

УДК 582.284:581.527 (477)

А. С. УСИЧЕНКО *

**ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АФИЛЛОФОРОИДНЫХ ГРИБОВ
СЕВЕРО-ВОСТОКА УКРАИНЫ**

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

Приведены данные об эколого-ценотических особенностях афиллофороидных грибов (АГ) Северо-Востока Украины. На основании математической обработки данных установлено, что виды АГ распределяются в градиенте ксилотрофно-гумусной и паразитно-сапротрофной специализации. Субстратные предпочтения АГ проявляются в разделении видовых комплексов по принципу хвойно-лиственной специализации и свойств древесины питающих растений. В фитоценотическом аспекте наблюдается разделение биот АГ, развивающихся в хвойных и лиственных формациях. Среди лиственных сообществ наибольшим сходством характеризуются биоты АГ сухих и свежих кленово-липовых дубрав.

Ключевые слова: афиллофороидные грибы (АГ), экология, факторный анализ, трофическая специализация, фитоценотические связи.

Афиллофороидные грибы (далее АГ) являются компонентом гетеротрофного блока лесных ценозов, выступая в качестве основного редуцента древесины. Кроме того, ряд представителей указанной группы грибов является патогенами древесных и кустарниковых растений, приводя к их ослаблению или усыханию. Наряду с этим, в настоящее время показана возможность использования этих грибов в качестве биоиндикаторов состояния лесных экосистем, а также продуцентов биологически активных веществ [2, 3].

Учитывая важное экологическое и хозяйственное значение данной группы ксилотрофных грибов, изучение их эколого-ценотических особенностей в различных районах Украины на данный момент является весьма актуальным. В частности, полученные данные могут быть использованы при разработке дополнительных методов оценки санитарного состояния лесных насаждений, а также проектировании и организации объектов природно-заповедного фонда.

Целью данного исследования было выявление основных эколого-ценотических особенностей АГ Северо-Востока Украины.

Материалом для данной работы послужила база данных о 257 видах АГ, выявленных в ходе полевых сборов в лесных ценозах Северо-Востока Украины (Сумская и Харьковская обл.). Для обработки данных была создан электронный каталог, включающий информацию (субстратобразующее растение, тип субстрата, растительная ассоциация и др.) о 1793 образцах выявленных видов грибов. Математическая обработка данных (факторный и кластерный анализ) проведена с использованием пакета анализа "Statistica 6.0" [9].

Эколого-ценотичний аналіз біоти АГ Северо-Востока України проведено по трем основним направлениям: трофические предпочтения, субстратная специализация и фитоценотические связи.

Согласно полученным данным, в исследуемой биоте наиболее широко представлены сапроксилотрофы, колонизирующие валежную и сухостойную древесину (табл. 1). В гораздо меньшей степени распространены виды, развивающиеся на погребенной в почве древесине, опаде, подстилке, шишках, плодовых телах макромицетов и ритидоме. В целом в рассматриваемой биоте АГ к сапротрофному развитию на древесине приурочено 202 вида АГ, что составляет 78,6 % от всех обнаруженных видов.

Меньшим количеством видов представлены гумусовые сапротрофы – 23 вида (8,9 %). Согласно литературным данным, шесть из них способны к образованию факультативной микоризы [7, 8, 10].

Второй по численности в биоте АГ Северо-Востока Украины является группа паразитов, представленная 32 (12,5 %) видами. Из них 14 видов являются облигатными паразитами на деревьях, кустарниках, а один вид – на талломах лишайников. Еще 14 видов АГ начинают

* © А. С. Усиченко, 2008

развитие на живых деревьях и продолжают его на мертвой древесине (факультативные сапротрофы). Три вида рассматриваемой группы грибов, развиваясь на мертвой древесине, способны колонизировать ослабленные усыхающие деревья и потому были отнесены нами к группе факультативных паразитов.

