



УДК 582.287.237:581.553

**ОБЩНОСТЬ ПАТОГЕННЫХ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ НА ДУБЕ ЧЕРЕШЧАТОМ
В СТРУКТУРЕ БИОГЕОЦЕНОЗА ДУБРАВЫ И СТРОЕНИЕ ЭТОЙ
ОБЩНОСТИ**

**THE COMMUNITY OF PATHOGENIC POLYPORE FUNGI ON PEDUNCULATE
OAK IN STRUCTURE OF OAK FORESTS BIOGEOCENOSIS AND STRUCTURE
THIS COMMUNITY**

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

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: Dunaev_A@bsu.edu.ru

Аннотация

В статье разрабатываются концепция положения общности патогенных трутовых грибов Polyporaceae s. l. на дубе черешчатом *Quercus robur* L. в структуре дубравного биоценоза как компонента биогеоценоза дубравы и принцип пространственно-экологического строения этой общности. Определены положения и понятия таких структур как P_Q -микопатоценоз и элементарный P_Q -микопатоценоз. Проанализирован общий принцип пространственного строения отвлечённого элементарного P_Q -микопатоценоза. Показано, что элементарный P_Q -микопатоценоз – это контур индивидуальной общности патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом определенного пространственного строения, все структуры которого сосредоточены в подкрановом фитогоризонте дубового древостоя и связаны с экоморфологией отдельных деревьев дуба и их поствитальных образований; их групп и объединений в составе фитосинузий. Элементарный P_Q -микопатоценоз – это система, обнаруживающая закономерное сложение из индивидуальных микоячеек, микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий патогенных трутовых грибов, приуроченных к дубу.

Abstract

In the article develops the concept of the provisions of community of Pathogenic Polypore Fungi Polyporaceae s. l. (PPF) on Pedunculate oak *Quercus robur* L. in the structure of oak forest biocenosis, as a component of oak forest biogeocenosis, and the principle of spatial-ecological structure of this community. Defined terms and concepts such as P_Q -mycopathocenosis and elementary P_Q -mycopathocenosis. Analyzed the general principle of the spatial structure of abstract elementary P_Q -mycopathocenosis. It is shown that elementary P_Q -mycopathocenosis is a contour of individual community Pathogenic Polypore Fungi on Pedunculate oak a certain spatial structure, all structures which are concentrated in under-the-crown phytohorizon oak stands and are associated with ecomorphological individual oak trees and their post vitality formations; groups and associations in the composition of fitosynusia. Elementary P_Q -mycopathocenosis is a system that detects a logical addition of the individual mycocells, mycocenocells, mycosynusia and macromycosynusia of PPF dedicated to the oak.

Ключевые слова: общность патогенных трутовых грибов Polyporaceae s. l. (ПТГ) на дубе черешчатом *Quercus robur* L., P_Q -микопатоценоз, пространственно-экологическое строение, микоценоячейка, микосинузия.

Key words: community of Pathogenic Polypore Fungi Polyporaceae s. l. (PPF) on Pedunculate oak *Quercus robur* L., P_Q -mycopathocenosis, spatial-ecological structure, mycocenocell, mycosynusia.



Введение

Сложность биогеоценоза-объекта предопределяет актуальность его дробления до неделимых, ещё сохраняющих качественную определённую биогенотическую или биоценозическую структуру, элементов. Дробления, конечно, умозрачительного, но основанного на опытном знании об однородности-неоднородности, соразмерности-несоразмерности, определённости-неопределённости и т. п. выделяющихся частей биогеоценоза и биоценоза в его составе. Состоятельность такого подхода очевидна. Например, Н.В. Дылис, в отношении изучения консорций – важных структурно-функциональных единиц биоценоза и биогеоценоза – отмечал, что «с биогеоценологической точки зрения весьма важно более дробное расчленение консорции на соответствующие подразделения консортов, связанных с отдельными органами центрального автотрофного вида растений, ибо значение их в жизни детерминанта консорции и в функционировании биогеоценоза неодинаково» [Дылис, 1978, с. 28]. Сложность и многообразие системы биогеоценоза и отдельных его частей предопределяет также необходимость выработки приемлемого терминологического аппарата, преодолевающего трудности разнотолкования уже употребляемых понятий и разрешающего конфликт между традиционными и только вводимыми в оборот понятиями. А то, что новые понятия могут быть востребованы, предвиделось ещё в период раннего становления биогеоценологии [Дылис, 1978, с. 29].

Перед современным естествоиспытателем возникает круг задач, связанных с упорядочением и приведением в соответствие с общей биогеоценологической концепцией своей сложившейся совокупности знаний об изучаемом объекте природы. Таким объектом в нашем случае является общность патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом (ПТГ на дубе, или просто ПТГ), рассматриваемая в свете отдельного направления лесной биогеоценологии – лесной микоценологии [Стороженко, 2010, 2013, 2015]. Цель настоящей работы заключалась в следующем: определить границы места общности ПТГ в структуре биогеоценоза лесостепной дубравы и проанализировать её пространственное строение. При этом ставились и решались следующие задачи:

1. Показать нюансы современного видения строения лесного биогеоценоза и биоценоза в его составе;
2. Детализировать структуру биогеоценоза дубравы до уровня общности ПТГ;
3. Представить пространственное строение этой общности.

Объекты и методика

Объект исследований – общность ПТГ в составе биогеоценоза и биоценоза дубравы. Предмет исследований – строение общности ПТГ. Исходный опытный материал был получен в процессе многолетних лесоводственных и микопатогенологических обследований дубовых древостоев в составе байрачных, нагорных и надпойменно-террасовых дубравных урочищ Белгородской области РФ, результаты которых отражались в полевых журналах. Для анализа структуры из полевых журналов была выбрана информация о типе леса; составе, состоянии и строении древостоя; встречаемости и приуроченности отдельных видов ПТГ на обследованных лесорастительных участках. В качестве инструмента анализа использовался системно-структурный метод в рамках системного подхода [Ушаков, 2005].

