

СТРУКТУРА МИКОЦЕНОЗОВ УСТОЙЧИВЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

В.Г. Стороженко

*Институт лесоведения РАН,
143030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское
lesoved@mail.ru*

Длительная антропогенная эксплуатация лесных экосистем и выработавшееся с самого начала их использования потребительское к ним отношение наделили многие их природные качества антропоцентрическим содержанием, во многих случаях исказив эволюционный смысл связей и динамических процессов в формировании и распаде лесов. Особенно это стало заметно в последнее время, когда в поисках путей повышения экологического значения лесов стали возвращаться к истокам русской лесной науки и учениям наших великих предшественников Г.Ф. Морозова, В.Н. Сукачева и других. Именно тогда, на заре русской лесной науки, еще не закрепошенной политическими и экономическими шорами, родились и оформились основы понятий устойчивости (Морозов, 1928), «выработанности» лесов (Сукачев, 1918, 1928), климакса (Клементс, 1916). Именно в этот плодотворный для лесной науки период были выдвинуты, обоснованы и приняты лесным сообществом направления, на которых построена вся современная лесная наука — фитоценологии и биогеоценологии, сукцессионной динамики и типологии лесов. Лесная фитопатология и микология, развиваясь в общем русле лесной биогеоценологии, тем не менее значительно отставала в понимании того значения, которое имеют грибные сообщества в системе лесного биогеоценоза. Определенное В.Н. Сукачевым равноправное с фитоценозом место микоценоза в иерархической структуре биогеоценоза многими почему-то было отвергнуто как малозначительное. И в настоящее время многие ученые продолжают отстаивать, на наш взгляд, давно устаревшее, некорректное и ошибочное мнение о невозможности выделения в составе биогеоценоза других ценотических структур — микоценоза и зооценоза, принимая, однако, фитоценоз.

Между тем грибное сообщество по макротаксономическим характеристикам строения филемы органического мира (Кусакин, Дроздов, 1994, 1998 и др.), по анатомическим, морфологическим и функциональным параметрам структуры (Стороженко и др., 1992), по эволюционным задачам (Бондарцева, 2000, 2004; Мухин и др., 1993, 2000; Стороженко, 2000, 2005а, 2005б) рассматривается именно как ценотическая структура в составе биогеоценоза. И это положение вполне доказывает-

сы закономерностями поведения грибов в динамических процессах лесных биогеоценозов. Такие закономерности раскрываются при анализе коадаптационных связей эволюционно развивающихся девственных лесов. В свою очередь раскрытие этих закономерностей объясняет многие особенности поведения грибов в лесах других структур, возникновение грибных эпифитотий в лесах другого происхождения, причиняющих значительный урон лесному хозяйству, параметры микоценозов в лесах разного назначения, что при их практическом принятии может направить усилия лесоводов по верному пути при формировании устойчивых лесных сообществ.

Таким образом, базовой основой для изучения закономерностей формирования структур микоценозов в лесах различного происхождения, формационного состава и строения являются, по нашему убеждению, эволюционно развивающиеся, девственные коренные лесные сообщества различных динамических характеристик. Именно такие леса признаются наиболее устойчивыми к различным неблагоприятным эндогенным воздействиям. В формулировке Г.Ф. Морозова (1928) это сложное сообщество с оптимальным набором биосоциальных кругов — «тем сообщество лесное будет совершеннее, чем оно в большей степени использует всю географическую обстановку..., чем больше точек соприкосновения между членами одного сообщества, чем многообразнее их взаимные отношения, тем устойчивее такое сообщество в биологическом отношении, тем более обеспечено возобновление такого леса и тем легче он залечивает раны, причиняемые человеком или разными стихийными бедствиями, как, например, пожарами или нападением насекомых..., чем больше биосоциальных кругов входит в состав сообщества, взаимно влияя друг на друга, тем лесное сообщество будет более устойчиво». В формулировке В.Н. Сукачева (1918) это наиболее «выработанные» сообщества — «сообщество растений, представляя собой определенную систему отношений, выработавшуюся в течение веков, обладает известной устойчивостью, которая выражается в том, что сообщество сохраняет свой состав и строй в течение продолжительного времени... Эта устойчивость обусловлена способностью сообщества к самовозобновлению». В формулировке Ф. Клемента (1916) — это климаксовые сообщества. В дословном переводе — это «конечный этап смен растительности, продолжающийся в определенном ареале до тех пор, пока климат остается неизменным. Смена растительности, ведущая к конечному этапу, является приспособлением к изменяющимся условиям, а сам климакс соответствует условию относительной стабильности». Формулировки остальных авторов с разными вариациями повторяют или детализируют определения вышеприведенных основоположников.

