



УДК 581.552: 582.287.237:582.632.2

ВИДОВАЯ СТРУКТУРА МИКОЦЕНОЗОВ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ НА ЖИВЫХ ДЕРЕВЬЯХ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В БИОЦЕНОЗАХ ПОРОСЛЕВЫХ НАГОРНЫХ ДУБРОВ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

SPECIFIC STRUCTURE OF MYCOCECENOSIS OF POLYPORE FUNGI ON LIVE OAK TREES (*QUERCUS ROBUR* L.) IN BIOCENOSSES COPPICE UPLAND OAK FORESTS IN THE BELGOROD REGION

**А.В. Дунаев, Е.Н. Дунаева, С.В. Калугина, О.В. Афанасенкова
A.V. Dunaev, E.N. Dunaeva, S.V. Kalugina, O.V. Afanasenkova**

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Россия, 308015

г. Белгород, ул. Победы, 85

Belgorod State National Research University, 85, Pobeda St, Belgorod, 308015, Russia

E-mail: kiryushenko@bsu.edu.ru

Ключевые слова: трутовые Polyporaceae, дуб черешчатый, *P*-микоценоз, видовая структура, показатель доминирования, доминант, субдоминант, второстепенный вид.

Key words: Polypore fungi (Polyporaceae), English oak, *P*-mycocenosis, specific structure, index of dominance, dominant, subdominant, secondary species.

Аннотация. Данная статья является итогом пятилетних (2010-2014 гг.) исследований видовой структуры сообщества патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом (*P*-микоценоза) в составе дубравных ценозов порослевых нагорных дубрав юго-запада Белгородской области Российской Федерации. По результатам анализа эмпирических материала сделаны следующие выводы. Видовое ядро *P*-микоценоза составляют три вида трутовых (Polyporaceae) – *Fistulina hepatica*, *Fomitiporia robusta*, *Laetiporus sulphureus*. Эти виды обнаруживают постоянно присутствие и высокие показатели доминирования в составе *P*-микоценоза. Один вид – *Inocutis dryophila* – является добавочным и второстепенным. Остальные шесть видов имеют статус случайных и второстепенных. Выявлено два различных структурных состояния *P*-микоценоза. Первое состояние характерно, как правило, для дубовых древостоев более высокого уровня жизнеспособности и отличается не выраженным доминированием *F. hepatica* и *L. sulphureus*, и выраженным субдоминированием *F. robusta*. Второе состояние характерно для дубовых древостоев более низкого уровня жизнеспособности и отличается выраженным доминированием *F. hepatica* и выраженным субдоминированием *L. sulphureus*, при субдоминировании или второстепенной роли *F. robusta*.

Resume. This article is the culmination of five years (2010-2014) research on the specific structure of the community of pathogenic Polypore fungi on English oak (*P*-mycocenosis) in the oak forest cenoses of coppice upland oak forests in the South-West of Belgorod region of the Russian Federation. Specific structure of the regional *P*-mycocenosis, with the exception of studies of prevalence are virtually unexplored, and therefore it was the aim of the present work to investigate the species structure of *P*-mycocenosis on live oak trees in the composition of biocenoses of coppice upland oak forests in the South-West of Belgorod region.

The following objectives were set: (1) to conduct a long-term and, possibly, large-scale field survey in oak coppice stands of upland oak forests, to clarify the list of representative species of regional *P*-mycocenosis and to assess their frequency of occurrence; (2) to investigate the ratio of species in the local *P*-mycocenosis; (3) to identify the characteristic structural state and to describe the species composition of *P*-mycocenosis of different hierarchical levels; (4) to try to identify the objective regularities of changing structural conditions of the specific structure of the regional *P*-mycocenosis on the gradient of the deteriorating sanitary condition of oak stands.

According to the analysis of empirical material the following conclusions have been made. Specific core of *P*-mycocenosis are three species of Polypore fungi (Polyporaceae) – *Fistulina hepatica*, *Fomitiporia robusta*, *Laetiporus sulphureus*. These species show a constant presence and a high level of dominance in the composition of the *P*-mycocenosis. One species – *Inocutis dryophila* – is incremental and minor. The remaining six species have the status of incidental and secondary. Two distinct structural states *P*-mycocenosis were revealed. The first state is usually characterized by, for oak stands, a higher level of vitality and has not dominance of *F. hepatica* and not pronounced dominance of *L. sulphureus*, and pronounced subdominance of *F. robusta*. The second state is characterized by oak stands of the lower level of viability and has a pronounced dominance of *F. hepatica* and pronounced subdominance of *L. sulphureus*, when subdominance or secondary role of *F. robusta*.

Введение

Лесостепная дубрава – отдельный лесной биогеоценоз лесостепи, представляющий сообщество характерных кверцитальных видов, занимающее свойственный биотоп. В составе биоценоза лесостепной дубравы можно выделить сообщества систематически близких видов, выполняющих сходные функции в биогеоценозе. Одним из таких сообществ является

микоценоз патогенных трутовых грибов из группы Polyporaceae sensu lato, поселяющихся на живых деревьях дуба черешчатого *Quercus robur* L. и выступающих основным звеном фитопатогенного пути утилизации древесины в общем потоке трансформации вещества и энергии в дубравных ценоэкосистемах.