Результаты и их обсуждение

Начнём с того, что биогеоценоз (наземный) – это биокосная система [Сукачёв, Дылис, 1964; Дылис, 1978], для которой характерны: 1) привязанность к определённому участку земной поверхности; 2) интегрированность биотического (живого) и абиотического (косного) компонентов; 3) связанность компонентов посредством обмена веществом и энергией; 4) внутренне противоречивое и динамическое единство. Биогеоценозы выступают элементами строения биогеосферы [Дылис, 1978; Зубков, 1996].

и, в свою очередь, образованы внутрибиогеоценотическими биокосными системами [Зубков, 1996].

Биоценоз – биотический компонент биогеоценоза, который включает все организмы, связанные экологическими отношениями в границах участка земной поверхности, занимаемого биогеоценозом. В общем случае границы биоценоза могут не совпадать с границами биогеоценоза [Зубков, 1996]. Биоценозы выступают элементами строения биосферы и, в свою очередь, образованы внутрибиоценотическими системами [Дылис, 1978, Номоконов, 1989]. Очевидно, что обмен веществом и энергией с косной средой (абиотикой) – внешний по отношению к биоценозу процесс, и сам по себе биоценологический объект есть лишь совокупность организмов разных видов, связанных внутренними взаимоотношениями в границах определённой территории. Как сам биоценоз в составе биогеоценоза является сообществом организмов, так и составляющие его, по логике вещей, должны являться более дробными сообществами, выделяемыми на основании всё усиливающегося внутреннего единства.

В составе биоценоза как биоконпонента биогеоценоза традиционно выделяли [Сукачѳв, Дылис, 1964; Сукачѳв, 1973; Дылис, 1978] растительное сообщество (фитоценоз), микробное сообщество (микробоценоз), животное сообщество (зооценоз). (Грибное сообщество (микоценоз) не выделяли до недавнего времени, и о нём речь пойдёт ниже). Подобное разъятие биоценоза во многом искусственно [Номоконов, 1989; Зубков, 1996]. Перечисленные структуры должны рассматриваться в большей мере в качестве блоков биоты – совокупностей представителей флоры, микробного населения и фауны, лишь в самом общем виде связанных между собой. Подразделение биоценоза на биотические совокупности служит целям первичного упорядочивания «внутрибиоценотического хаоса» по представительствам разных форм жизни – растений, микроорганизмов, животных. Не вдаваясь в обсуждение более современных (вероятно – и более совершенных) концептуальных схем структурно-функционального строения биоценозов и биогеоценозов [Номоконов, 1989; Зубков, 1996], остановимся на классическом варианте схемы биогеоценоза, предложенной В.Н. Сукачѳвым [1973] (рис. 1).

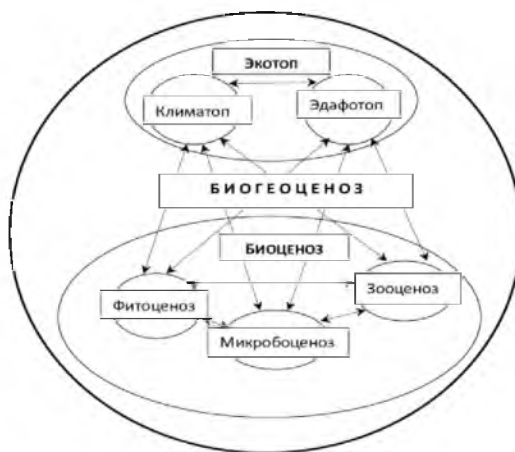


Рис. 1. Схема строения лесного биогеоценоза В.Н. Сукачѳва [1973]
 Fig. 1. Scheme of the forest biogeocenosis structure of V.N. Sukachev [1973]

В составе биоценоза (см. рис. 1) обособлены 3 блока биотических совокупностей: фитоценоз, микробоценоз и зооценоз. Обращает на себя внимание отсутствие среди биотических совокупностей блока, представляющего грибные организмы. Во времена В.Н. Сукачѳва природа грибов, ныне выделяемых в отдельное царство (Fungi), ещё не была изучена во всей своей отличительной полноте [Стороженко, 2015], и они рассматривались в составе фитоценоза [Сукачѳв, 1973]. В свете последних представлений об особом, самостоятельном пути эволюции грибной формы жизни [Гарибова, Лекомцева, 2005] схема строения лесного биогеоценоза В.Н. Сукачѳва в части строения биоценоза была переосмыслена и дополнена [Стороженко, 2013, 2015]. Приведем классическую схему строения лесного

биогеоценоза В.Н. Сукачева [1973], дополненную В.Г. Стороженко [2015, с. 206] (рис. 2). Согласно этой схеме (см. рис. 2) «микоценоз» обоснованно выделен из «фитоценоза», «... поскольку грибной консорт имеет все признаки самостоятельной ценотической структуры ...» [Стороженко, 2015, с. 205]. В полном согласии с таким дополнением мы всё же склонны рассматривать микроценоз биоценоза тоже преимущественно как биотическую совокупность (грибную биоту биоценоза): собственно ценотическое качество, по нашему разумению, приобретают более дифференцированные грибные общности, представляющие настоящее биоморфоэкологическое, а не единственно филогенетическое, внутреннее единство. Впрочем, взгляды на этот вопрос могут быть различны [Сафонов, 2004; Стороженко, 2008], в связи с чем пока правильнее было бы говорить о «микоценозе-микобиоте».