Другим необходимым условием изучения закономерностей формирования структур устойчивых лесов является зональная масштабность исследований, проводимых по единым методикам. Только в сравнительной оценке процессов формирования структур фитоценозов и микоценозов возможно обнаружить и описать эволюционно сложившиеся консортивные связи, присущие в одинаковой степени лесам различных зон растительности и лесным формациям. Руководствуясь этими соображениями, мы осуществляем свои исследования в избранном направлении.

Краткая методика исследований

Исследования проводились в разновозрастных, не затронутых антропогенным воздействием, в таежной зоне преимущественно девственных лесах коренных формаций всех зон растительности — от зоны лесостепи до северной подзоны тайги. Основными районами сбора информации служили: в зоне лесостепи — коренные древостои с преобладанием дуба в Хоперском заповеднике и Теллермановском лесничестве Института лесоведения РАН и разновозрастные сосняки Хреновского лесхоз-техникума в Воронежской области; в зоне лиственных лесов — коренные широколиственные леса из липы, ясеня, клена, дуба, вяза Тульских засек в Тульской и Калужской областях; в зоне смешанных лесов и на границе смешанных лесов и подзоны южной тайги — еловые, сосновые, и смешанные с лиственными породами леса Московской и Тверской областей и девственные разновозрастные леса Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (ЦЛБГЗ); в подзоне южной тайги — девственные древостои резервата Кологривский лес; в подзоне средней тайги — девственные ельники резервата «Вепсский лес» и сосняки резервата «Ащозерский» в Ленинградской области, девственные же сосняки и ельники национального парка «Водлозерский» в Карелии (южная часть) и Печоро-Илычского заповедника (Коми); в подзоне северной тайги — ельники Кандалакшского лесхоза Мурманской обл., ельники и сосняки национального парка «Пааноярви» (Карелия) и Архангельской области, ельники Усть-Цилемского лесхоза и национального парка «Югид-Ва» Коми.

Таким образом, создана сеть объектов, охватывающая основные коренные формации лесов по зонам растительности. В каждом пункте наблюдений закладывались серии постоянных и временных пробных площадей, на которых проводился цикл исследований, включающий в себя следующий состав работ: перечет деревьев по категориям состояния по шкале, изложенной в «Санитарных правилах в лесах Российской Федерации» (1992) с фиксацией всех фаутов деревьев; нумерация деревьев и картирование их расположения на площади выделенного участка (пробной площади), величины пробных площадей варьировали: постоянных — от

0,2 до 0,6 га.; временных — от 0,01 до 0,25 га.; лесоводственно-таксационное описание древостоя; бурение всех деревьев возрастным буром Пресслера, начиная с диаметра 6 см. и выше, определение диаметров и возрастов деревьев по кернам; определение средних высот деревьев каждого яруса древостоя по валежным стволам; описание подроста разного качества и подсчет его количества на пробной площади; определение наличия и типа гнилей (коррозионные или деструктивные) по кернам бурения; определение видов биотрофных дереворазрушающих грибов возбудителей гнилей, если это было возможно в полевых условиях или отбор образцов гнилей для последующего выращивания чистых культур этих грибов и их идентификации по определителям чистых культур и собственным, пока не опубликованным данным; картирование и описание древесного опада с разделением его по стадиям разложения, с применением разработанной нами методики (Стороженко, 1990); определение видов и встречаемости дереворазрушающих грибов комплекса ксилотрофов на валеже. Всего было заложено более 500 постоянных и временных пробных площадей. Проведенные исследования позволили описать структуры фитоценозов, динамику их развития, положение в сукцессионном ряду, видовой состав, встречаемость и структуру комплексов биотрофов на живых деревьях и ксилотрофов на валеже, определить динамику накопления и разложения древесного опада. В совокупности эти исследования и позволяют выявить и описать искомые закономерности.

Основные результаты исследований

Если при поисках критериев устойчивости лесов принимать постулат о том, что в наибольшей степени этим качеством обладают коренные леса естественного происхождения различных динамических характеристик, то прежде всего необходимо изучить структуры фитоценозов, как автотрофной составляющей таких лесных сообществ, и на этой основе рассматривать структуры других ценологических структур, входящих в биогеоценоз. С помощью приведенных выше методик это было сделано.

Итак, ниже приводится набор лесоводственных критериев, выделенных нами, (но, естественно, далеко не всех вообще), по которым мы можем отнести лесные сообщества к устойчивым.