Миоценоз патогенных трутовых грибов на живых деревьях дуба черешчатого, или *P*-миоценоз, – не случайное образование, он обладает структурой, находящей выражение в устойчивой повторяемости участия, соотношения и связей видов в сообществах. Но, в тоже время, структура любого сообщества многопланова [Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004; Сафонов, 2006] и при ее изучении необходимо выделять отдельные ее аспекты. Основой структуры любого сообщества является его видовая структура [Мухин, 1993; Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004; Сафонов, 2006].

Видовая структура регионального *P*-миоценоза, за исключением исследований по списочному составу и распространенности [Dunayev et. al., 2014] практически не исследована, в связи с чем и была определена цель настоящей работы – Исследовать видовую структуру *P*-миоценозов на живых деревьях дуба в составе биоценозов порослевых нагорных дубрав юго-запада Белгородской области.

Задачи ставились следующие: 1. Провести долговременные и, по возможности, масштабные полевые обследования в дубовых древостоях порослевых нагорных дубрав, уточнить список видов – представителей регионального *P*-миоценоза и оценить их встречаемость. 2. Исследовать соотношение видов в составе локальных *P*-миоценозов. 3. Выявить характерные структурные состояния *P*-миоценозов разного иерархического уровня и описать видовую структуру *P*-миоценозов разного иерархического уровня. 5. Попытаться выявить объективные закономерности смены структурных состояний видовой структуры регионального *P*-миоценоза по градиенту ухудшения санитарного состояния дубовых древостоев.

Объекты и методы

Объектом исследований являлся *P*-миоценоз, трофо-топически связанный с *Quercus*-ценопопуляцией, в биоценозах нагорных порослевых дубрав юго-запада Белгородской области, произрастающих в условиях D_{1-2} и D_2 . Полевые обследования проводились в 2010-2014 гг. в порослевых древостоях с преобладанием дуба черешчатого *Quercus robur* L. как главной породы, среднего и приспевающего возраста, средней полноты, среднего бонитета. (страта Д.ПП.ПВ.СП.СБ [Руководство по планированию ..., 2007]). Всего было обследовано 17 дубовых древостоев в составе 5 нагорных дубрав региона: 6 древостоев относительно лучшего состояния (средняя категория состояния жизнеспособности древостоя $\overline{K\bar{C}}=2.1\pm 0.03$ балла), 6 древостоев среднего ($\overline{K\bar{C}}=2.3\pm 0.00$) и 5 древостоев худшего ($\overline{K\bar{C}}=2.5\pm 0.02$) состояния. Обследованные в разные годы древостои в составе одних и тех же дубрав представляют собой разные лесорастительные участки в этих дубравах.

Полевые обследования проводились в соответствии с базовыми рекомендациями [Руководство по планированию ..., 2007] и общими методами микоценологических исследований [Мухин, 1993, Сафонов, 2006]. Детальные обследования велись в полосе сплошного учета [Мухин, 1993; Сафонов, 2006]. Объем учета включал, как правило, не менее 160-200 вегетирующих деревьев дуба и сопутствующие им сухостой и бурелом (для оценки категории состояния жизнеспособности дубового древостоя). Учет производился по принципу «одна единица субстрата – один образец» [Мухин, 1993]. Особо отметим, что в нашем случае единица субстрата представляет собой отдельное живое (вегетирующее) дерево дуба. В субординационном отношении единица субстрата с грибами-поселенцами одного типа питания соответствует уровню элементарной единицы микоценоза, его микоценоячейки [Мухин, 1993, Сафонов, 2006]. Присутствие того или иного вида Polyporaceae на субстрате определялось по наличию характерных плодовых тел, их остатков, а в отношении отдельных видов, нерегулярно образующих плодовые тела, и косвенных признаков поражения. Все натурные данные заносились непосредственно в полевой журнал.

Камеральная обработка данных осуществлялась с позиций системно-структурного анализа [Ушаков, 2005; Сафонов, 2006] с помощью методов общей экологии [Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004], лесной микоценологии [Мухин, 1993, Сафонов, 2006] и биометрии [Лакин, 1990].

Результаты и их обсуждение

Видовая структура [Мухин, 1993; Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004; Сафонов, 2006] – некоторое характерное сочетание и соотношение видов, составляющих сообщество.



Понятие «видовая структура» подразумевает устойчиво воспроизводящееся в сходных условиях окружающей среды сочетание и соотношение видов (статический аспект структуры), а также некоторые закономерные изменения в сочетании и соотношении в меняющихся условиях среды (динамический аспект структуры). Статический аспект рассматривается как обусловленный вариант структуры или структурное состояние. Смена структурных состояний сообщества видов, как и любой экобиологической системы, может быть увязано с градиентным изменением значений величин действующих факторов среды. В нашей работе мы используем ординацию структурных состояний видовой структуры *P*-микоценоза по оси санитарного состояния дубовых древостоев, т. е. исследуем структурные изменения по градиенту ухудшения санитарного состояния. Величина, характеризующая санитарное состояние, – категория состояния жизнеспособности (КС) – интегральный показатель «благополучия-неблагополучия» дубового древостоя, составляющего основу дубравного фитоценоза, а, следовательно, и «благополучия-неблагополучия» дубравного биоценоза в целом.