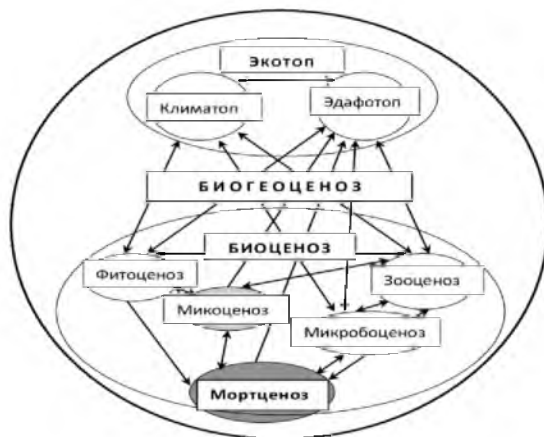


Рис. 2. «Дополненная схема строения лесного биогеоценоза В.Н. Сукачёва»

[по: В. Г. Стороженко, 2015, с. 206]

Fig. 2. "Supplemented scheme of the forest biogeocenosis structure of V.N. Sukachev"

[by: Storozhenko, 2015, p. 206]

Продолжая изучать схему лесного биогеоценоза В.Н. Сукачёва – В.Г. Стороженко (см. рис. 2), можно обратить внимание на ещё одно новое структурное построение – мортценоз – совокупность мёртвых объектов биологического происхождения – древесного и другого отпада, «вышедшего из состава фито- и зооценоза, но не перешедшего в состав почвы» [Стороженко, 2010, с. 282].

Тот, кто бывал в лесу, имеет представление о том, что древостой – основу лесного сообщества – образуют не только живые деревья. В составе древостоя встречаются сухостойные деревья, давно сломанные или вывернутые с корнем деревья, наконец – сухие лежащие ветви, пни и обрубки стволов – фрагменты деревьев. Все эти мёртвые объекты всегда существуют в составе древостоя: одни из них находятся в той или иной стадии разрушения, другие – вновь образуются как следствие гибели нежизнеспособных деревьев, отмирания отдельных частей деревьев или в результате лесохозяйственной деятельности.

Т. о., выведение, по крайней мере, из состава фитоценоза, отпада (мёртвой древесины) совершенно верная, на наш взгляд концептуальная операция, поскольку мёртвые биологические объекты – качественно иное, нежели живые организмы, и сообщества на их основе имеют свои принципиальные отличия. Достаточно вспомнить сапротрофные ценокомплексы [Номоконов, 1989]. Мортценоз, насколько можно судить, нельзя отнести ни к биотике ни к абиотике, в некотором смысле это поствитальная совокупность биогенных объектов в составе биогеоценоза, в одно и то же время – продуктов завершения жизнедеятельности организмов (и их частей) и основателей сапротрофных ценокомплексов.

Основу для устойчивого существования реального мортценоза и сообществ на его основе в составе лесного биоценоза создает, очевидно, древесный отпад, разложение которого, особенно крупномера, занимает достаточно длительное время при постоянном его образовании. В отличие от этого мёртвые объекты зоологической природы

разлагаются сравнительно быстро и их представительство в мортценозе не отличается постоянством. Вероятно, и большую часть мортмассы лесного биоценоза составляет именно древесный отпад. Наряду с этим, концептуальное выведение из состава фитоценоза растительного мортценоза уменьшает объём прежнего понятия «фитоценоз» и содержание нового понятия «фитоценоз» усиливает акцент на однозначности участия в составе растительного сообщества именно живых растительных организмов.

Исходя из вышесказанного, следует, с нашей точки зрения, уточнить понятие «фитоценоз», имея в виду сообщество живых растений, и ввести приемлемое понятие для совокупности мёртвых объектов растительной природы. Здесь должно пояснить, что мы имеем в виду мёртвые объекты растительной природы (за исключением опада), которые, потеряв собственный биотический статус (утратив «способность к фотосинтезирующим и метаболическим процессам»), остаются в структуре сообщества в качестве структурных элементов трофотопического каркаса, являясь основой формирования сообществ ксилотрофных видов. Такие структурные элементы остаются таковыми до тех пор, пока «не достигнут в процессе разложения порога, после которого возможно усвоение автотрофами» [Стороженко, 2010, с. 279].

Мы предлагаем следующее уточнённое понятие – «биофитоценоз» – сообщество живых растений в составе биоценоза, – которое, впрочем, не ново и имеет хождение (например, см. [Уразалиев, Омбаев, 2015]). Мы также предлагаем понятие «мортфитоценоз» – совокупность мёртвых объектов растительной природы (за исключением опада) в составе мортценоза. На наш взгляд это несколько дифференцирует такое структурное построение, как «мортценоз, включающий в себя древесный и другой отпад биологического происхождения ...» [Стороженко, 2010, с. 282]. Следует отметить, что положение мортценоза дискуссионно [Стороженко, 2010, 2015]: концептуально он может быть включён или не включён в состав биоценоза. В нашем представлении (рис. 3) мортценоз представляет особую структуру, не является в строгом смысле частью биоценоза и может быть выведен за его «рамки». Мортфитоценоз (см. рис. 3) отделяется от фитоценоза и также не является в строгом смысле частью биоценоза, а выступает частью мортценоза. Выделение мортценоза и мортфитоценоза в его составе рассматривается в данном случае как возможная концептуальная операция, демонстрирующая в итоге (см. рис. 3) возможный вариант схемы объективно сложной структуры биогеоценоза.

