УДК 57.026 + 582.4(С173)

СТРАТЕГИИ АДАПТАЦИИ ГРИБНЫХ СООБЩЕСТВ К ИЗМЕНЕНИЯМ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Сафонов М.А.

ФГБОУ ВПО «Оренбургский государственный педагогический университет», Оренбург, e-mail: safonovmaxim@yandex.ru

Дереворазрушающие грибы – это группа организмов, развивающихся на древесных остатках и обладающих ферментными системами, достаточными для полной биохимической конверсии всех соединений, входящих в состав клеточных оболочек одревесневших тканей. Биота ксилотрофных грибов своеобразно адаптируется к изменениям условий среды благодаря перестройке характеристик своих составных частей – грибных сообществ (микоценозов). Адаптация микоценозов происходит в направлении повышения приспособленности сообществ к измененным условиям экотопа, т.е. лесной экосистемы. Выделено 4 стратегии адаптации микоценозов к изменениям среды: угнетение, банализация, диверсификация, патогенная стратегия. Выбор стратегии зависит от причин изменений (форм воздействия на лесную экосистему) и от характеристик самого микоценоза. Этот выбор направлен на достижение максимального соответствия между условиями среды и эффективностью функциональной роли сообщества грибов в лесной экосистеме.

Ключевые слова: дереворазрушающие грибы, грибное сообщество, адаптация, Южное Приуралье

FUNGAL COMMUNITIES ADAPTATION STRATEGIES UNDER THE ENVIRONMENTAL CHANGES INFLUENCE

Safonov M.A.

Orenburg state pedagogical university, Orenburg, e-mail: safonovmaxim@yandex.ru

Wood decaying fungi is a group of organisms, developing on wood debries and having enzymatic systems, sufficient for full biochemical conversion of all the compounds included in composition of cell membranes of ligneous tissues. Xylotrophic fungi biota peculiar adapts to changes of environmental conditions due to the restructuring of the characteristics of its constituent parts – fungal communities (mycocenoses). Adaptation of mycocenoses are in the direction of improving the fitness of a community to the modified terms of ecotop, i.e. the forest ecosystem. Four strategies of fungal communities adaptation to environmental changes are excreted: an depression, banalization, diversification, pathogenic strategy. The choice of strategy depends on the causes of changes (forms of influence on a wood ecosystem) and from the characteristics of mycocenosises itself. This choice is directed on achievement of maximal conformity between environmental conditions and fungi community function role effectiveness in a wood ecosystem.

Keywords: wood-destroying fungi, fungal community, adaptation, Southern Preurals

Ксилотрофные или дереворазрушающие грибы – это особая и относительно небольшая по числу видов – (в России их насчитывается 500–600 видов) – группа организмов, развивающихся на древесных остатках и получающих необходимые им пластические вещества и энергию за счет биохимического разложения лигнина и целлюлозы. Они обладают ферментными системами, самодостаточными для полной биохимической конверсии всех соединений, входящих в состав клеточных оболочек одревесневших тканей. У ксилотрофных базидиомицетов хорошо выраженная трофическая специализация, проявляющаяся в их преимущественном развитии на древесине определенного круга видов древесных растений, а также на различных фракциях отпада [6]. Вследствие этого у лесных экосистем возникает своего рода «настройка» на утилизацию определенного спектра растительных остатков [7].

Из-за коэволюции микобиота любого региона, природной зоны, отдельной экосистемы имеет свою историческую предопределенность. Наряду с исторической существует и экологическая детерминация структурно-функциональной организации микобиоты. Наличие этой компоненты связано с приспособлением грибов к существованию в пространстве актуальных экологических факторов. Проявлением этого, в частности, является наличие определенного спектра широтных, зональных климатипов микобиоты, а также четких алгоритмов ее экологической дифференциации [7]. Адаптивный потенциал микобиоты включает 3 важнейших компонента:

1) экологическая пластичность доминантов;

2) биологическое разнообразие микобиоты;

3) скорость видообразования.