1. Соответствие состава лесного биогеоценоза условиям произрастания, коренному экотопу, то есть климату, геоморфологии местности, почвенным условиям (в понимании Braun-Blanquet, 1964).

2. Оптимальный по отношению к экотопу породный состав фитоценоза по всем биогоризонтам.

3. Сложность структурного строения фитоценоза: непрерывный возрастной ряд в возрастной структуре древостоя от последнего поколения

(подрост) до первого поколения (деревья предельного возраста для конкретных условий); соизмеримые величины объемов деревьев в возрастных поколениях; мозаичное или групповое размещение деревьев, относящихся к одному возрастному поколению, по площади биогеоценоза (мозаики возрастных поколений), что обеспечивает постоянную занятость площади биогеоценоза и поддерживает его разновозрастную структуру; присутствие и достаточное количество естественного возобновления коренных и сопутствующих пород разного возраста.

4. Соизмеримые по зонам растительности и формациям показатели состояния древостоев с некоторым ухудшением средних показателей к северным лесам и сообществам дигрессивных фаз динамики;

5. Обязательное присутствие определенного количества древесного опада разных стадий разложения. Причем, соотношения запасов древостоев с объемами древесного опада в биогеоценозах сравнимы по зонам растительности, а относительные величины объемов древесного опада, представляющие собой отношения объемов древесного опада к запасам древостоев и соответственно выделяемого при его разложении углерода, соизмеримы во всех зонах растительности. Колебания этих величин зависят только от фазы динамики биогеоценозов.

Изучение закономерностей формирования параметров грибной биоты, а в нашем случае комплексов дереворазрушающих грибов, устойчивых лесов в зонально-формационном аспекте позволило, во-первых, определить фактические количественные (закономерности распределения пораженности древостоев и объемные показатели гнилевого поражения древостоев) и качественные параметры (состав видов дереворазрушающих грибов, структуру и соотношение гнилей в лесах различных динамических структур) участия этой группы грибов в структурах устойчивых лесов; во-вторых, на этой основе сформулировать основные положения эволюционных функциональных задач грибной биоты в процессах формирования лесных сообществ различного происхождения, структурных характеристик и состояния.

В результате изучения коэволюционной динамики развития фито- и микоценозов устойчивых лесов определились следующие закономерности и функциональные особенности грибной биоты лесных сообществ.

1. Грибная биота — ценотическая структура лесного сообщества, обладающая морфологическим, экологическим и функциональным строением наряду с фитоценозом и формирующаяся вместе с ним по определенным законам совместной динамики развития.

2. Устойчивость растительного сообщества непосредственно связана со структурным строением микоценоза. Чем сложнее структурное строение биогеоценоза, чем многообразнее его функциональное строение, тем

сложнее и разнообразнее (в пределах оптимальности) по видовому и функциональному составу микоценоз и тем устойчивее это растительное сообщество.

3. Количественные параметры пораженности устойчивых лесных сообществ дереворазрушающими грибами имеют вполне определенные параметры, напрямую связанные с формационным составом, лесорастительной зоной, характеристиками экотопа, лесоводственными и динамическими показателями древостоев.

4. В устойчивых коренных лесах видовой состав грибов дереворазрушающего биотрофного комплекса сбалансирован по соотношению видов различной пищевой специализации. Общей для всех лесов закономерностью качественных характеристик комплексов биотрофных дереворазрушающих грибов явилось стремление к балансу возбудителей, вызывающих деструктивные и коррозионные гнили в древостоях климаксовых фаз динамики, то есть к I. С продвижением в область демутации или депрессии этот баланс нарушается в сторону преобладания количества деревьев, пораженных одним или несколькими видами грибов, вызывающих коррозионные или деструктивные гнили. При увеличении доли деревьев с коррозионными гнилями в фазах демутации видовой состав возбудителей, вызывающих эти гнили, как правило, состоит из нескольких видов с преобладанием наиболее активных. С углублением в фазу депрессии возрастает не только количество деревьев с присутствием деструктивных гнилей, но и общий видовой состав различных биотрофных дереворазрушающих грибов, во многих случаях с преобладанием возбудителей, вызывающих деструктивные гнили.

5. В коренных устойчивых разновозрастных лесах деревья, пораженные дереворазрушающими биотрофными грибами, независимо от величины общего поражения древостоя, относительно равномерно распределяются по площади сообщества. Очагового поражения древостоев и активизации распространения какого-то одного вида биотрофа в таких лесах нет.

Виды биотрофов, обладающих способностью к увеличению патогенности и агрессивности и как результат к очаговому распространению, не могут использовать эту способность и присутствуют в биогеоценозе как рядовые биотрофы, находясь в составе других дереворазрушителей биотрофного поля биогеоценоза.