Таблица 1

Распределение АГ Северо-Востока Украины по трофическим группам

Трофические группы		Количество видов, шт.
Сапротрофы	На валежной древесине (Le)	190
	На сухостойной древесине (Ls)	87
	На погребенной в почве древесине и корнях (Lh)	3
	На коре (ритидоме) деревьев и кустарников (B*)	4
	На опаде (Fd)	1
	На подстилке (St)	6
	На шишках (Se)	1
	На плодовых телах макромицетов (Mm)	3
	На почве (Hu)	23
Паразиты	Патогены на деревьях и кустарниках (Pt)	14
	Патогены на лишайниках (Pl)	1
	Факультативные паразиты на деревьях и кустарниках (P)	3
	Факультативные сапротрофы на деревьях и кустарниках (Pf)	14
Микоризо-образователи	Факультативные микоризообразователи (Mr)	6

Предварительный анализ показал, что в пространстве трофических специализаций большинство видов занимает определенный сектор, т. е. в исследованной биоте присутствует комплекс ярко выраженных сапроксилотрофов, гумусовых сапротрофов и паразитов. Для группы видов отмечены сложные трофические предпочтения, в частности, способность колонизировать несколько типов субстрата. Для математической оценки данного явления нами был использован факторный анализ, позволяющий одновременно оценить как распределение видов в градиенте нескольких факторов, так и характер их влияния на биоту [1].

Для проведения анализа были использованы данные об абсолютном обилии вида на том или ином типе субстрата. При этом в анализ не были включены наиболее малочисленные трофические группы АГ района исследования, представленные только одним видом – сапротрофы на шишках и патогены на плодовых телах лишайников.

Результаты проведенного анализа продемонстрировали, что трофические группы АГ распределяются в пространстве трех факторов (рис. 1). Первый из них характеризует вектор ксилотрофной специализации АГ. Так, для групп, развивающихся на различных фракциях древесины, значение координаты X находится в пределах $-0,8 - -0,2$, а для гумусовых и подстилочных сапротрофов – $-0,4 - -0,6$.

В градиенте фактора № 2 группы размещаются по вектору паразитной и сапротрофной жизненной стратегии. Так, для групп, характеризующихся паразитным образом жизни, значения координаты Y находится в пределах $0,15 - 0,4$, сапротрофным – $-0,2 - -0,6$, а для групп, объединяющих две стратегии – $0 - 0,1$.

На наш взгляд, фактор № 3 не имеет однозначной трактовки и, скорее всего, отражает степень "адаптационной пластичности" АГ. Так, по данной оси наблюдается разделение групп облигатных паразитов, характеризующихся узкоспециализированной трофической стратегией, и факультативных сапротрофов, наиболее лабильных в плане отношения к типу субстрата.

В пространстве вышеуказанных факторов ряд трофических групп можно объединить в комплексы. Первый из них образуют сапротрофы на валежной и сухостойной древесине, второй – группы, связанные в развитии с листовым опадом и лесной подстилкой. Определенную близость демонстрируют группы сапротрофов на погруженной в почву древесине, корнях и факультативных паразитов (комплекс 3).

