирования их разновозрастной структуры, образованием древесного отпада и в целом устойчивости лесного сообщества.

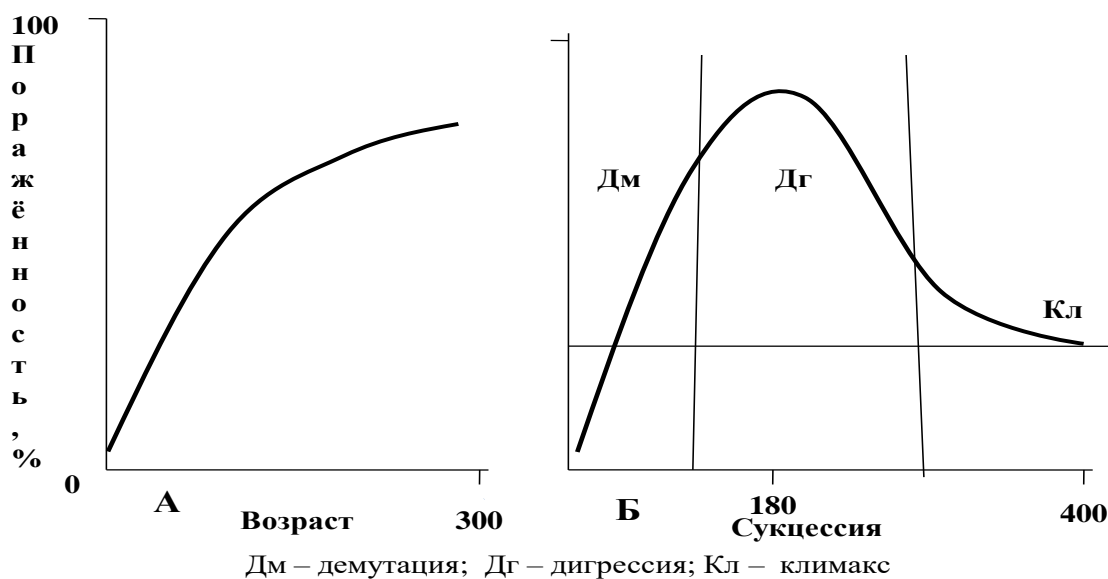


Рис. 1. Два варианта процесса поражения лесного биогеоценоза биотрофными дереворазрушающими грибами

4. Не менее важной закономерностью устойчивого коренного лесного сообщества является его горизонтальная характеристика, которая выражается в равномерно-агрегированном размещении деревьев, пораженных дереворазрушающими биотрофными грибами, по площади лесного сообщества. Агрегированность определяет мозаичность размещения деревьев, относящихся к разным возрастным поколениям.

Эта характеристика является едва ли не главной среди закономерностей формирования устойчивого лесного сообщества. В определенной степени она связана с предыдущей позицией, так как описывает мозаичное размещение деревьев, относящихся к различным возрастным поколениям.

Эволюционно сформированные коренные девственные монодоминантные леса тай-

ги обладают мозаичным горизонтальным строением древесного полога, что обуславливает мозаичное размещение пораженности по площади лесного выдела и, следовательно, мозаичный отпад деревьев, что также является одним из условий формирования устойчивости лесного сообщества. В качестве примера приводим объемы и пораженность деревьев в мозаиках возрастных поколений на пр. пл. 1 (0,25 га) девственного климаксового ельника состава 8Е1Ос1Б, кислично-неморального, полнотой 0,7; I бонитета в Центрально-лесном биосферном заповеднике (граница северной подзоны смешанных лесов и южной тайги). Такую закономерность можно видеть в девственных древостоях коренных формаций тайги в лесах всей лесной зоны Русской равнины.

Таблица 2

Объемы и пораженность деревьев в мозаиках возрастных поколений древостоя ельника кислично-щитовникового (заповедник «Кологривский лес», южная тайга)

Измеряемые величины	Распределение объемов и пораженности деревьев в мозаиках возрастных поколений, лет						Значения на 0,25 га – на 1 га
	1 201–240 и более	2 161–200	3 121–160	4 81–120	5 41–80	6 до 40	
Объемы деревьев, м ³	21,0	19,5	26,4	31,9	10,1	0,1	109,0 – 436,0
Пораженность, %	40,0	30,0	22,0	27,0	3,0	0	15,0

5. Еще одна важная закономерность устойчивого развития лесного сообщества относится к участию в жизни леса грибов ксилотрофного комплекса. Развитый по количеству видов и пищевой специализации ксилотрофный комплекс дереворазрушающих грибов обеспечивает разложение древесного отпада в сроки, согласованные с накоплением биомассы фитоценозом. Видовой состав дереворазрушающих грибов ксилотрофного комплекса значительно обширнее, чем грибов биотрофного комплекса. Основные виды этого комплекса представлены в нашей монографии [10].