Следует заметить, что в иерархическом отношении мы будем рассматривать систему *P*-микоценозов разного уровня. Локальный *P*-микоценоз – микроценоз сложившийся в данном конкретном дубовом древостое данной конкретной нагорной дубравы региона исследований. *P*-микоценоз древостоев сходного санитарного состояния (сравнимых категорий состояния жизнеспособности) в составе нагорных дубрав региона исследований. Его видовая структура есть некоторое характерное и обобщенное для всех обследованных локальных древостоев, имеющих близкие значения категории состояния жизнеспособности, видовое структурное состояние. *P*-микоценоз порослевых нагорных дубрав региона исследований. Его видовая структура есть некоторое характерное и обобщенное видовое структурное состояние для групп (выборок) древостоев, разных в санитарном отношении, в составе нагорных дубрав.

Таким образом видовая структура *P*-микоценозов низшего иерархического уровня выступает структурным состоянием *P*-микоценоза высшего иерархического уровня.

Качественная сторона видовой структуры *P*-микоценозов – видовой состав трутовых на дубе – в общем, освещалась в наших предыдущих работах [Dunayev et al., 2014]. Все рассмотренные виды, кроме трутовика Швейница *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat, так или иначе, принимают участие в формировании сообществ трутовых на дубе в нагорных дубравах. Это следующие виды: печеночница обыкновенная *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., серно-желтый трутовик *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill., ложный дубовый трутовик *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä [= *Phellinus robustus* (P. Karst.) Bourdot & Galzin], дуболюбивый трутовик *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemelä [= *Inonotus dryophilus* (Berk.) Murrill], дубравный корневой трутовик *Pseudoinonotus dryadeus* (Pers.) T. Wagner & M. Fisch. [= *Inonotus dryadeus* (Pers.) Murrill], дубовая губка *Daedalea quercina* (L.) Pers., шафранный трутовик *Hapalopilus croceus* (Pers.) Donk., грифола курчавая *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, настоящий трутовик *Fomes fomentarius* (L.) Fr., чешуйчатый трутовик *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr. (Полные названия видов трутовых грибов даны по [Kirk et al., 2008]).

Более подробно видовой состав будет рассматриваться нами в ходе анализа количественного соотношения видов.

Количественная сторона – соотношение видов-участников в составе *P*-микоценоза. Интуитивно ясно, что при анализе соотношений видов нам следует оценить приверженность каждого вида данному сообществу (т. е., насколько данный вид определяет «физиономию» сообщества) и «весовое» участие каждого вида в данном сообществе (т. е., насколько значительно присутствие данного вида в сообществе). Помогают это сделать оценочные показатели, которые строятся в виде простого процентного отношения частного к общему [Быков, 1983; Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004]. В одном случае это отношение числа выборок, в которых встречается данный вид, к общему числу выборок. В другом – отношение численности данного вида в данной отдельной выборке к общей численности видов в выборке. В первом случае говорят о показателе постоянства [Степановских, 2001], во втором – о показателе (степени) доминирования [Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004].

Оба названных показателя имеют свои оценочные шкалы, позволяющие оценить качественный статус каждого вида-участника в сообществе на основе количественной меры. В зависимости от значения показателя постоянства различают следующие категории видов [Степановских, 2001]: постоянные виды, которые встречаются более чем в 50% выборок; добавочные виды, которые встречаются в 25–50% выборок; случайные виды, которые встречаются менее чем в 25% выборок. В зависимости от значения показателя доминирования (по численности) выделяют следующие категории видов (классы доминирования) [Любарский, 1975]: малозначимые виды, доля численности которых в общей численности ($N, \%$) находится в пределах $0 < N \leq 4$; второстепенные виды – $4 < N \leq 16$; субдоминанты – $16 < N \leq 36$; доминанты – $36 < N \leq 64$; абсолютные доминанты – $64 < N \leq 100$.



Дополнительно, при исследовании видовой структуры сообществ используют и такой показатель как встречаемость (частота) доминирования [De Vries, 1937, Быков, 1983], т.е., отношение числа выборок с доминированием данного вида к общему числу выборок, в которых встречается данный вид. Нам представляется целесообразным при анализе структурных состояний видовой структуры сообщества использовать частоты встречаемости основных видов в разных статусах доминирования: как доминанта или абсолютного доминанта (*d*), субдоминанта (*sd*), второстепенного вида (*ssd*).

Мы будем исследовать структуру *P*-микоценозов с помощью величин показателя постоянства (*C*) и доминирования (*D*) [Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2004], а также, с помощью величины частоты встречаемости в том или ином статусе доминирования (f_{ssd}, f_{sd}, f_d) видов *P*-микоценозов применительно к совокупности сходных биоценозов региона исследований. Собственно целостное представление о видовой структуре *P*-микоценоза дает распределение видов-участников в некотором порядке (например, в порядке уменьшения показателя постоянства) по осредненным показателям доминирования (первый аспект структуры) и по удельным частотам их участия в сообществе (второй аспект структуры). Эти распределения могут быть представлены в виде гистограммы показателей доминирования видов (первый аспект) и гистограммы частот участия их в статусе доминирования (второй аспект), и найдены – в некоторой инвариантной форме – для *P*-микоценозов древостоев разного санитарного состояния (разных категорий состояния жизнеспособности) и регионального *P*-микоценоза в целом.