Первый компонент ответственен за приспособление микоценозов к актуальным изменениям условий среды, т.е. определяет их оперативную устойчивость; второй обеспечивает устойчивость микобиоты при векторизованных изменениях условий среды в масштабах исторического времени (тактическая устойчивость); третий определяет устойчивость микобиоты к измене-

ниям среды в масштабах геологического времени (стратегическая устойчивость) [8].

Человек может непосредственно воздействовать на биологическое разнообразие микобиоты, изменяя количество малочисленных, редких видов, представляющих собой ценорезерв, обеспечивающий приспособление микоценоза при векторизованных изменениях условий среды.

Как было отмечено выше, адаптация микобиоты включает ряд компонентов. При этом успешность ее адаптации также зависит от эффективности адаптаций ее структурных единиц – микоценозов, каждый из которых, в свою очередь, зависит от уровня приспособленности ценопопуляций отдельных видов, входящих в эти сообщества.

Таким образом, рассмотрение вопросов о путях адаптации микобиоты требует изучения конкретных путей адаптации сообществ грибов к изменению условий среды.

Говоря о сообществах грибов, мы придерживаемся позиции К.А. Каламээса [3], определявшего микоценоз как форму совместного существования ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания, что дает возможность для выделения микоценозов грибов-паразитов, сапробионтов, симбионтов. Микоценозы соответственно могут быть объединены в формационные микобиоты (микокомплексы), являющиеся совокупностями сообществ грибов, одинаковых по типу питания, существующих в одних и тех же типах леса и имеющих общие доминанты или же совокупностями микоценозов, характерных для лесов в определенных природно-климатических условиях (зональные микокомплексы) [10].

Микоценозы, как и другие биотические сообщества, обладают определенной динамикой, являющейся результатом развития самих сообществ или ответом на внешние воздействия.

В отношении растительных сообществ Б.М. Миркин [4] выделяет несколько основных типов динамики: флуктуации, сукцессии, эволюция, нарушения. Эту типологию можно с полным правом отнести и к грибным сообществам. Наибольшее влияние на видовой состав и другие структурные характеристики, а также на функционирование микоценозов оказывают флуктуации и сукцессионные преобразования. При этом эти типы динамических процессов «накладываются» друг на друга, что существенно затрудняет вычленение влияний отдельных типов изменений из общей картины трансформации биоты региона [9].

В отличие от растительных организмов, на которые внешние факторы оказывают как прямое, так и косвенное влияние, в отношении грибных сообществ на первый план выходят косвенные воздействия, поскольку хозяйственная деятельность человека преимущественно выражается в изменении среды обитания микоценозов и относительно слабо непосредственно сказывается на представленности тех или иных видов в сообществе. В растительных сообществах происходит изъятие отдельных особей и части их вклада в общую фитомассу вследствие выпаса скота или сбора ряда растений населением. В микоценозах такое воздействие минимизировано, так как человеком собирается лишь некоторая, достаточно незначительная часть грибной биомассы, сосредоточенной в плодовых телах некоторых видов. При этом сам организм гриба (мицелий) не изымается из субстрата и продолжает существовать, т.е. соотношение числа особей разных видов в сообществе остается неизменным.

Соответственно, адаптация микоценозов происходит в направлении повышения приспособленности сообществ к измененным условиям экотопа, т.е. лесной экосистемы. Исходя из роли грибов – редуцентов в экосистемах, конечной целью изменения микоценозов является восстановление баланса производства и разложения биомассы в экосистеме в соответствии с новыми условиями среды. Такое восстановление может быть обозначено как сукцессия грибных сообществ. По сути, сукцессия интегрирует толерантность определенных ценопопуляций (их членов) и устойчивость ценотических группировок (синузий, парцелл), и коннекса всего сообщества (опосредованного трофическими и информационными взаимодействиями) к действию факторов среды, которые по каким-то параметрам выходят за рамки обычного воздействия среды. В то же время сукцессия – это и индикатор изменения условий среды. Поскольку сукцессия является адаптивной трансформацией структуры сообщества, а последняя определена выше как совокупность элементов системы, для которой указан способ организации (размещение и коннекс), то, очевидно, параметры структуры являются показателями прохождения сукцессии [5].

