

vae massive aggregations formation and beetles migration into more comfortable areas. The author comes to the conclusion of the extraordinary plasticity and adaptability of the leaf to the microclimatic conditions of the habitat.

**Keywords:** leaf beetle; Chrysomelidae; *Oulema melanopus* L.; *Phyllotreta vittula* Redt.; *Chaetocnema aridula* Gyll.; *Chaetocnema hortensis* Geoffr.; *Hispella atra* L.; *Cassida rubiginosa* Müll.; pests; agrocoenosis; generation cycles; dynamics of density; grain crops; *Triticum* L.; *Avena* L.; *Hordeum* L.; Samara Region; Middle Volga Region.

УДК 574.472+582.284

Статья поступила в редакцию 12.04.2018

## РЕАКЦИЯ ГРИБОВ-МАКРОМИЦЕТОВ НА АНТРОПОГЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ СРЕДЫ

© 2018

**Сафонов Максим Анатольевич**, доктор биологических наук,

профессор кафедры общей биологии, экологии и методики обучения биологии

Оренбургский государственный педагогический университет (г. Оренбург, Российская Федерация)

**Аннотация.** В статье рассматривается влияние антропогенного пресса на разные уровни организации биоты грибов-макромицетов: банк спор и пропагул грибов, отдельные грибные организмы и их сообщества. Предполагается, что антропогенные нарушения среды приводят к снижению жизнеспособности спор некоторых грибов и изменению соотношения численностей спор разных видов. Нарушения среды влияют на грибы прямо и косвенно, но более значимыми являются косвенные воздействия, поскольку уничтожение плодовых тел не влияет на состояние мицелия. К косвенным воздействиям относятся нарушение физико-химических свойств субстратов (почва, древесина), увеличение их токсичности, изменения растительного покрова, обуславливающие изменение качественных и количественных характеристик детрита и растений, способных формировать микоризу. Обсуждаются механизмы снижения разнообразия и функционирования микобиоты в условиях техногенного загрязнения. Сообщества грибов реагируют на антропогенные нарушения путем изменения структуры, в особенности – функциональной, что выражается в увеличении абсолютной и относительной численности фитопатогенных грибов в сообществах. Делается вывод, что современная тенденция развития региональной микобиоты направлена на сохранения естественного состояния и в настоящее время явные признаки ее деградации отсутствуют.

**Ключевые слова:** антропогенные нарушения; грибы-макромицеты; банк спор; микоценоз; микобиота; поллютанты; фактор субстрата; структура сообщества; концентрация доминирования; фитопатогенные грибы; устойчивость; Оренбургская область.

### Введение

Динамика биологических систем надорганизменного уровня имеет разные масштабы и интенсивность. Так, сукцессионная динамика представляет собой необратимые перестройки структуры сообществ, вызванные внешними или внутренними причинами; флуктуации разной амплитуды и периодичности – колебания структурных показателей в зависимости от соответствующих изменений климатических условий; эволюция сообществ – закономерная трансформация в соответствии с общим ходом развития биосферы. С появлением и развитием деятельности человека все большее распространение и влияние на состояние биосферы приходится на долю нарушений – скачкообразных изменений сообществ в результате резкого изменения условий среды (чаще всего инспирированных человеком).

Антропогенные нарушения среды имеют глобальное распространение и оказывают влияние на все компоненты биогеоценозов – микробоценозы, микоценозы, фитоценозы, зооценозы. Если говорить о формах нарушений, то ведущая роль принадлежит косвенным воздействиям на экотопы – изменениям физико-химических условий среды обитания и субстратов, химизма трофических ресурсов и т.п., что приводит в итоге к нарушению функционирования отдельных звеньев пищевых цепей и трансформации структуры сообществ и биогеоценоза в целом. Прямое уничтожение особей вследствие нарушений также имеет место в современной природе; чаще всего оно связано с уничтожением местообитаний вследствие хозяйственной деятельности человека (распашка, вырубка леса, разработка полезных ископаемых, строительство и др.).

Сообщества, оказывающиеся в нарушенных условиях, обладают определенной толерантностью в отношении антропогенной нагрузки вплоть до определенного уровня пресса. Особи разных видов, входящих в сообщество, по-разному реагируют на непредвиденную экстремализацию условий существования: некоторые из них способны пережить неблагоприятные перемены благодаря временному снижению своей активности или перестройке функционирования, другие интенсифицируют свою жизнедеятельность вследствие снижения конкуренции со стороны первых видов, часть видов гибнет или переходит в латентное состояние.

Знание закономерностей реакции разных организмов на нарушения среды является инструментом понимания закономерностей трансформации сообществ при антропогенном прессе, а также основой для прогнозирования структурных перестроек при тех или иных формах нарушений.

**Цель данной работы** – обобщение данных, собранных в 2004–2017 гг. в пределах Оренбургской области, о реакции грибов-макромицетов на антропогенные нарушения.