В процессе обследования 17 дубовых древостоев в составе 5 нагорных дубрав региона исследований было изучено соответственно 17 локальных *P*-микоценозов на живых деревьях дуба. Постоянное присутствие в составе локальных *P*-микоценозов обнаруживают три вида: *F. hepatica* (ПО), *F. robusta* (ЛДТ), *L. sulphureus* (СЖТ). Микоценозачейки с участием ПО были обнаружены в составе всех 17 *P*-микоценозов (*C*=100%). Микоценозачейки ЛДТ были обнаружены также в составе всех 17 *P*-микоценозов (*C*=100%). Микоценозачейки СЖТ были обнаружены в составе 16 *P*-микоценозов из 17 (*C*=94.1%). Отсутствие находки СЖТ в одном *P*-микоценозе из 17, вероятнее всего, не отражает действительной ситуации в этом *P*-микоценозе и является результатом ошибки исследования.

Микоценозачейки с участием *I. dryophila* (ДЛТ) были обнаружены в составе 8 локальных *P*-микоценозов из 17 (*C*=47.1%). Т.е. этот вид может рассматриваться как добавочный. Остальные виды являются случайными для *P*-регионального микоценоза: *D. quercina* (ДГ) (*C*=17.6%), *H. croceus* (ШТ) (*C*=17.6%), *P. dryadeus* (ДТ) (*C*=11.8%), *P. squamosus* (ЧТ) (*C*=11.8%), *G. frondosa* (ГК) (*C*=5.9%), *F. fomentarius* (НТ) (*C*=5.9%).

Три постоянных вида регионального *P*-микоценоза – ПО, ЛДТ и СЖТ – являются и самыми массовыми видами в его составе (табл.). Согласно осредненным значениям показателей доминирования этих видов ($\bar{D}_{ПО}, \bar{D}_{ЛДТ}, \bar{D}_{СЖТ}$) в локальных микоценозах древостоев лучшего состояния ($\bar{K}C=2.1 \pm 0.03$ балла, см. табл.) – ПО и ЛДТ выступают, в соответствие со шкалой Любарского субдоминантами ($\bar{D}_{ПО}=33.3\%, \bar{D}_{ЛДТ}=21.1\%$, соответственно), СЖТ – доминантом ($\bar{D}_{СЖТ}=39.8\%$). Осредненный статус ДЛТ в *P*-микоценозе древостоев лучшего состояния (см. табл.) близок к второстепенному ($\bar{D}_{ДЛТ}=3.5\%$). Остальные виды можно рассматривать как малозначимые.

Таблица

Участие видов-представителей в составе локальных *P*-микоценозов на живом субстрате в древостоях нагорных дубрав

Table

Participation of representative species of the local *P*-mycocenosis on live oak trees in stands of coppice upland oak forests

Древостой дубравы-год	Значения показатель доминирования (<i>D</i>) для видов-представителей, %										КС, балл
	ПО	ЛДТ	СЖТ	ДЛТ	ДГ	ШТ	ДТ	ЧТ	ГК	НТ	
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
КД-13*	38.5	7.7	46.2	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0
КД-11	8.3	25.0	58.3	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.1
ГЛ-13	62.5	25.0	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.1
ШД-11	26.3	10.5	63.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2
ГЛ-12	50.0	25.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2
КД-10	14.3	33.3	33.3	4.8	0.0	4.8	0.0	4.8	0.0	4.8	2.2

Окончание таблицы
End of table

1	2	4	3	5	6	8	7	11	9	10	11
$\bar{x} \pm s_x$	33.3± 8.55	21.1± 4.03	39.8± 8.04	3.5± 1.62	0.0	0.8± 0.8	0.0	0.8± 0.8	0.0	0.8± 0.8	2.1± 0.03
Д-13	71.4	7.1	21.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3
Д-11	47.6	4.8	38.1	4.8	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3
М-13	50.0	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3
М-10	50.0	33.3	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3
ШД-12	58.6	17.2	20.7	3.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3
ШД-10	33.3	21.2	27.3	6.1	3.0	3.0	3.0	0.0	1 (3.0)	0.0	2.3
$\bar{x} \pm s_x$	51.8± 5.15	22.3± 6.96	20.7± 5.14	2.4± 1.12	1.3± 0.85	0.5± 0.5	0.5± 0.5	0.0	0.5± 0.5	0.0	2.3± 0.0
КД-14	50.0	25.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4
КД-12	7.7	7.7	69.2	0.0	0.0	7.7	0.0	7.7	0.0	0.0	2.4
ШД-13	50.0	25.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5
Д-14	50.0	22.2	16.7	5.5	5.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5
Д-12	60.0	8.6	25.7	2.8	0.0	0.0	2.8	0.0	0.0	0.0	2.5
$\bar{x} \pm s_x$	43.5± 9.17	17.7± 3.93	32.3± 9.37	1.7± 1.10	1.1± 1.1	1.5± 1.54	0.6± 0.56	1.5± 1.54	0.0	0.0	2.5± 0.02

Примечание: ¹ – древостой дубравы (КД – Коровина Дача; ГЛ – Графовский Лес; ШД – Шебекинская Дача; Д – Дубовое; М – Массив), * – год обследования (13 – 2013; 11 – 2011; 12 – 2012; 10 – 2010; 14 – 2014).