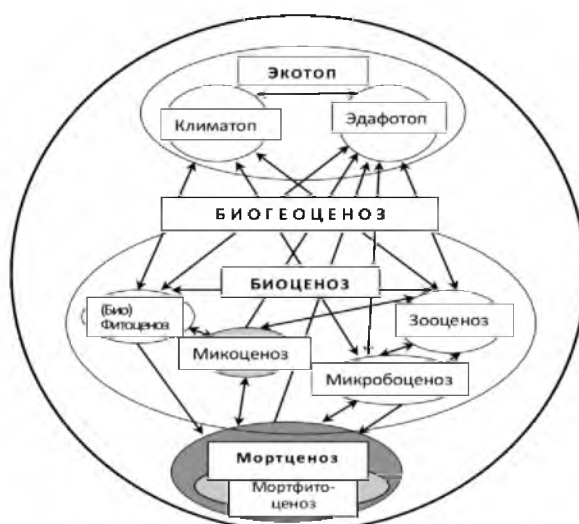


Рис. 3. Схема строения лесного биогеоценоза, уточнённая автором статьи (А.В. Дунаев)
 Fig. 3. Scheme of structure of forest biogeocenosis, revised by the the author (A.V. Dunaev)

Естественное сочетание сообщества живых растений (биофитоценоза) и совокупности мёртвых объектов растительной природы (за исключением опада) (мортфитоценоза) в пределах одного биогеоценоза представляет сложное целостное образование, которое раньше именовалось бы общим понятием «фитоценоз», но в свете

обладает своей собственной внутренней ценогической структурой, складывающейся на основе ценогической структуры дубравного фитоценоза-фитоценокомплекса.

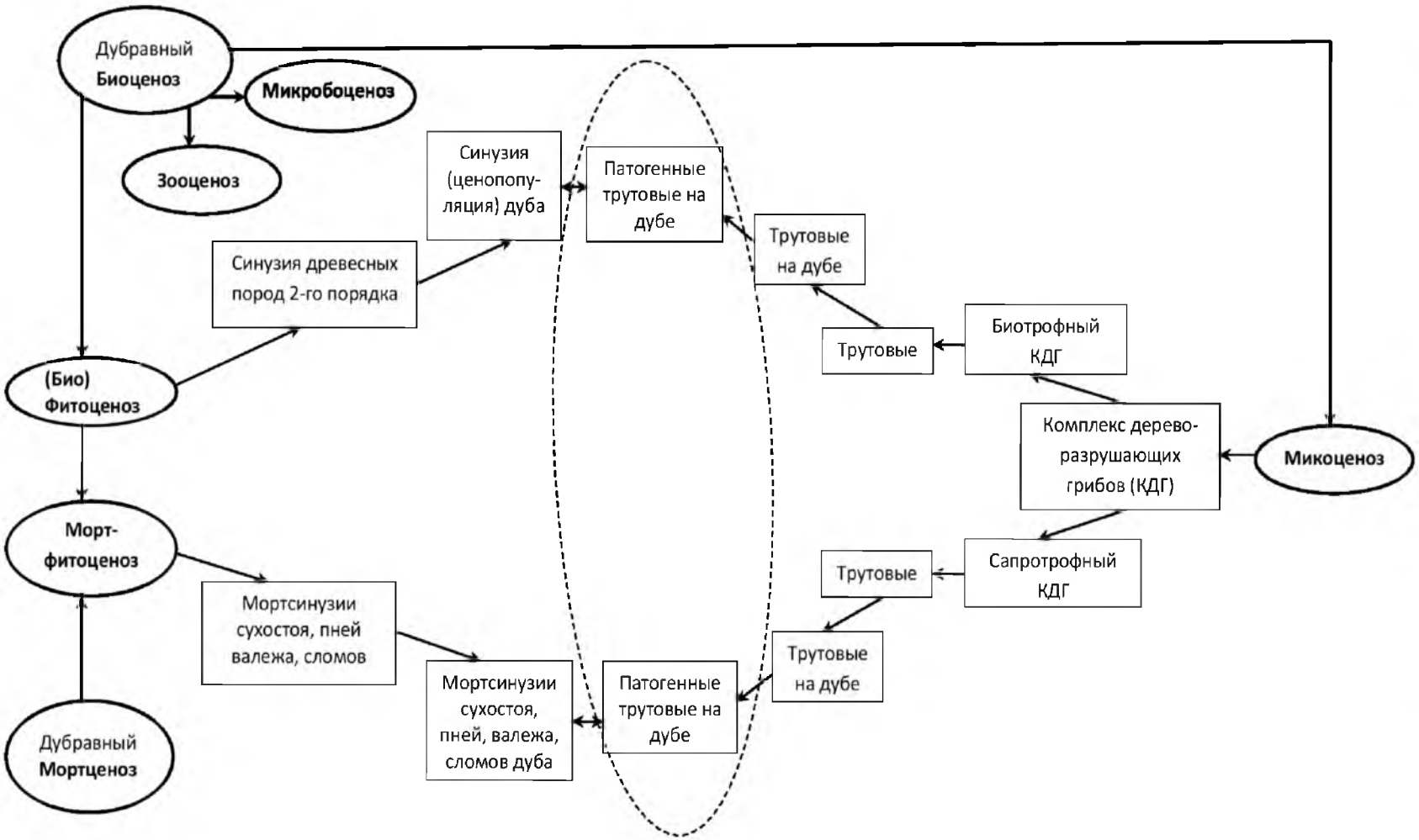


Рис. 4. Схема, отображающая положение P_Q -микопатоценоза (область в овальном контуре) в структуре дубравного биоценоза
 Fig. 4. Scheme showing the position of the P_Q -mycopathocenoses (the area within the oval contour) in the structure of oak forest biocenosis



Структура дубравного фитоценоза-фитоценокомплекса может рассматриваться в трёх аспектах [Мазинг, 1973]: в аспекте состава, в аспекте строения, в функциональном аспекте.