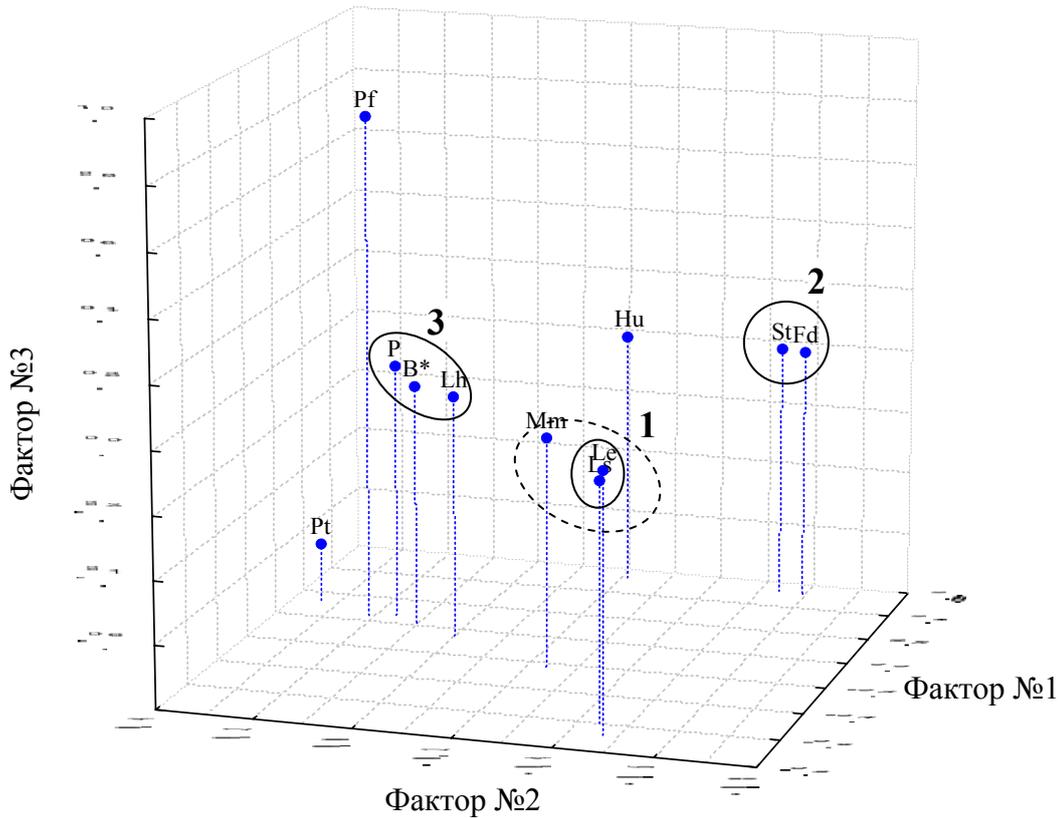


Рис. 1 – Пространственная ординация трофических групп АГ Северо-Востока Украины (сокращение названий трофических групп приведены в табл. 1)

Согласно литературным данным, большинство видов АГ обладают определенной степенью специализации к древесным растениям-субстратам. Этот феномен имеет глубокие биологические предпосылки. Возникновение сопряженной системы "древесное растение – гриб" является следствием формирования грибами в процессе эволюции ферментного комплекса, комплементарного биохимическому составу древесины определенного рода или группы родов древесных растений [5, 6].

Анализ видового разнообразия на различных древесно-кустарниковых растениях продемонстрировал, что наибольшим видовым богатством характеризуются микоценоячейки АГ основных лесообразующих пород Северо-Востока Украины (табл. 2).

Таблица 2

Видовое богатство АГ на древесных и кустарниковых растениях Северо-Востока Украины

Род субстратообразующего растения	Количество видов, шт.	
	всего	исключительно на данной породе
<i>Quercus</i>	125	21
<i>Populus</i>	72	8
<i>Acer</i>	69	5
<i>Pinus</i>	58	22
<i>Alnus</i>	47	4
<i>Betula</i>	39	3
<i>Salix</i>	23	3

Рассмотрение видовых комплексов АГ отдельных древесных растений не дает представления о степени их взаимосвязи в лесных экосистемах. Учитывая это, нами была проведена обработка полученных данных с помощью факторного анализа методом извлечения принципиальных соответствий [1]. В данном случае нами была использована двухмерная ординация (рис. 2).