Добавим только, что по законам эволюции разложение древесного отпада дереворазрушающими грибами ксилотрофного

комплекса в коренных лесах протекает в полной согласованности с процессом накопления биомассы автотрофами, т.е. дереворазрушающие грибы во временном и объемном градиенте разложения биомассы обеспечивают ее баланс в лесном сообществе, являясь важнейшим звеном в деструктивной цепи круговорота вещества и энергии в биосфере лесов. Косвенным, но убедительным доказательством этого положения служат данные о средних значениях прироста и разложения древесной биомассы за определенный период времени.

В лесоводственной практике известно понятие «текущий прирост», нами впервые введен термин «текущее разложение», который обозначает показатель, на который изме-

няется объем древесного отпада за единицу времени в процессе его разложения. Как и текущий прирост, он измеряется или в объемных единицах – $\text{м}^3\text{га}^{-1}$, или в относительных единицах – % к объему древесного отпада, учтенного на площади лесного сообщества.

Для получения нужных сведений об объемах текущего прироста для ельников южной тайги мы использовали данные Г.Б. Гортинского и А.И. Тарасова [11] для ельников подзоны южной тайги. Измерение текущего разложения исчисляли делением объема валежа, соответствующего той стадии разложения, в

течение которой выделяется основной объем продуктов ксилолиза, на период времени достижения этой стадии (табл. 3). Стадии разложения с временными датировками этого процесса разработаны нами ранее [5]. По различным критериям этот биогеоценоз сбалансирован по показателям объема древесины, наращиваемого древостоем фитоценоза, и объема древесного отпада, разлагаемого дереворазрушающими грибами.

Этот баланс осуществляется деятельностью в первую очередь дереворазрушающих грибов.

Таблица 3

Показатели текущего прироста древостоя и текущего разложения древесного отпада в климаксовом сбалансированном ельнике кислочно-щитовниковом (заповедник «Кологривский лес», южная тайга)

Запас древостоя, $\text{м}^3\text{га}^{-1}$	Текущий прирост		Объем валежа, $\text{м}^3\text{га}^{-1}$	Период разложения, лет	Текущее разложение	
	$\text{м}^3\text{га}^{-1}$	%			$\text{м}^3\text{га}^{-1}$	%
461,0	9,7	2,1	130,0	50	2,6	2,0

Именно эта группа грибов как важнейшая гетеротрофная структура, осуществляющая разложение древесной биомассы до стадии гумуса, «подстраивается» под закономерности функционирования фитоценоза и определяет длительность периода разложения древесного отпада, согласовывая его по временным параметрам с приростом древесины древостоя фитоценоза.

6. Одна из важнейших закономерностей коэволюционной динамики фито- и микоценозов коренных устойчивых лесов заключается в обязательном изменении структур грибов биотрофного комплекса, вплоть до их массового очагового распространения, при изменении структур фитоценозов как в результате воздействия эндогенных факторов, так и при экзогенных воздействиях (в т.ч. антропогенных). Эта позиция объясняет смысл всех предыдущих позиций. При любом изменении эволюционно выработанных и закрепленных в генетической памяти лесов законов их формирования гетеротрофный комплекс как структура, обеспечивающая баланс био-

массы, а следовательно, устойчивость леса, запрограммирована эволюцией на корректировку структур фитоценозов в область их большей устойчивости. Именно поэтому леса, создаваемые без учета перечисленных закономерностей формирования их структур, подвергаются очаговому распространению грибных возбудителей в объеме эпифитотий или распространению энтомофитов в объеме массовых вспышек. Примеров тому много, и мы их знаем.

Заключение. Перечисленные закономерности совместного функционирования автотрофов и структур гетеротрофов, в числе которых дереворазрушающие грибы занимают ведущие позиции, выработались в лесных сообществах тысячелетиями, закрепились в генетической памяти лесов, которая определяется составом и величиной консортивных связей между членами лесного сообщества. Все перечисленные положения в полном объеме относятся к понятию устойчивости лесов и описывают структуры устойчивых лесных сообществ.

Литература

1. Докучаев В.В. К учению о законах природы. Горизонтальная и вертикальная почвенные зоны. М.: Географиздат; 1948. 62.
2. Арефьев С.П. Консортивные связи ксилотрофных грибов с сосной сибирской. Экология. 1993; 2: 85–88.
3. Стороженко В.Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. М.: Гриф и К; 2014. 180.
4. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука; 1984. 176.
5. Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели. Экология. 1990; 6: 66–69.
6. Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов. Избранные труды. Т. 1. Л.: Наука; 1972: 357–379.
7. Морозов Г.Ф. О лесоводственных устоях. Избранные труды. Т. 1. Л.: Лесная пр-сть; 1970: 459–474.
8. Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К; 2007. 190.
9. Стороженко В.Г. Микоценоз и микоценология. М.: Гриф и К; 2013. 191.
10. Стороженко В.Г., Крутов В.И., Руоколайнен А.В., Коткова В.М., Бондарцева М.А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Тов-во научных изд. КМК; 2014. 198.
11. Гортинский Г.Б., Тарасов А.И. О географической сопряженности годичного прироста еловых древостоев в подзоне южной тайги. В кн.: Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. Л.; 1969: 40–50.