Механизм сукцессии в самом общем виде можно представить следующим образом: среда «диктует» сообществам свои требования, которые определяют видовой состав сообществ, а виды, в свою очередь, изменяют саму среду, создавая условия для поселения в ней других видов, адаптированных к этим, измененным условиям местообитания. Другими словами, детерминантой сукцессионных процессов является

взаимообусловленность видового состава и факторов среды [11, 12].

Итогом сукцессии традиционно считается достижение климакса, однако для грибных сообществ это состояние более «неуловимо», чем растительный климакс. В связи с этим мы полагаем, что внешним выражением климаксовых сообществ ксилотрофных грибов является постоянство видового состава микоценоза в целом в течение достаточно продолжительного числа лет [9]. Действительно устойчивые сообщества грибов могут существовать только в фитоценозах, которые сами являются климаксовыми, поскольку только тогда они могут обеспечить грибам постоянное поступление однотипных питательных веществ ресурса. Если количественные или качественные характеристики трофического ресурса дереворазрушающих грибов будут варьироваться, это неизбежно приведет к изменению видовой структуры сообщества грибов или, на начальной стадии, к изменению ее функциональной структуры.

Для дереворазрушающих грибов, безусловно, важнейшим фактором, определяющим динамику микоценозов, является изменение количественных и качественных характеристик субстрата.

Можно выделить ряд адаптивных стратегий микоценозов, исходя из особенностей изменений их структуры и специфики тех или иных внешних воздействий:

1) угнетение;
2) банализация;
3) диверсификация;
4) патогенная стратегия.

Угнетение является стратегией, проявляющейся на ранних стадиях восстановления экосистемы после внешнего воздействия, обычно – после изъятия древесины человеком (сплошные или выборочные рубки). При этом происходит резкое уменьшение доступных субстратов. Для микоценоза эта стратегия выражается в уменьшении общей численности особей, снижении видового разнообразия и богатства, упрощении структуры сообщества и, следовательно, снижении устойчивости. Микоценоз будет оставаться в таком состоянии до тех пор, пока не произойдет накопление новых субстратов или, если фитоценоз на это не способен, сообщество прекратит свое существование.

Проявлением банализации является резкое сокращение разнообразия субстратов, ведущее к упрощению структуры сообщества. Микоценоз в таком состоянии характеризуется малым видовым разнообразием, но значительным обилием малоспециализированных видов. Как правило, стратегия банализации проявляется при резком увеличении количества однотипных субстратов (рубка и складирование в лесу бревен) или в результате пожаров, из-за которых большинство субстратов приобретают сходные физико-химические свойства (обгорание). Соответственно, в первом случае происходят вспышки численности Crepidotus mollis, Panellus stipticus, Schizophyllum commune, Stereum subtomentosum и ряда других видов; во втором – таких видов, как Bjerkandera adusta. Сообщество будет находиться в таком состоянии до тех пор, пока деятельность видов-маргиналов [1] не сформирует большее разнообразие экологических ниш вследствие развития процесса гниения отдельных единиц субстрата.

Стратегия диверсификации (от английского «diversity» – разнообразие) проявляется сообществами, обитающими в лесах, пройденных выборочными рубками. Эти рубки сопровождаются появлением новых субстратов (разные фракции порубочных остатков) и, в том числе, нового типа субстрата – пней.

Пни представляют собой специфическую экологическую нишу, с которой связан своеобразный комплекс дереворазрушающих грибов. С одной стороны, пни можно рассматривать как определенный тип валежной, мертвой древесины. Вместе с тем пень – это нижняя часть древесного ствола, и грибы, поселяющиеся на растущих деревьях у корневой шейки, зачастую могут продолжать развитие на пнях [13]. Особенно важно отметить, что пни являются почти исключительно антропогенным типом субстрата. Соответственно, вместе с появлением в биогеоценозе пней, в нем появляются и виды дереворазрушающих грибов, обитающих исключительно или преимущественно на пнях. К видам, обитающим преимущественно на пнях, относятся Daedalea quercina, виды рода Hymenochaete, Heterobasidion annosum, Fistulina hepatica, отчасти Ganoderma lipsiense [2].