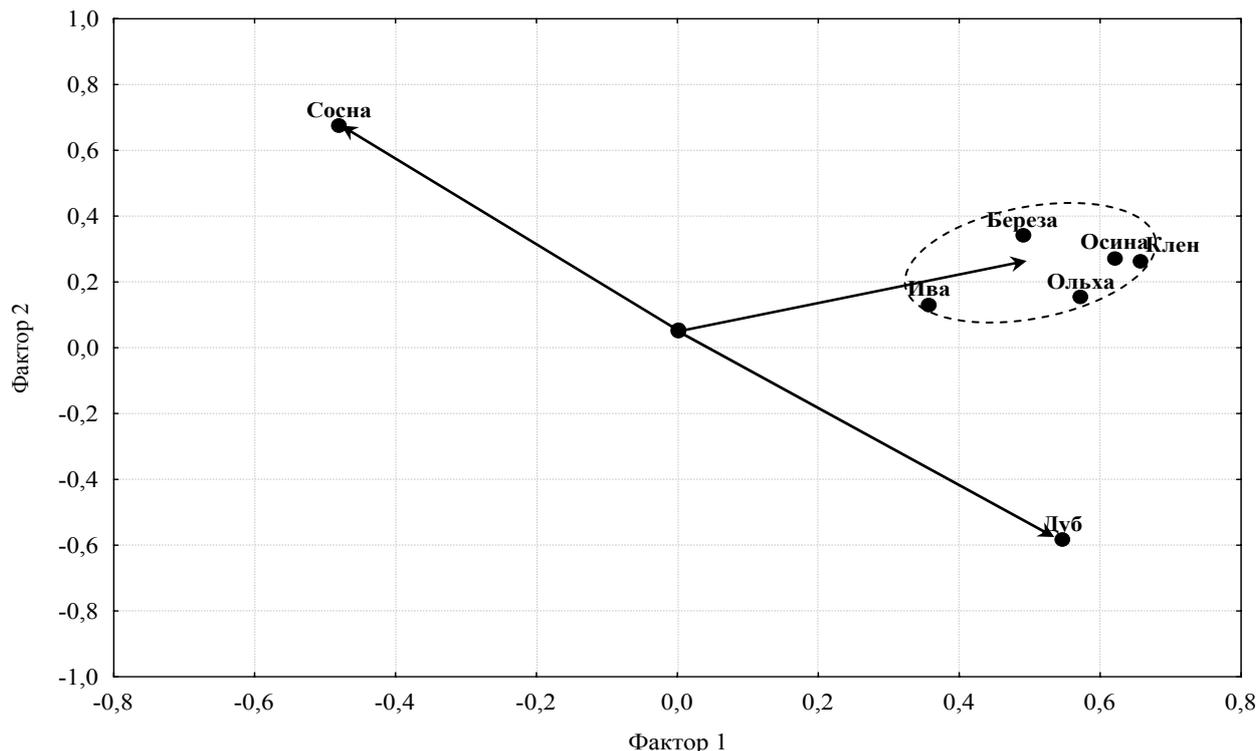


Рис. 2 – Двухмерная ординация видовых комплексов АГ на основных лесообразующих породах Северо-Востока Украины

Анализ показал, что видовые комплексы размещаются в градиенте двух факторов. Прежде всего, это проявляется в обособлении микоценоячеек хвойных и лиственных пород. Так, значение координат по оси X для сосны находится на уровне -0,5, а для дуба, клена, осины, ольхи, березы и ивы – в пределах 0,3 – 0,7. На основании этого можно заключить, что фактор 1 отражает векторную направленность видовых комплексов АГ в сторону специализации на лиственных или хвойных породах.

По другой оси наблюдается распределение видовых комплексов в зависимости от физико-химических свойств древесины растения субстрата (фактор 2). Обособленное положение занимает видовой комплекс, развивающийся на сосне ($Y = 0,7$) и дубе ($Y = -0,6$). Древесина сосны характеризуется наличием развитого комплекса вторичных метаболитов, а дуба – значительной твердостью. По всей видимости, эти свойства субстрата определяют обособленное положение сопряженных с ними видовых комплексов ксилотрофных грибов.

Промежуточное положение в градиенте данного фактора занимают видовые комплексы осины, ольхи, березы, ивы и клена ($Y = 0,1 - 0,4$). Древесина указанных растений характеризуется меньшей прочностью или менее развитым комплексом защитных метаболитов [3, 4]. Сходные физико-химические свойства древесины, вероятно, и определяют близость видовых комплексов АГ, развивающихся на этих породах.