Структура в аспекте состава (конституционно-видовая, см. выше) отражает биоэкоморфологическую, видовую, популяционную представленность растительных организмов в составе сложного растительного сообщества. Структура в аспекте строения (пространственная, или морфоструктура) отражает горизонтальную (синузии) и вертикальную (ярусы, горизонты) неоднородность сложения фитоценоза-фитоценокомплекса. Структура в функциональном аспекте (функциональная) отражает многообразие экологических связей растений между собой (ценоячейки) и с представителями других форм жизни (консорции).

В рамках данной статьи мы ограничиваемся анализом пространственного строения отвлечённого дубравного фитоценоза-фитоценокомплекса в горизонтальном и вертикальном планах, а соответственно – и анализом пространственного строения отвлечённого элементарного P_Q -микопатоценоза с ним связанного.

В исходном пункте дальнейшего изложения сформулируем следующие основные положения:

1. Элементарный P_Q -микопатоценоз трофотопически привязан к древостою дуба в границах однородного лесорастительного участка;

2. Каждый вид из состава элементарного P_Q -микопатоценоза имеет свои особенности приуроченности к живым деревьям дуба и к дубовому субстрату вообще;

3. Индивидуальные живые деревья дуба и их поствитальные образования (сухостой, валёж, пни, сломы) с заселившими их жизнедеятельными представителями ПТГ, образующими свежие структуры спороношения (плодовые тела, гимениальные слои), являются единицами учёта участия видов ими представляемых в составе элементарного P_Q -микопатоценоза;

4. Отдельные особи ПТГ (включая их наружные плодовые тела и внутренний мицелий) представляют морфологические объекты более мелкого масштаба, чем взрослые деревья дуба и их поствитальные образования (мортобъекты), поэтому пространственные структуры ими образуемые (не без участия дуба-носителя) могут иметь свою размерную специфику.

Пространственное строение лесного фитоценоза-фитоценокомплекса обычно рассматривают в двух измерениях [Дылис, 1978; Номоконов, 1989; Ипатов Кирикова, 1997]: в вертикальном и горизонтальном. В вертикальном измерении рассматривают стратификацию толщи фитоценоза-фитоценокомплекса на фитогоризонты (слои, ярусы). В горизонтальном – членение площади фитоценоза-фитоценокомплекса на элементы неоднородности (пятна, мозаики), обособленные структурные единицы и группы. В качестве структурных единиц и групп в фитоценологии выделяются микроструктуры [Номоконов, 1989] – единичные растительные субстраты микроценозов (пни, валёж и т. п.) и растительные микрогруппировки. В роли микрогруппировок рассматриваются синузии 3-го порядка по Х. Гамсу, или синузии-микрогруппировки [Номоконов, 1989], или гиперсинузии [Ипатов, Кирикова, 1997]. Впрочем, синузиальность относят и к только экологической структуре сообщества [Стороженко, 2010], которая морфологически вряд ли может быть представлена иначе, как в пространстве. В качестве пространственной структуры фитоценоза-фитоценокомплекса может рассматриваться и фитоценоячейка в своей морфоэкологической проекции (например, микробиогруппа порослевых деревьев от одного материнского пня). Т. е., по нашему мнению, говоря о пространственном строении фитоценоза-фитоценокомплекса, есть смысл говорить о пространственно-экологическом его строении.

Стоит, видимо, заметить, что существуют внутрифитоценотические микрогруппировки разного масштаба: от куртины из считанных деревьев с их фитогенным окружением до гиперсинузии размеров крупного выдела в составе фитоценоза-фитоценокомплекса. На наш взгляд следует различать синузии-микрогруппировки (гиперсинузии-микрогруппировки), которые не определяют



характерный облик фитоценоза-фитоценокомплекса, и синузии-группировки (гиперсинузии-группировки), которые определяют его характерный облик.

Поскольку лесной микоценоз «привязан» к лесному фитоценозу-фитоценокомплексу, пространственное строение его будет зависеть от пространственного строения лесного фитоценоза-фитоценокомплекса, создающего среду обитания. В контексте дальнейшего изложения мы будем анализировать пространственное строение элементарных сообществ ПТГ (P_Q-микоценозов), приуроченных к дубу черешчатому и связанных с индивидуальными дубравными фитоценозами-фитоценокомплексами в составе дубравных урочищ. Под индивидуальным дубравным фитоценозом-фитоценокомплексом [Ипатов, Кирикова, 1997] понимается контур объектов растительной природы определенного пространственного строения, в состав которого входят фитосинузия-ценопопуляция *Q. robur*, а также мортсинузии его поствитальных форм.

Понятия, используемые для описания пространственного строения грибных сообществ, звучат сходно с таковыми, описывающими строение растительных сообществ: микогоризонт [Пензина, 2003; Стороженко, 2010]; микоценоячейка [Мухин, 1993; Сафонов, 2004], микосоциета [Пензина, 2003]; микосинузия [Пензина, 2003; Стороженко, 2010]; микоценоз [Каламээс, 1975; Сафонов, 2004; Пензина, 2003; Стороженко, 2010]. В отношении вертикального строения сообщества ПТГ следует отметить приуроченность видов к подкрановому фитогоризонту дуба, который может быть несколько условно расслоен на следующие микогоризонты: верхнестволовой, среднестволовой, нижнестволовой, комлевый, корневой. В верхне- и среднестволовых микогоризонтах чаще сосредоточены представители *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemelä. В средне- и нижнестволовых – *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, *Hapalopilus croceus* (Pers.) Donk., *Fomes fomentarius* (L.) Fr. В нижнестволовом и комлевом – *L. sulphureus*, *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., *Daedalea quercina* (L.) Pers. В комлевом и корневом – *Pseudoinonotus dryadeus* (Pers.) T. Wagner & M. Fisch., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray. Что касается поствитальных образований дуба (мортобъектов), не имеющих выраженной вертикали, то в их среде выделяются мортгоризонты пней, корней, валежа [Стороженко, 2008], к которым могут быть привязаны соответствующие микогоризонты видов из состава ПТГ, обладающих выраженными сапротрофными свойствами (*L. sulphureus*, *F. hepatica*, *D. quercina*).