Главным следствием подобных рубок является увеличение количества доступных субстратов и изменение их качественного состава вследствие изъятия древесины некоторых видов растений из экосистемы. Наши данные [11] показывают, что в результате рубок некоторые виды (в первую очередь – биотрофы) полностью исчезают из сообщества, ряд видов появляется (в том числе и специализированные к обитанию на пнях). Некоторые виды остаются постоянными членами сообщества вне зависимости от состояния фитоценоза, но при этом их значимость в сообществе изменяется.

Однако зачастую вырубка и вывоз лесоматериалов сопровождается повреждением здоровых деревьев, и тогда механические

повреждения становятся воротами инфекции. В этом случае можно ожидать возрастания участия биотрофных грибов в микоценозе. К таким же результатам могут приводить низовые пожары, выпас скота и активное рекреационное использование леса. Подобную адаптивную стратегию мы обозначаем как патогенную. При этом в сообществе происходит увеличение абсолютной и относительной доли биотрофных (фитопатогенных) видов в сообществе с целью ускорения уничтожения поврежденных деревьев для прекращения их роста и ускорения возврата веществ, депонированных в их древесине. Деятельность биотрофных грибов, таких как Inoicutis dryophila, Fomitoporia robusta, Fomes fomentarius, Phellinus tremulae и ряда других ведет к вывалу поврежденных деревьев и формированию на упавших стволах серии экологических ниш, доступных для заселения другими видами афиллофороидных, кортициоидных (а впоследствии и агарикоидных) грибов. Т.о., инвазия биотрофных видов в итоге приводит к увеличению разнообразия и формированию более сложной структуры сообщества.

Таковы основные стратегии адаптации микоценозов к изменениям среды. Выбор сообществом стратегии зависит от причин изменений (т.е. от форм воздействия на лесную экосистему) и от характеристик самого микоценоза (какие виды в нем присутствуют и в какой форме – в форме мицелия или спор и т.д.). Очевидно, этот выбор направлен на достижение максимального соответствия между условиями среды и эффективностью функциональной роли сообщества грибов в лесной экосистеме. Изучение путей адаптации микоценозов к трансформации среды является необходимым условием прогнозирования состояния лесов и элементом системы сохранения ценотического разнообразия микобиоты.

Список литературы

1. Арефьев С.П., Мухин В.А. Структурно-функциональная организация ценоячеек ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Тез. Докладов IV Междунар. конф., Москва, 13–17 октября 1997 г. – М., 1997. – С. 7–9.
2. Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. – М.,- Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. – С. 9–25.
3. Каламээс К.А. Агариковые грибы Эстонии: автореф. дис. … д-ра биол. наук. – Таллин, 1975. – 110 с.
4. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 126 с.
5. Мовчан Я.И. Анализ устойчивости степных фитоценозов в связи с их структурой: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1982. – 20 с.
6. Мухин В.А. Уровни пищевой специализации и трофические ниши ксилотрофных базидиомицетов // Экология и защита леса; Экология лесных животных. – Л., 1986. – С. 91–95.
7. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. – Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. – 230 с.
8. Мухин В.А. Экология процессов биологического разложения // Эколого-водохозяйственный вестник. – Екатеринбург: УГТУ, 1998. – С. 128–135.
9. Сафонов М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 269 с.
10. Сафонов М.А. Терминологические проблемы микоценологии //Современные наукоемкие технологии. – 2004. – № 1. – С. 41–45.
11. Сафонов М.А. Особенности эндогенных сукцессий дереворазрушающих грибов // Вестник ЧГПУ. Серия 4. Естественные науки. – Челябинск: Изд-во ЧГПУ, 2005. – С. 174–187.
12. Сафонов М.А. Пирогенные сукцессии микоценозов ксилотрофных грибов // Сибирский экологический журнал. – 2006. – № 3. – т.13. – С. 325–329.
13. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. — М.: Наука, 1992. – 221 с.