Согласно литературным данным, трофическая специализация АГ по субстратобразующим растениям в значительной степени определяет формирование структуры микобиоты той или иной растительной формации. По мнению В. А. Мухина, каждое растительное сообщество в конечном счете "получает свой набор грибов", обладающий определенными специфическими чертами [2].

Нами проанализированы данные по 11 типам лесных сообществ, наиболее распространенных на Северо-Востоке Украины, приуроченные к сухой дубраве (чистое дубовое насаждение), сухой кленово-липовой дубраве, свежей кленово-липовой дубраве, влажной кленово-липовой дубраве, свежей дубовой субори, сухому бору, свежему бору, а также к древостоям – осиннику, пойменному ивняку, березняку и ольшанику.

В результате анализа видового богатства биот АГ различных растительных сообществ установлено, что этот показатель достигает максимального значения в дубовых формациях. Так в свежих и сухих кленово-липовых дубравах выявлено 145 и 96 видов АГ соответственно. Вероятно, это объясняется тем фактом, что указанные растительные сообщества занимают значительную площадь среди лесных массивов района исследования и характеризуются значительным субстратным разнообразием.

Гораздо меньшее количество видов выявлено в чистых дубняках сухой дубравы (21 вид) и влажных кленово-липовых дубравах (50 вид), имеющих более ограниченное распространение на Северо-Востоке Украины и отличающихся специфичностью микроклиматических условий.

Довольно высоким видовым богатством характеризуется микобиота осинников (54 вида) и ольшаников (52 вида). Вероятно, это связано с тем, что в группе мелколиственных формаций, охватывающих различные понижения рельефа, складываются благоприятные микроклиматические условия для развития АГ. Кроме того, в районе исследования указанные растительные сообщества в меньшей степени подвержены антропогенному влиянию, что обеспечивает наличие большого количества древесного валежа, являющегося одним из наиболее подходящих субстратов для рассматриваемой группы грибов.

Наименьшее количество видов АГ выявлено в березняках (25 видов, или 9,7 %) и ивняках (13 видов, или 5,1 %), не имеющих широкого распространения в районе исследования и характеризующихся низким субстратным разнообразием.

По сравнению с лиственными формациями, биота АГ хвойных сообществ характеризуется меньшим богатством. Относительно высокий уровень этого показателя наблюдается в сухих чистых борах, где был выявлен 61 вид АГ. В свежих борах со значительным участием в основном ярусе березы обнаружен 51 вид, а в свежих дубово-сосновых суборах – 50 видов (19,5 %).

Для сравнения микобиот отдельных формаций нами был использован кластерный анализ (рис. 3).