Прежде чем рассматривать горизонтальное строение сообщества ПТГ на дубе, следует первоначально разобраться с содержанием понятия «микоценоячейка», которое чаще других рассматривается в качестве определения элементарной ценотической структуры микоценоза [Мухин, 1993; Сафонов, 2004]. Как известно, понятие о ценоячейке (фитоценоячейке) зародилось в недрах фитоценологии [Ипатов, 1966] применительно к индивидуальному растению с его окружением в пределах фитогенного поля как представление об элементарной структурно-функциональной единице фитоценоза. Термин показался удачным. Впоследствии В.И. Василевич и В.С. Ипатов [1969] распространили понятие о ценоячейке на все организмы, справедливо полагая, что с автотрофной ценоячейкой тесно связаны многочисленные гетеротрофы, объединяемые взаимоотношениями в свои ценоячейки.

Фитоценоячейка представляет собой группу взаимодействующих в пределах фитогенного поля растений. Микоценоячейка представляет собой совокупность видов грибов, относящихся к одному трофическому уровню, населяющих единичный субстрат и находящихся в непосредственных трофических отношениях [Мухин, 1993; Сафонов, 2004]. Так как фитоценоячейку составляют отдельные растения, контактирующие между собой, но остающиеся при своей индивидуальности, есть смысл говорить об индивидуальной фитоценоячейке и с некоторым допущением о мортфитоценоячейке (в отношении мортобъектов). Фитоценоячейка и мортфитоценоячейка – исходные единицы, обладающие структурной целостностью, но лишенные ценотического и функционального содержания в фитоценологическом смысле, выступают единичными, хорошо морфологически выраженными субстратами –



основами существования дендробионтных и ксилобионтных грибных сообществ, которые являются уже ценотическими структурами в составе лесного микоценоза. Каждое такое микросообщество может быть названо гипермикоценозойчейкой (или гипермикромикосинузией, по аналогии с гиперфитосинузией, но с акцентом на относительной малоразмерности микоорганизмов), поскольку в общем случае её состав представлен грибными организмами разной природы (особенно наглядно это выражено на мёртвых единицах субстрата). Представители ПТГ (на мёртвом субстрате – факультативные виды) занимают лишь часть гипермикоценозойчейки. Как правило, в ней представлен 1 вид, реже – 2, как исключение – 3 вида-представителя ПТГ. Т. о., чаще всего мы имеем дело не с микоценозойчейкой ПТГ, а с микоячейкой – индивидуальным местообитанием представителей видов ПТГ в составе коллективной гипермикоценозойчейки.

Фитоценозойчейка строится на основе фитоценоз, объединенных фитогенным полем, и представляет группы сближенных и контактирующих растений. В порослевом дубовом лесу группы сближенных растений дуба встречаются в первую очередь в виде клоновых био групп гнездового, кустового или куртинного типа; в виде групп отдельных деревьев, смыкающихся кронами, реже – в виде одиночных деревьев, окруженных породами спутниками и/или подлесочными породами. Встречаются отдельные сухостойные деревья и сближенные группы усохших деревьев, утративших биогенную связь с окружением; в местах расположения таких групп – обычно разросшиеся травы и подлесок. Такие морфоэкоструктуры можно рассматривать также как фитоценозойчейки – совокупности более мелких компонентов без участия дуба, или микрофитосинузии 3-го порядка с участием мортэлементов (комплексные микрофитосинузии).

На трофотопическом каркасе фитоценоз с участием дуба и комплексных микрофитосинузий формируются общности дереворазрушающих грибов, представляющих совокупности микоценоз. Каждая такая общность является собой микосинузию (с учётом грибов всех жизненных форм – гипермикосинузию), в состав которой может входить или только микоячейка ПТГ (если имеется представитель 1 вида на единичном субстрате), или микоценозойчейка ПТГ (если имеются представители 2 и более видов на одной единице субстрата), или микосинузия ПТГ (если имеются представители 1 и более видов на двух и более единицах субстрата). Чаще встречаются одновидовые синузии с участием *F. hepatica*, *L. sulphureus*, *F. robusta*. Реже – двувидовые: *F. hepatica* и *L. sulphureus*, *F. hepatica* и *F. robusta*.

Следует отметить значение пород – спутников дуба (клёна, липы, ясеня) в формировании элементов горизонтальной структуры сообщества ПТГ. Они могут ограничивать распространение видов сообщества (например, таких монотрофов на региональном уровне как *F. hepatica* или *F. robusta*), особенно при своем доминировании в составе древостоя, или же способствовать ему (например, таких политрофов на региональном уровне как *F. fomentarius* или *P. squamosus*). Закрывая или открывая возможности распространения и освоения новых трофотопэлементов, породы-спутники могут влиять на формирование горизонтальных структур сообщества ПТГ.