При этом, частоты встречаемости основных видов *P*-микоценоза в том или ином статусе доминирования следующие (см. табл.). Частоты встречаемости ПО в разных статусах доминирования: $f_{ssd}=2/6$ (33.3%) (т.е., ПО в 2 из 6 локальных *P*-микоценозов является в роли второстепенного вида), $f_{sd}=1/6$ (16.7%), $f_d=3/6$ (50.0%). Частоты встречаемости ЛДТ: $f_{ssd}=2/6$ (33.3%), $f_{sd}=4/6$ (66.7%). Частоты встречаемости СЖТ: $f_{ssd}=1/6$ (16.7%), $f_{sd}=2/6$ (33.3%), $f_d=3/6$ (50.0%). Остальные виды во всех локальных *P*-микоценозах, в которых они встречаются, выступают в роли второстепенных.

Структура *P*-микоценоза (в аспекте распределения видов по показателю доминирования) в древостоях лучшего состояния представлена на рисунке 1 (выборка 1).

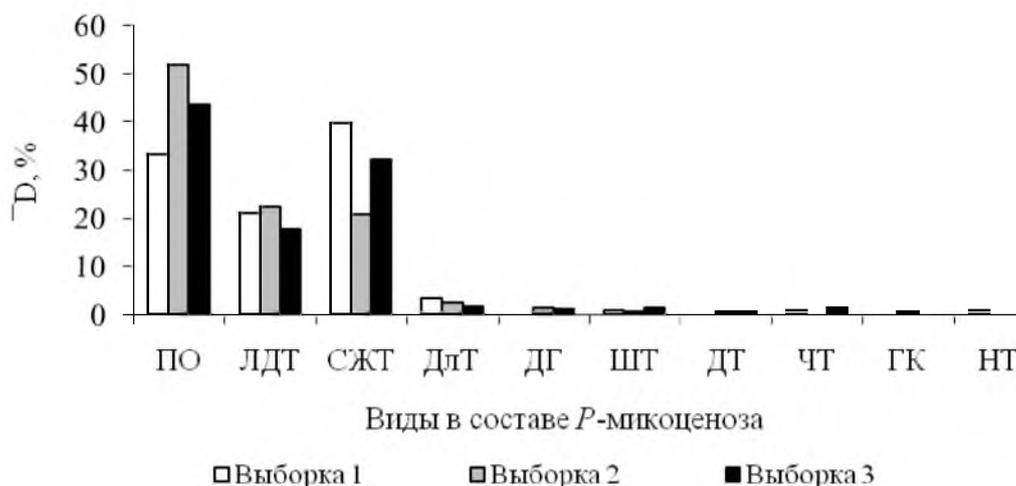


Рис. 1. Распределение видов-участников *P*-микоценоза по средним значениям показателя доминирования (\bar{D} , %) в древостоях лучшего (выборка 1), среднего (выборка 2) и худшего (выборка 3) состояния в составе нагорных дубрав

Fig. 1. The distribution of the species of representatives *P*-mycocenosis on average values of the index of dominance (\bar{D} , %) in the stands of the best (sample 1), medium (sample 2) and worst (sample 3) state viability in the composition of coppice upland oak forests

Согласно осредненным значениям показателей доминирования видов, составляющих видовое ядро *P*-микоценоза в выборке древостоев среднего состояния ($\overline{KC}=2.3\pm 0.0$ балла, см. табл.) – ПО выступает доминантом ($\overline{D_{ПО}}=51.8\%$), ЛДТ и СЖТ – субдоминантами ($\overline{D_{ЛДТ}}=22.3\%$, $\overline{D_{СЖТ}}=20.7\%$, соответственно). Осредненный статус остальных представителей, встречающихся в составе локальных *P*-микоценозов выборки, в том числе и ДЛТ, – малозначимые виды (см. табл.).

При этом, частоты встречаемости основных видов *P*-микоценоза в том или ином статусе доминирования следующие (см. табл.). Частота встречаемости ПО: $f_{ssd}=0$, $f_{sd}=1/6$ (16.7%), $f_d=5/6$ (83.3%). Частота встречаемости ЛДТ: $f_{ssd}=2/6$ (33.3%), $f_{sd}=3/6$ (50.0%); $f_d=1/6$ (16.7%) (в отсутствие СЖТ). Частоты встречаемости СЖТ: в одном *P*-микоценозе не отмечен (см. табл.), $f_{sd}=4/5$ (80.0%), $f_d=1/5$ (20.0%).

Остальные виды во всех локальных *P*-микоценозах, в которых они встречаются, выступают в роли второстепенных (см. табл.). Структура *P*-микоценоза (по показателю доминирования) в древостоях среднего состояния жизнеспособности представлена на рисунке 1 (выборка 2).

Согласно осредненным значениям показателей доминирования видов, составляющих видовое ядро *P*-микоценоза в выборке древостоев худшего состояния ($\overline{KC}=2.5\pm 0.02$ балла, см. табл.) – ПО выступает доминантом ($\overline{D_{ПО}}=43.5\%$), ЛДТ и СЖТ – субдоминантами ($\overline{D_{ЛДТ}}=17.7\%$, $\overline{D_{СЖТ}}=32.3\%$, соответственно). Осредненный статус остальных представителей, встречающихся в составе локальных *P*-микоценозов – малозначимые виды (см. табл.).