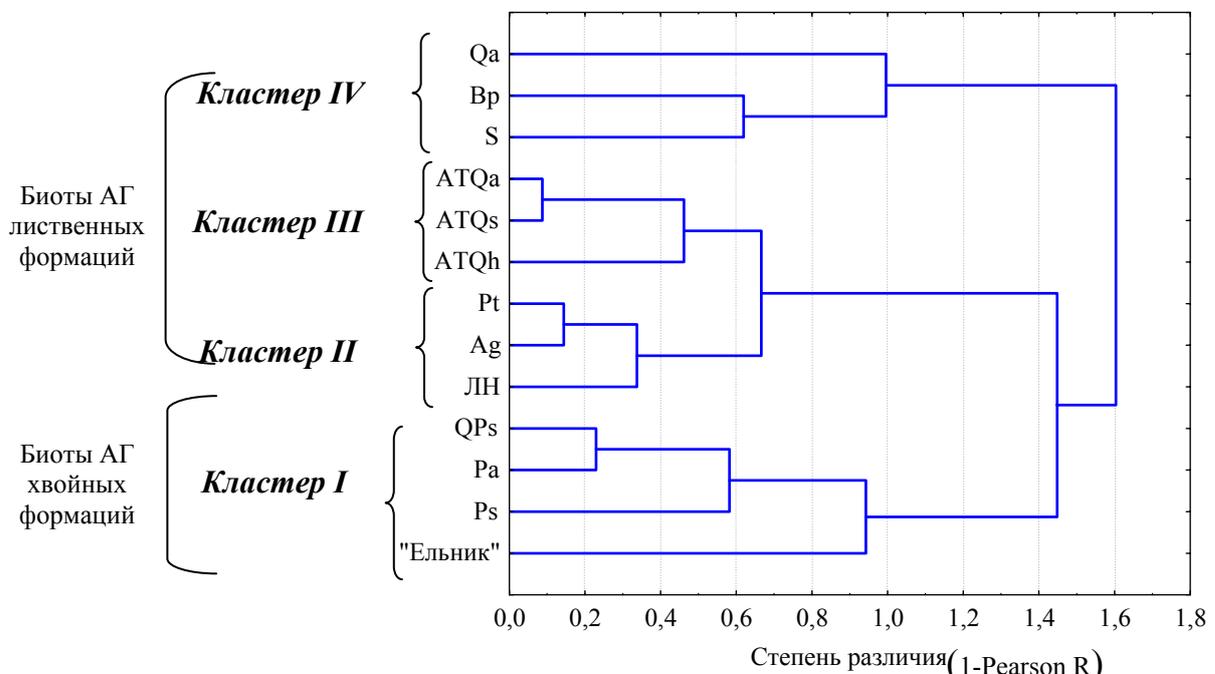


Рис. 3 – Кластерная диаграмма сходства биот АГ лесных фитоценозов Северо-Востока Украины (Ag – ольшаник; ATQa – сухая кленово-липовая дубрава; ATQh – влажная кленово-липовая дубрава; ATQs – свежая кленово-липовая дубрава; Bp – березняк; Pa – сухой бор; Ps – свежий бор; Pt – осинник; Qa – чистый дубняк сухой дубравы; QPs – свежая дубовая субора; S – ивняк)

Как видно из рис. 3, обособленную группу формируют биоты АГ хвойных и смешанных лесов района исследования. Внутри кластера I наибольшее сходство наблюдается между АГ свежих дубовых суборей и сухих боров, а затем к ним поочередно присоединяется биота свежих боров и видовой комплекс культур ели.

В целом же обособленное положение кластера I объясняется определенными трофическими преференциями АГ по принципу хвойно-лиственной специализации, указанной выше.

Единую ветвь дендрограммы образуют биоты АГ лиственных формаций района исследования. Внутри данной ветви обособленное положение занимает кластер II, в который входят АГ ольшаников и осинников. По всей видимости, высокое сходство внутри данного кластера объясняется значительным подобием микроклиматических условий, складывающихся в указанных фитоценозах, что и определяет взаимосвязь сопряженных с ними биот АГ. Далее к группе ольшаников и осинников присоединяется видовой комплекс АГ лесопарков, что является весьма необычным, т. к. указанные сообщества не имеют сходных климатических и субстратных условий.

В отдельный кластер III группируются биоты кленово-липовых дубрав. Минимальный уровень различия таксономических спектров наблюдается между биотами АГ, развивающимися в сухих и свежих гигротопах. Далее к ним присоединяется микобиота влажных кленово-липовых дубрав.

Наконец, результаты кластерного анализа показали, что биоты с низким таксономическим разнообразием (чистые дубняки сухих дубрав, березняки и ивняки) хотя и объединяются в кластер IV, но при этом демонстрируют значительные различия ($1 - \text{Pearson } R = 0,6 - 1,0$). Фактически этот кластер можно охарактеризовать как "аут-группу" дендрограммы.

Выводы. Эколого-ценотический анализ биоты АГ Северо-Востока Украины продемонстрировал, что, в зависимости от своих трофических предпочтений, виды АГ распределяются в пространстве нескольких факторов, среди которых наибольшее значение имеет ксилотрофно-гумусная и паразитно-сапротрофная специализация.

Для АГ района исследования характерна определенная специализация по растениям-субстратам. Видовые комплексы АГ основных лесобразующих пород ординируются в градиенте двух факторов, а именно хвойно-лиственной специализации и физико-химических свойств древесины.