Совокупности фитоценоз образуют фитосинузии 3-го порядка по Х. Гамсу (1918), или синузии-микроруппировки [Номоконов, 1989], или гиперсинузии [Ипатов, Кирикова, 1997]. Они представляют собой растительные объединения характерного облика, включающие представителей разных жизненных форм. Своей индивидуальностью фитосинузии 3-го порядка обособлены в пространстве, но существуют только в составе фитоценоза-фитоценокомплекса. Такими фитосинузиями в порослевом дубовом лесу могут считаться, например: лесорастительные участки с разным составом древостоя, подлеска и травяного покрова; участки с различной количественной и/или качественной представленностью порослевых био групп; небольшие окна, образованные комплексными микрофитосинузиями. На основе (трофотопическом каркасе) фитосинузий 3-го порядка с участием дуба формируются совокупности грибов определённой видовой и количественной представленности. Такие совокупности

следовало бы определять как «гипермакромикосинузии» (поскольку микоценологические объекты сравнительно малы, а их общности в границах фитосинузии сравнительно велики). В составе гипермакромикосинузии существует макромикосинузия ПТГ, размерность которой приближается к размерности индивидуального сообщества (ценоза) ПТГ (P_Q -микопатоценоза). Как фоновая фитосинузия 3-го порядка (гиперфитосинузия) с участием дуба определяет облик индивидуального дубравного фитоценоза-фитоценокомплекса, так макромикосинузия ПТГ, связанная с ней, – облик элементарного P_Q -микопатоценоза.

Система индивидуальных микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий в границах индивидуального дубравного фитоценоза-фитоценокомплекса и является P_Q -микопатоценозом – контуром индивидуальной общности ПТГ определенного состава и строения. Следует заметить, что все рассмотренные структуры, на основании которых складывается P_Q -микопатоценоз, имеют ряды варьирования признаков и могут быть типологизированы. Иными словами, на основании сравнительного анализа и обобщения конкретных единиц-образов рядового уровня путем абстрагирования от второстепенных вариативных признаков могут быть выделены типы микоценоячеек, микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий. Система закономерного сочетания типов перечисленных пространственных структур с учётом видового и количественного участия ПТГ являет собой тип P_Q -микопатоценоза, или P_Q -микопатоценоз, который представляет и «олицетворяет» выборку сходных по строению (и составу) элементарных P_Q -микопатоценозов.

Выводы

1. Лесной микоценоз-микобиота – обоснованно выделяемая из состава лесного фитоценоза биоценотическая структура, включающая организмы грибной природы, ныне выделяемые в отдельное царство (Fungi).

2. Фитоценоз лесного, в частности – дубравного, биоценоза, рассматриваемый как сообщество живых растений, может быть определён как «биофитоценоз». Совокупность мёртвых объектов растительной природы (за исключением опада) может быть определена как «мортфитоценоз» в составе мортценоза, который представляет особую биогеоценотическую структуру, не является в строгом смысле частью биоценоза и может быть выведен за его «рамки». Выделение мортценоза и мортфитоценоза в его составе рассматривается в данном случае как возможная концептуальная операция, демонстрирующая в итоге возможный вариант схемы объективно сложной структуры биогеоценоза.

3. Естественное сочетание сообщества живых растений (биофитоценоза) и совокупности мёртвых объектов растительной природы (за исключением опада) (мортфитоценоза) в пределах одного биогеоценоза представляет сложное целостное образование, которое раньше именовалось бы общим понятием «фитоценоз», но в свете последних представлений может быть определено, например, как «фитоценотический комплекс» («фитоценокомплекс», «фитоценоз-фитоценокомплекс»).

4. P_Q -микопатоценоз рассматривается как сообщество патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом в составе микоценоза-микобиоты дубравы. P_Q -микопатоценоз может быть представлен как совокупность отдельных сообществ (элементарных P_Q -микопатоценозов), каждое из которых формируется в границах части биотопа, занимаемой индивидуальным дубравным фитоценозом-фитоценокомплексом.

5. Элементарный P_Q -микопатоценоз – это контур индивидуальной общности патогенных трутовых грибов на дубе черешчатом определенного пространственного строения, все структуры которого сосредоточены в подкroновом фитогоризонте дубового древостоя и связаны с экоморфологией отдельных деревьев дуба и их поствитальных образований; их групп и объединений в составе фитосинузий. Элементарный P_Q -микопатоценоз – это система, обнаруживающая закономерное



сложение из индивидуальных микочеек, микоценоячеек, микосинузий и макромикосинузий патогенных трутовых грибов, приуроченных к дубу.