При этом, частоты встречаемости основных видов *P*-микоценоза в том или ином статусе доминирования следующие (см. табл.). Частоты встречаемости ПО: $f_{ssd}=1/5$ (20.0%), $f_d=4/5$ (80.0%). Частоты встречаемости ЛДТ: $f_{ssd}=2/5$ (40.0%), $f_{sd}=3/5$ (60.0%). Частоты встречаемости СЖТ: $f_{sd}=4/5$ (80.0%), $f_d=1/5$ (20.0%) (при низкой представленности ПО).

Структура *P*-микоценоза (по показателю доминирования) в древостоях худшего состояния представлена на рисунке 1 (выборка 3).

Соотношение показателей доминирования представителей видового ядра *P*-микоценоза, а также распределение основных видов по частоте доминирования для выборок древостоев среднего и худшего состояния обнаруживают сходство и могут быть противопоставлены распределению видов по доминированию и частоте доминирования в *P*-микоценозах древостоев лучшего состояния.

Иными словами, можно говорить о существовании двух основных структурных состояний, определяющих структуру регионального *P*-микоценоза биоценозов нагорных дубрав (рис. 2). Одно представлено видовой структурой *P*-микоценоза в дубовых древостоях лучшего санитарного состояния ($KC=2.0-2.2$ балла) (см. табл., рис. 2: выборка 1), другое – видовой структурой *P*-микоценоза в дубовых древостоях худшего санитарного состояния ($KC\geq 2.3$ балла) (см. табл., см. рис. 2: выборка 2).



Рис. 2. Распределение видов в составе *P*-микоценоза по частотам встречаемости в статусе доминирования и абсолютного доминирования (f_d , %) в древостоях лучшего (выборка 1) и среднего и худшего (выборка 2) состояния

Fig. 2. The distribution of the species in the composition of *P*-mycocenosis on frequencies of occurrence in the status of dominance and absolute domination (f_d , %) in the stands of the best (sample 1) and the medium and worst (sample 2) state viability



Для первой структуры (в аспекте распределения видов по частоте доминирования) характерно не выраженное доминирование ПО ($f_d=50.0\%$) и СЖТ ($f_d=50.0\%$) (см. табл., см. рис. 2: выборка 1). ЛДТ в этом случае выступает преимущественно на ролях субдоминанта (см. табл.), ни разу не выступая доминантом ($f_d=0.0\%$). Для второй структуры характерно выраженное доминирование ПО ($f_d=9/11$ (81.8%) и слабо выраженное доминирование СЖТ ($f_d=2/10$ (20.0%) (см. табл., см. рис. 2: выборка 2), при выраженном субдоминировании этого вида. ЛДТ в этом случае выступает преимущественно в ролях субдоминанта и второстепенного вида, и единожды (в отсутствие СЖТ) в качестве доминанта ($f_d=1/11$ (9.1%). Остальные виды *P*-микоченоза в любом случае – или малозначимые или второстепенные виды.

Обращают на себя внимание выбивающееся из общего ряда высокое значение показателя доминирования ПО в *P*-микоченозе древостоя ГЛ-13 (см. табл.) из выборки древостоев лучшего состояния, а, также, низкое значение того же показателя для *P*-микоченоза древостоя КД-12 (см. табл.) из выборки древостоев худшего состояния.

Зная местную специфику приуроченности ПО к древостоям антропогенно трансформированных дубрав [Дунаева и др., 2014], можно предположить, что в первом случае мы имеем дело с древостоем, для которого характерны: высокая доля деревьев с дуплами и высокая доля деревьев клоновых биогрупп – т. е. показателей сильной антропогенной трансформации древостоя, несмотря на низкое значение величины КС=2.1 балла (относительно высокий уровень состояние жизнеспособности древостоя). Во втором случае – мы имеем дело с древостоем, для которого характерны: низкая доля деревьев с дуплами и низкая доля деревьев клоновых биогрупп, несмотря на высокое значение величины КС (обусловленное, вероятно, высоким участием в составе древостоя ограниченно жизнеспособных, нежизнеспособных и сухостойных деревьев).

Если поднять и проанализировать первичный эмпирический материал, то высказанное предположение находит свое подтверждение. Так, для выборки древостоев лучшего состояния среднее значение величины процентной доли вегетирующих деревьев, имеющих комлевые дупла, равно $24.0 \pm 2.68\%$; среднее значение процентной доли порослевых биогрупп с участием вегетирующих деревьев (от общего числа учтенных вегетирующих деревьев) – $30.4 \pm 2.79\%$. А для древостоя ГЛ-13 рассчитанные значения указанных величин следующие: 29.0% и 40.0%, соответственно. Для выборки древостоев худшего состояния среднее значение величины процентной доли вегетирующих деревьев, имеющих комлевые дупла, равно $30.4 \pm 4.22\%$; среднее значение процентной доли порослевых биогрупп с участием вегетирующих деревьев (от общего числа учтенных вегетирующих деревьев) – $38.9 \pm 2.15\%$. А для древостоя КД-12 рассчитанные значения указанных величин следующие: 21.6% и 33.3%, соответственно.

Таким образом, структуры локальных *P*-микоченозов в древостоях ГЛ-13 и КД-12 (двух их семнадцати обследованных) следует оценивать как некоторый вероятностный элемент в вероятностно-детерминированной системе взаимообусловленной смены состояний видовой структуры *P*-микоченоза и состояний жизнеспособности дубового древостоя, и рассматривать их в связи с ординацией по градиенту состояния древостоя, как отдельные редкие структурные состояния регионального *P*-микоченоза.