В фитоценотическом аспекте наблюдается разделение биот АГ, развивающихся в хвойных и лиственных формациях района исследования. Среди лиственных формаций наибольшим сходством характеризуются АГ сухих и свежих кленово-липовых дубрав. Отдельную группу составляют осинники и ольшаники, в которых складываются специфические микроклиматические условия, благоприятные для развития АГ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии : учебник для студентов высших учебных заведений / Д. В. Леонтьев. – Харьков : Ранок-НТ, 2008. – 110 с.
2. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины / В. А. Мухин. – Екатеринбург : УИФ "Наука", 1993. – 231 с.
3. Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов / В. Рипачек. – М.: Леспром, 1967. – 276 с.
4. Ролл-Хансен Ф. Болезни лесных деревьев / Ф. Ролл-Хансен, Х. Ролл-Хансен. – СПб. : ЛТАб, 1998. – 120 с.
5. Сафонов М. А. Структура сообществ ксилотрофных грибов / М. А. Сафонов. – Екатеринбург : УрО РАН, 2003. – 269 с.
6. Степанова Н. Т. Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н. Т. Степанова, В. А. Мухин. – М. : Наука, 1979. – 100 с.
7. Agerer R. Studies on ectomycorrhizae. XX. Mycorrhizae formed by *Thelephora terrestris* on Norway spruce / R. Agerer, M. Weiss // Mycologia. – 1989. – Vol. 81, № 3. – P. 444 – 453.
8. Ryvarde L. European polypores. Part 1. Abortiporus – Lindtneria / L. Ryvarde, R. L. Gilbertson. – Oslo: Fungiflora, 1993. – P. 1 – 387.

9. *Snedecor G. W.* Statistical methods (7th ed.) / G. W. Snedecor, W. G. Cochran. – Ames ; Iowa : Iowa State Univ. Press. – 1980. – 740 p.

10. *Zak B.* Pure culture synthesis of pacific madrone ectomycorrhizae / B. Zak // *Mycologia.* – 1976. – Vol. 68, № 2. – P. 362 – 369.

Usichenko A. S.

ECOLOGICAL AND CENOTIC FEATURES OF APHYLLOPHOROID FUNGI IN THE NORTH-EAST OF UKRAINE

V. N. Karazin Kharkiv National University

Data on ecological and cenotical features of the aphylloroid fungi (AF) in the North-East Ukraine are presented. Species are distributed in a gradient of two factors: xylotrophic (humus) and parasitic (saprotrophic) specialization. Substrate preferences of AF become apparent in distribution of species complexes by principle of coniferous-deciduous specialization and properties of wood of substrate plants. In phytocenotical aspect, division of mycobiotes, which develop in coniferous and deciduous forests, is observed. Among deciduous communities, the greatest similarity is characteristic for AF of the *Acereto-Tilieto Quercetum aridum* and *Acereto-Tilieto Quercetum subhumidum*.

Key words: aphylloroid fungi, ecology, factor analysis, trophic specialization, phytocenotical associations.

Усиченко А. С.

ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АФІЛОФОРОЇДНИХ ГРИБІВ ПІВНІЧНОГО СХОДУ УКРАЇНИ

Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна

Наведені дані про еколого-ценотичні особливості афілофороїдних грибів (АГ) Північного Сходу України. На підставі математичної обробки даних встановлено, що види АГ розподіляються у просторі декількох факторів, серед яких найбільше значення мають ксилотрофно-гумусна та паразитно-сапротрофна спеціалізація. Субстратні преференції АГ виявляються у поділі видових комплексів за принципом хвойно-листяної спеціалізації та властивостей деревини живлючих рослин. У фітоценотичному аспекті спостерігається поділ біот АГ, що розвиваються у хвойних і листяних формаціях. Серед листяних угруповань найбільшою подібністю характеризуються біоти АГ сухих і свіжих кленово-липових дібров.

Ключові слова: афілофороїдні гриби (АГ), екологія, факторний аналіз, трофічна спеціалізація, фітоценотичні зв'язки.

E-mail: usichenko@mail.ru

Одержано редколегією 2.09.2008 р.