FUNGAL BIOTROPHIC WOOD-DESTROYING BIOTA IN FOREST ECOSYSTEMS OF EUROPEAN RUSSIA

V.G. Storozhenko

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, Uspenskoe, Moscow region, Russia

e-mail: lesoved@mail.ru

The objective of the paper is to substantiate the importance and role of fungal wood-destroying biota in the co-evolutionary dynamics of forest development, as well as to highlight the regularities of its behaviour in forest communities.

Materials and Methods. The study subjects were primary spruce forests covering the entire habitat in taiga region of the East European Plain.

Results. The author identified the main criteria of structural configuration of phytocenosis and mycocenosis in stable forests formed in the course of evolution. The following parameters were defined for phytocenosis: woodland concordance to the primary ecotope; the optimal structure of species composition according to silvicultural parameters; the complexity of age-related (variety of age within the same age-related generations) and horizontal (tessellation of trees belonging to different age-related generations) structure; optimal quantity and composition of natural primary forest regeneration; optimal amount of overaged wood of different mineralization steps. For wood-destroying biotrophic fungi the parameters were as following: a certain composition of fungi (quantitative and species diversity of fungi belonging to different nutritional modes), which depended on dynamic phases of biogeocenosis development and ecological conditions of their growth; the consistency in gradual growth of stressed trees in age-related groups and in the dynamics of the successive process; well-developed xylophilic fungi complex, which contributes to the mineralization of overaged wood according to biomass accumulation by phytocenosis; change in biotrophic fungi behavior, e.g. their pest focal outbreak under phytocenosis structural change. If any changes take place in forest formation laws, which have been formed for centuries, wood-destroying fungi are evolutionary programmed to alter phytocenosis structures in order to reach the balance between the accumulating and mineralizing biomass, and therefore, to contribute to forest sustainability.

Keywords: forest community, wood-destroying fungi, forest structure, biomass balance.

References

1. Dokuchaev V.V. K ucheniyu o zakonakh prirody. *Gorizontal'naya i vertikal'naya pochvennye zony* [Studying the laws of nature. Horizontal and soil zones]. Moscow: Geografizdat; 1948. 62 (in Russian).
2. Arefev S.P. Konsortivnye svyazi ksilotrofnyykh gribov s sosnoy sibirskoy [Consortive associations of xylotrophs with Siberian cedar]. *Ekologiya*. 1993; 2: 85–88 (in Russian).
3. Storozhenko V.G. *Evolyutsionnye printsipy povedeniya derevorazrushayushchikh gribov v lesnykh biogeotsenozakh* [Evolutionary principles of wood-destroying fungi behavior in forest biogeocenosis]. Moscow: Grif i K; 2014. 180 (in Russian).
4. Dyrenkov S.A. *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* [Structure and dynamics of taiga spruce forests]. Leningrad: Nauka; 1984. 176 (in Russian).
5. Storozhenko V.G. Datirovka razlozheniya valezha eli [Mineralization timing of spruce windfall]. *Ekologiya*. 1990; 6: 66–69 (in Russian).
6. Sukachev V.N. Dinamika lesnykh biogeotsenozov [Dynamics of forest biogeocenosis]. *Izbrannye trudy*. T. I. Leningrad: Nauka; 1972: 357–379 (in Russian).
7. Morozov G.F. O lesovodstvennykh ustoyakh [Silvicultural demands]. *Izbrannye trudy*. T. 1. Leningrad: Lesnaya pr-st'; 1970: 459–474 (in Russian).
8. Storozhenko V.G. *Ustoychivye lesnye soobshchestva* [Stable forest communities]. Moscow: Grif i K; 2007. 190 (in Russian).
9. Storozhenko V.G. *Mikotsenoz i mikotsenologiya* [Mycocenosis and mycocenology]. Moscow: Grif i K; 2013. 191 (in Russian).
10. Storozhenko V.G., Krutov V.I., Ruokolaynen A.V., Kotkova V.M., Bondartseva M.A. *Atlas-opredelitel' derevorazrushayushchikh gribov lesov Russkoy ravniny* [Field guide of wood-destroying fungi of the East European Plain]. Moscow: Tov-vo nauchnykh izd. KMK; 2014. 198 (in Russian).
11. Gortinskiy G.B., Tarasov A.I. O geograficheskoy sopryazhennosti godichnogo prirosta elovykh drevostoev v podzone yuzhnoy taygi [Geographical relation of annual increment of spruce forests in the southern taiga region]. V kn.: *Mekhanizmy vzaimodeystviya rasteniy v biogeotsenozakh taygi*. Leningrad; 1969: 40–50 (in Russian).