Следует ожидать, что для полного ряда обследованных древостоев (с учетом ГЛ-13 и КД-12) между величиной категории состояния жизнеспособности дубового древостоя КС и показателями доминирования представителей видовой ядра локального *P*-микоченоза будет отсутствовать достоверная корреляционная зависимость. И это действительно так. Коэффициент корреляции между величиной КС и показателем доминирования ПО ($D_{по}$) в *P*-микоченозах древостоев нагорных дубрав: $r=0.26$, $t_{\phi}=1.06$, $t_{st}=2.13$ для $P=95\%$, $k=15$. Между величиной КС и $D_{сжт}$: $r=-0.25$, $t_{\phi}=1.02$, $t_{st}=2.13$ для $P=95\%$, $k=15$). Между величиной КС и $D_{лдт}$: $r=-0.02$, $t_{\phi}=0.09$, $t_{st}=2.13$ для $P=95\%$, $k=15$.

Но если не учитывать данные по ГЛ-13, КД-12, то между КС и $D_{по}$ проявляется тесная положительная зависимость: $r=0.56$, $t_{\phi}=2.42$, $t_{st}=2.16$ для $P=95\%$, $k=13$. Между КС и $D_{сжт}$ – тесная отрицательная зависимость: $r=-0.57$, $t_{\phi}=2.49$, $t_{st}=2.16$ для $P=95\%$, $k=13$. Между КС и $D_{лдт}$ никакой зависимости не обнаруживается: $r=0.06$, $t_{\phi}=0.23$, $t_{st}=2.16$ для $P=95\%$, $k=13$.

Таким образом, с известным допущением можно рассматривать наличие взаимообусловленности между санитарным состоянием дубового древостоя и соотношением доминирования в составе видовой ядра *P*-микоченоза: чем хуже состояние дубовых древостоев, тем выше показатель доминирования ПО и ниже показатель доминирования СЖТ. Между КС и $D_{лдт}$ никакой зависимости не обнаруживается.

Возвращаясь к анализу видовой структуры, и развивая представления о существовании двух основных структурных состояний, определяющих структуру регионального *P*-микоченоза биоченозов нагорных дубрав, уточним соотношения показателей доминирования представителей видовой ядра *P*-микоченозов древостоев наилучшего (КС=2.0–2.2 балла) и



наихудшего состояния ($KC=2.4-2.5$ балла), исключая из рассмотрения данные для древостоев ГЛ-13, КД-12. Соотношение средних значений показателей доминирования $\bar{D}_{по}:\bar{D}_{лдт}:\bar{D}_{сжт}$ по выборке древостоев наилучшего состояния: 27.5%:20.3%:45.2%. При этом частоты встречаемости ПО в разных статусах доминирования следующие: $f_{ssd}=2/5$ (40.0%), $f_{sd}=1/5$ (20.0%), $f_a=2/5$ (40.0%). Частоты встречаемости ЛДТ: $f_{ssd}=2/5$ (40.0%), $f_{sd}=3/5$ (60.0%). Частоты встречаемости СЖТ: $f_{ssd}=0$ (0.0%), $f_{sd}=2/5$ (40.0%), $f_a=3/5$ (60.0%).

Соотношение средних значений показателей доминирования $\bar{D}_{по}:\bar{D}_{лдт}:\bar{D}_{сжт}$ по выборке древостоев наихудшего состояния: 52.5%:23.1%:20.2%. При этом частоты встречаемости ПО: $f_{ssd}=0$ (0.0%), $f_{sd}=0$ (0.0%), $f_a=4/4$ (100.0%). Частоты встречаемости ЛДТ: $f_{ssd}=1/4$ (25.0%), $f_{sd}=3/4$ (75.0%). Частоты встречаемости СЖТ: $f_{ssd}=0$ (0.0%), $f_{sd}=4/4$ (100.0%), $f_a=0$ (0.0%). Таким образом, еще более четко проявляется разница между двумя выделенными нами видовыми структурными состояниями регионального *P*-микоценоза: для первого характерно выраженное субдоминирование ПО при доминировании или субдоминировании СЖТ, для второго – выраженное доминирование ПО при выраженном субдоминировании СЖТ и ЛДТ.

Выводы

1. В составе регионального *P*-микоценоза на живых деревьях дуба в биоценозах порослевых нагорных дубрав юго-запада Белгородской области отмечены 10 видов Polyporaceae s. l. Три вида – печеночница обыкновенная (ПО), ложный дубовый трутовик (ЛДТ), серно-желтый трутовик (СЖТ) – являются постоянными членами сообщества патогенных трутовых на дубе. Один вид (дуболюбивый трутовик) является добавочным. Остальные виды рассматриваться как случайные члены сообщества. Постоянные члены регионального *P*-микоценоза обнаруживают также высокие показатели доминирования в локальных *P*-микоценозах и образуют видовое ядро сообщества патогенных трутовых на дубе. Остальные виды во всех локальных микроценозах, в которых они встречаются, выступают в роли второстепенных.