Список литературы References

1. Василевич В.И., Ипатов В.С. 1969. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней. *Журнал общей биологии*, 30 (6): 643–651.
Vasilevich V.I., Ipatov V.S. 1969. Some features of the structure of the over-organism system level. *Zhurnal obshchei biologii*, 30 (6): 643–651. (in Russian)
2. Гарибова Л. В., Лекомцева С. Н. 2005. Основы микологии. М., Товарищество научных изданий КМК, 220.
Garibova L.V., Lekomceva S.N. 2005. *Osnovy mikologii* [Basics of Mycology]. Moscow, *Tovarishhestvo nauchnyh izdaniy KMK*, 220. (in Russian)
3. Дунаев А.В., Дунаева Е.Н., Калугина С.В., Афанасенкова О.В. 2015. Видовая структура микоценозов трутовых грибов на живых деревьях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в биоценозах порослевых нагорных дубрав Белгородской области. *Научные ведомости БелГУ. Естественные науки*, 32 (15): 36–44.
Dunaev A.V., Dunaeva E. N., Kalugina S. V. Afanasenkova O. V. 2015. Specific structure of micocenosis bracket-fungus on living trees of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in biocenoses second growth upland oak forests of the Belgorod region. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences*, 32 (15): 36–44. (in Russian)
4. Дьлис Н.В. 1978. Основы биогеоценологии. М., Изд-во Московского университета, 152.
Dylis N.V. 1978. *Osnovy biogeocenologii* [Fundamentals of biogeocenology]. Moscow, *Izd-vo Moskovskogo universiteta*, 152. (in Russian)
5. Зубков А.Ф. 1996. Биогеоценологические объект-элементы и подходы к их изучению. *Экология*, (2): 89–95. (in Russian)
Zubkov A. F. 1996. Biogeocenosis object-elements and approaches to their study. *Russian Journal of Ecology*, (2): 89–95.
6. Ипатов В.С. 1966. О понятии фитоценоза и элементарной ячейке общественной жизни растений. *Вестник Ленинградского университета. Серия биологическая*, 3: 56–62.
Ipatov V.S. 1966. About the concept of phytocenosis and the unit cell of social life of plants. *Vestnik of Saint Petersburg State University. Biology*, 3: 56–62. (in Russian)
7. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. Санкт-Петербург, Изд-во Санкт-Петербургского университета, 316.
Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. *Fitocenologija* [Phytocenology]. Saint-Petersburg, *Izd-vo Sankt-Peterburgskogo universiteta*, 316. (in Russian)
8. Каламэс К.А. 1975. Агариковые грибы Эстонии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Таллинн, 110.
Kalamjejes K.A. 1975. *Agarikovye griby Jestonii* [Agaricales fungi of Estonia]. Abstract dis. ... doct. biol. sciences. Tallinn, 110. (in Russian)
9. Мазинг В.В. 1973. Что такое структура биогеоценоза? В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., Наука: 148–157. (in Russian)
Mazing V.V. 1973. What is structure of biogeocenosis? *In.: Problemy biogeocenologii* [The problem of biogeocenology]. Moscow, *Nauka*: 148–157. (in Russian)
10. Мухин В.А. 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, Наука, 231.
Mukhin V.A. 1993. *Biota ksilotrofnykh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny* [Biota xylophilic basidiomycetes of the West Siberian plain]. Ekaterinburg, *Nauka*, 231. (in Russian)
11. Пензина Т.А. 2003. Экологическая структура комплексов дереворазрушающих грибов Северного Прибайкалья. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 248.
Penzina T. A. 2003. *Jekologicheskaja struktura kompleksov derevorazrushajushhih gribov Severnogo Pribajkal'ja* [Ecological structure of complexes of wood-destroying fungi of Northern Baikal]. Dis. ... cand. biol. sciences. Irkutsk, 248. (in Russian)
12. Номоконов Л.И. 1989. Общая биогеоценология. Ростов-на-Дону, Изд-во Ростовского университета, 454.
Nomokonov L.I. 1989. *Obshhaja biogeocenologija* [General biogeocenology]. Rostov-on-don, *Izd-vo Rostovskogo universiteta*, 454. (in Russian)
13. Сафонов М.А. 2004. Терминологические проблемы микоценологии. *Современные наукоемкие технологии*, (1): 41–45.



- Safonov M.A. 2004. Terminological problems of mycocenology. *Modern high technologies*, (1): 41–45. (in Russian)
14. Стороженко В.Г. 2008. Структура и функции грибного комплекса лесного биогеоценоза. *Хвойные бореальной зоны*, XXV (1–2): 16–20.
- Storozhenko V.G. 2008. Structure and function of fungal complex forest biogeocenosis. *Conifers of the boreal area*, XXV (1–2): 16–20. (in Russian)
15. Стороженко В.Г. 2010. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза. *Хвойные бореальной зоны*, XXVII (3–4): 279–283.
- Storozhenko V.G. 2010. Tree mortality in the structures of forest biogeocenosis. *Conifers of the boreal area*, XXVII (3–4): 279–283. (in Russian)
16. Стороженко В.Г. 2013. Микоценоз и микоценология. М., Гриф и К., 191.
- Storozhenko V.G. 2013. Mikocenoz i mikocenologija [Mycocenosis and mycocenology]. Moscow, Grif and K., 191. (in Russian)
17. Стороженко В.Г. 2015. Микоценоз и микоценология – важнейшие структуры лесной биогеоценологии. В кн.: Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Материалы IX Международной конференции (Минск – Москва – Петрозаводск, 19–24 октября 2015 г.). Минск: 205–207.
- Storozhenko V.G. 2015. Mycocenosis and mycocenology – the most important structure of forest biogeocenology. In: Problemy lesnoj fitopatologii i mikologii [Problems of forest Phytopathology and Mycology]. Materials of the IX International Conference. Minsk: 205–207. (in Russian)
18. Сукачѐв В.Н., Дылис Н.В. 1964. Основы лесной биогеоценологии. М., Наука, 576.
- Sukachev V.N., Dylis N.V. 1964. Osnovy lesnoj biogeocenologii [Basics of forest biogeocenology]. Moscow, Nauka, 576. (in Russian)
19. Сукачѐв В.Н. 1973. Основы теории биогеоценологии. Т. 1. Л., Наука, 343.
- Sukachev V.N. 1973. Osnovy teorii biogeocenologii [Fundamentals of the theory of biogeocenology]. Vol. 1. Leningrad, Nauka, 343. (in Russian)
20. Уразалиев Р., Омбаев А. 2015. Агробизнес в Казахстане. URL: <http://www.agbz.ru/articles/agrobiznes-v-kazahstane> (25 марта 2017 г.).
- Urazaliev R., Ombaev A. 2015. Agribusiness in Kazakhstan. Available at: <http://www.agbz.ru/articles/agrobiznes-v-kazahstane> (accessed 18 March 2017). (in Russian)
21. Ушаков Е.В. 2005. Введение в философию и методологию науки. М., Изд-во Экзамен, 528.
- Ushakov E.V. 2005. Vvedenie v filosofiyu i metodologiyunauki [Introduction to the philosophy and methodology of science]. Moscow, Izd-vo Ekzamen, 528. (in Russian)