6. В составе ксилотрофного комплекса дереворазрушающих грибов присутствует большая группа видов, проявляющих антагонистические свойства разной степени активности к патогенным видам биотрофов, в определённой степени осуществляющих контроль за их распространением по площади лесных сообществ в микогоризонтах подстилочного, корневого, комлевого и стволового слоёв микоценоза.

7. В целом, сбалансированный по видовому составу и пищевой специализации микоценоз устойчивых коренных лесов, в том числе комплексы дереворазрушающих грибов биотрофной и ксилотрофной групп, соответствует динамическим характеристикам биогеоценозов, имеет вполне определенную структуру и иерархическую подчиненность видов, осуществляя контроль за текущим отпадом нужного количества деревьев из состава древостоя.

На основе определенных закономерностей формирования грибной биоты девственных лесов в сравнительной оценке с лесами других структур и происхождения выдвинут ряд положений функционального участия грибной биоты в генезисе лесных сообществ. К таким положениям относятся следующие.

- Грибы, как гетеротрофная составляющая лесного биогеоценоза, выполняют основную, возложенную на них эволюцией природных экосистем, функцию утилизации отмирающей в результате их жизнедеятельности биомассы, поддерживая в конечном счете баланс вещества и энергии в лесных сообществах.

- Эта основная функция имеет закономерно сопровождающую её функцию деструкции строго определенной части автотрофов путем их поражения и отпада из состава фитоценозов.

- В свою очередь этот процесс сопровождается зеркально противоположной функцией формирования оптимальных структур фитоценозов для выстраивания в процессе сукцессионной динамики наиболее устойчивого лесного сообщества.

- Эти функции определяют грибную биоту как эндогенный, выработанный эволюцией регуляционный механизм, позволяющий двигаться лесному сообществу к состоянию наибольшей сбалансированности ценологических структур и связей. Добавим, однако, что это не единственный, но необходимый механизм, формирования структур биогеоценозов.

- Эти функции обеспечиваются многообразием коадаптационных связей автотрофов и отдельных видов грибов (от симбиотизма до облигатного сапрофитизма) и во многих случаях возможностью изменения этих свойств в зависимости от особенностей развития биогеоценозов.

Таким образом, анализ показателей участия грибов в динамике развития фитоценозов устойчивых лесов, выявленные закономерности их формирования и определенные на этой основе положения функционального участия грибной биоты в генезисе лесных сообществ позволили обосновать новое направление в лесной биогеоценологии — лесную микоценологию. Лесная микоценология — это отрасль лесной биогеоценологии, изучающая и объясняющая структурные особенности, закономерности функционирования и формирования микоценозов и комплексов грибов в лесных биогеоценозах.

Если суммировать перечисленные выше (далеко не все существующие в лесных биогеоценозах) критерии, определяющие устойчивое лесное сообщество, можно сформулировать итоговый вывод о том, что устойчивое лесное сообщество — это сообщество, в котором потоки вещества и энергии сбалансированы в консорциях и консортивных цепях, объединяющих все его ценоотические структуры, как автотрофов, так и гетеротрофов.

Литература

- Бондарцева М.А.* Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск, 2000. С. 9—25.
- Бондарцева М.А.* Адаптация к субстрату как один из факторов эволюции афиллофоридных грибов // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2. М.-Петрозаводск, 2004. С. 9—21.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. Ч. 1. СПб., 1994. 281 с.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. СПб., 1998. 358 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. М.-Л.: Госиздат, 1928. 440 с.
- Мухин В.А.* Экологические закономерности формирования и структуры биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. М., 1990. 32 с.
- Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, Наука, 1993. 231 с.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М., 1992. 18 с.
- Стороженко В.Г.* Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66—69.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И.* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Стороженко В.Г.* Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск, 2000. С. 37—42.
- Стороженко В.Г.* Понятия «большого» и «здорового» лесного сообщества // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-ой междунар. конф. М.-Петрозаводск, 2005а. С. 311-316.
- Стороженко В.Г.* Разделение лесов по грациям устойчивости. Методика и эксперимент // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-ой междунар. конф. М.-Петрозаводск, 2005б. С. 317—329.
- Сукачев В.Н.* О терминологии в учении о растительных сообществах // Журнал Русск. Ботан. общ. 1918. Т. 2. Т. 1-2. С. 1—19.
- Сукачев В.Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию) // М.-Л., Книга, 1928. 232 с.
- Clements F.E.* Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Wash. (D.C.) Carnegie Inst. 1916. 242 p.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3. Wien-N.Y. Springer, 1964. 865 p.