2. Выявлено 2 основных структурных состояния видовой структуры регионального *P*-микоценоза (в аспекте распределения видов по частоте доминирования): видовая структура *P*-микоценоза в дубовых древостоях лучшего санитарного состояния ($KC=2.0-2.2$ балла) и видовая структура *P*-микоценоза в дубовых древостоях худшего санитарного состояния ($KC \geq 2.3$ балла). Для первой структуры характерно не выраженное доминирование ПО ($f_a=50.0\%$) и СЖТ ($f_a=50.0\%$). ЛДТ в этом случае выступает преимущественно на ролях субдоминанта. Для второй структуры характерно выраженное доминирование ПО ($f_a=81.8\%$) и слабо выраженное доминирование СЖТ ($f_a=20.0\%$), при выраженном субдоминировании этого вида. ЛДТ в этом случае выступает преимущественно в ролях субдоминанта и второстепенного вида, и единожды (в отсутствие СЖТ) в качестве доминанта ($f_a=9.1\%$). Остальные виды *P*-микоценоза в любом случае – или малозначимые или второстепенные виды.

3. С известным допущением можно рассматривать наличие взаимообусловленности между санитарным состоянием дубового древостоя и соотношением доминирования в составе видового ядра *P*-микоценоза. Так, для ординационного ряда характерных дубовых древостоев коэффициент корреляции между значениями величины категории состояния дубового древостоя KC и значениями показателями доминирования печеночницы обыкновенной ($D_{по}$) существует достоверная положительная зависимость: $r=0.56$, $t_{\phi}=2.42$, $t_{st}=2.16$ для $P=95\%$, $k=13$. Между KC и $D_{сжт}$ – достоверная отрицательная: $r=-0.57$, $t_{\phi}=2.49$, $t_{st}=2.16$ для $P=95\%$, $k=13$. Между KC и $D_{лдт}$ какой-либо зависимости не обнаружено.

Список литературы References

1. Быков В.А. 1983. Экологический словарь. Алма-Ата, Наука, 216.
1. Вукон В.А. 1983. 'Ekologicheskiy slovar' [Ecology dictionary]. Alma-Ata, Nauka, 216. (in Russian)
2. Дунаева Е.Н., Дунаев А.В., Калугина С.В. 2013. Особенности распространенности печеночницы обыкновенной *Fistulina hepatica* Fr. в порослевых дубравах. Научные ведомости БелГУ. Естественные науки, 23 (10): 5–12.
2. Dunaeva E.N., Dunaev A.V., Kalugina S.V. 2013. Features of the prevalence of the beefsteak fungus *Fistulina hepatica* Fr. in coppice oak forests. Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennyye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 23 (10): 5–12. (in Russian)
3. Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М., Высшая школа, 352.
3. Lakin G.F. 1990. Biometriya [Biometrics]. Moscow, Vysshaya shkola, 352. (in Russian)
4. Любарский Е.Л. 1975. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань, КГУ: 3–16.



- Lyubarskiy E.L., 1975. Principles and methods of research of a morphostructure of cenopopulation. *In: Struktura tsenopulyatsiy* [The structure of populations]. Kazan, KGU: 3–16. (in Russian)
5. Мухин В.А. 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, Наука, 231.
- Mukhin V.A. 1993. Biota ksilotrofnikh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Biota xylo-trophic basidiomycetes of the West Siberian plain]. Ekaterinburg, Nauka, 231. (in Russian)
6. Руководство по планированию, организации и ведению лесопатологических обследований. Приложение 3 к Приказу рослесхоза от 29.12.2007 №523. Электронный ресурс. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (9 февраля 2013).
- Guide to planning, organization and maintaining of forest-pathological inspections. Annex 3 to the Order of FFA of 29.12.2007 N. 523. Available at: <http://www.rosleshoz.gov.ru>. (accessed 9 february 2013). (in Russian)
7. Сафонов М.А. 2006. Ресурсное значение ксилотрофных грибов лесов Южного Приуралья. Дис. ... д-ра биол. наук. Оренбург, 468.
- Safonov M.A. 2006. Resursnoe znachenie ksilotrofnikh gribov lesov Yuzhnogo Priural'ya [Resource value of xylo-trophic fungi forests of the southern Urals]. Diss. ... doct. biol. sciences. Orenburg, 468. (in Russian)
8. Степановских А.С. 2001. Экология. М., ЮНИТИ–Дана, 703.
- Stepanovskikh A. S. 2001. Ekologiya [Ecology]. Moscow, YuNITI–Dana, 703. (in Russian)
9. Ушаков Е.В. 2005. Введение в философию и методологию науки. М., Изд-во Экзамен, 528.
- Ushakov E.V. 2005. Vvedenie v filosofiyu i metodologiyu nauki [Introduction to the philosophy and methodology of science]. Moscow, Izd-vo Ekzamen, 528. (in Russian)
10. Чернова Н.М., Былова А.М. 2004. Общая экология. М., Дрофа, 411.
- Chernova N.M., Bylova A.M. 2004. Obshchaya ekologiya [General ecology]. Moscow, Drofa, 411. (in Russian)
11. De Vries M. 1937. Methods used in plant sociology and agricultural botanical grassland research. *Herbage review*, 5: 25–30.
12. Dunayev A.V., Tokhtar V.K., Dunayeva E.N., Kalugina S.V. 2014. Popularity of species of polypores which are parasitic upon oaks in coppice oakeries of the South-Western Central Russian Upland in Russian Federation. *Advances in Environmental Biology*, 8 (13): 34–37.
13. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. Dictionary of the fungi. Wallingford, CABT Europe-UK, 771.