References

1. Arefiev S.P., Mukhin V.A. *Structurno-functionalnaya organizatsya tsenoyacheek ksilotrofnykh bazidiomycetov* [Structural-functional organization of cenocells of xylotrophic basidiomycetes] //*Problemy lesnoi fitopatologii i mikologii* [Problems of forest Phytopathology and Mycology]. Abstr. The reports of the IV International Conf., Moscow, 13–17 October 1997. Moscow, 1997. pp. 7–9.
2. Bondartseva M.A. *Ecologo-biologicheskie zakonomernosty funktsionirovaniya ksilotrofnykh bazidiomycetov v lesnykh ecosystemakh* [Ecological-biological regularities of the functioning of the xylotrophic basidiomycetes in forest ecosystems] // *Gribnye soobschestva lesnych ecosystem* [Fungal communities of forest ecosystems]. M.,- Petrozavodsk: Karelian research centre, RAS, 2000. pp. 9–25.
3. Kalamees K.A. *Agaricoidnye griby Estonii* [Agaricoid fungi of Estonia]. Avtoref. diss. dr. biolog. science. Tallin, 1975. 110 p.
4. Mirkin B.M. *Teoreticheskie osnovy sovremennoi fitocenologii* [Theoretical basis of modern phytocenology]. Moscow: Nauka, 1985. 126 p.
5. Movchan YA.I. *Analiz ustoichivosti stepnykh fitocenozov v svyazi s ikh structuroi* [Analysis of the steppe phytocenoses stability in connection with their structure]. – Avtoref. diss. candidate of biological sciences. Kiev, 1982. 20 p.
6. Mukhin V.A. *Urovni troficheskoi spetsializatsii I trofich-eskie nishi ksilotrofnykh bazidiomycetov* [Levels of food specialization and trophic niche of xylotrophic basidimycetes] // Ecology and forest protection; Ecology of forest animals. Leningrad, 1986. pp. 91–95.
7. Mukhin V.A. *Biota ksylotrofnykh bazidiomicetov Zapadno-Sibirskoi ravniny* [Biota of xylotrophic basidiomycetes of the West-Siberian plain]. Ekaterinburg: «Science», 1993. 230 p.
8. Mukhin V.A. *Ecologiya protsessov biologicheslogo razlozheniya* [Ecology of the processes of biological decomposition] // Environmental-water Vestnik. Ekaterinburg: Ural state technical university, 1998. pp. 128–135.
9. Safonov M.A. *Struktura soobschestv ksilotrofnykh gribov* [Structure of communities of the xylotrophic fungi]. Ekaterinburg: Ural branch of RAS, 2003. 269 p.
10. Safonov M.A. *Terminologicheskie problem mikotsenologii* [Terminological problems of mycocenology] // Modern knowledge-intensive technologies. 2004, no. 1. pp. 41–45.
11. Safonov M.A. *Osobennosti endogennykh suktsessii derevorazrushayuschikh gribov* [Features of endogenous successions of wood destroying fungi] //Vestnik of Cheliabinsk state pedagogical university. Series 4. The natural Sciences. Chelyabinsk: Publishing house of the ChSPU, 2005. pp. 174–187.
12. Safonov M.A. *Pirogennye suktsessii mikotsenozov ksilotrofnykh gribov* [Pyrogenic successions of xylotrophic fungi mycocenoses] // Sibirian ecological journal. 2006. no.3, Vol. 13. pp. 325–329.
13. Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Solov'ev V.A., Krutov V.I. *Nauchnye osnovy ustoichivosti lesov k derevorazrushayuschim gribam* [Scientific basis of sustainability of forests to wood destroying fungi]. Moskow: Nauka, 1992. 221 p.

Рецензенты:

Филиппова А.В., д.б.н., доцент, заведующий кафедрой биоэкологи, ФГБОУ ВПО «Оренбургский государственный аграрный университет», г. Оренбург;

Паршина Т.Ю., д.б.н., доцент, профессор кафедры зоологии, экологии и анатомии, ФГБОУ ВПО «Оренбургский государственный педагогический университет», г. Оренбург.

Работа поступила в редакцию 30.04.2013.