### Материалы и методы исследований

Использованы данные многолетних исследований видового состава и структуры биоты грибов-макромицетов, проведенных в 20 административных районах Оренбургской области, расположенных в лесостепной и степной зонах Южного Предуралья. Всего обследовано более 500 га лесов разного типа и собрано более 7 тыс. образцов плодовых тел грибов с последующей идентификацией их видовой принадлежности. При описании систематического положе-

ния видов и надвидовых таксонов использована современная система грибов базы Index Fungorum (по состоянию на май 2018 г.).

#### *Результаты исследований и их обсуждение*

Внешние воздействия оказывают влияние на разные уровни биосистем – начиная с молекулярного и заканчивая глобальным – биосферным. Поскольку мы ведем речь об оценке влияний на надорганизменном уровне, в отношении грибов таковые нарушения сказываются на уровне банка спор, на уровне отдельных организмов и на уровне грибных сообществ. С экологической точки зрения большое значение имеет влияние нарушений на функционирование микобиоты, как части системы редуцентов.

Банк спор [1, с. 327] представляет собой некоторый аналог банка семян у высших растений, который содержит, помимо собственно спор, мицелий, склеротии и другие покоящиеся структуры. Этот банк служит «резервуаром» видового разнообразия локальной микобиоты, который поставляет материал для заселения доступных в данный период времени субстратов в зависимости от климатических условий конкретного года. Этот банк постоянно пополняется за счет заноса спор и других пропагул с прилегающих территорий. Состав банка не является постоянным. Часть спор сравнительно быстро теряет способность к прорастанию (ксеноспоры), другие сохраняют свои свойства в течение длительного времени (мемноспоры) [2, с. 257; 3, с. 112]. Впрочем, и выживание некоторых ксеноспор достигает 8–12 лет [4, с. 71]. Отличие банка спор от банка семян и зачатков состоит в том, что банк растительных пропагул содержится в почве, в то время как банк спор существует в почве, в субстратах (древесина и т.п.), в воздухе. Это обеспечивает большую сохранность банка от внешних воздействий [5, с. 158].

Методы изучения банка спор досконально не разработаны. Можно предположить, что антропогенные нарушения среды приводят к снижению жизнеспособности спор некоторых видов и, следовательно, изменению соотношения численностей спор разных видов.

Более явно выражена реакция на нарушения со стороны отдельных грибных организмов. Экстремальные изменения среды оказывают на грибы прямые и косвенные воздействия, но более объемное, широкое воздействие носит косвенный характер, поскольку сбор плодовых тел или их фактическое (попутное) уничтожение не оказывает существенного влияния на состояние собственно тела гриба (мицелия), находящегося в субстрате.

Косвенные влияния на грибы осуществляются посредством изменения характеристик субстрата. Для гумусовых сапротрофов и симбиотрофов особое значение имеют изменения физико-химических свойств почвы, увеличение общей токсичности почв. Изменение структуры почвы, ее уплотнение, приводит к изменению водопроницаемости, уровня аэрации и т.п., что существенно влияет на разнообразие грибов-симбиотрофов [6, с. 63; 7, с. 326]. Возрастание токсичности почв влияет на функционирование мицелия, а также, возможно, влияет на структуру и состояние банка спор. Антропогенные воздействия в первую очередь сказываются на флоре и растительности, на их разнообразии, структуре и функциони-

ровании. Происходящие при этом перестройки растительного покрова приводят к изменениям качественного и количественного состава растений, доступных для формирования микоризы, что, безусловно, отражается на видовом составе грибов-микоризообразователей.

На древоразрушающие (ксилотрофные) грибы также влияет изменение химического состава субстратов и повышение их токсичности. Известно, что деревья аккумулируют в значительное количество тяжелых металлов, однако фактов, однозначно свидетельствующих, что это препятствует грибам разлагать древесину, нет. Наши данные [8, с. 52] показывают, что значительное содержание тяжелых металлов в древесине в фоновых условиях не оказывает видимого влияния на рост и развитие плодовых тел древоразрушающих грибов. Возможно, это обусловлено использованием грибами тяжелых металлов при построении своих ферментных систем [9, с. 129]. В то же время в импактных зонах видовое разнообразие микобиоты существенно отличается от такого в малоизмененных условиях. Анализ данных о микогенном ксилолизе в условиях эмиссии от производства алюминия показал, существенное влияние фтора и бенз(а)пирена на жизнедеятельность грибов в результате закисления субстратов [10, с. 30]. Можно предположить, что на разнообразие грибов в условиях техногенного пресса влияет ряд факторов и наблюдаемое изменение общего разнообразия и изменение соотношения систематических и экологических групп – интегрированный результат непосредственного влияния среды на грибы и ответ на изменения химического состава субстрата. Е.Л. Воробейчик [11, с. 377], предполагает, что возможная причина изменения представленности древоразрушающих грибов в условиях промышленного загрязнения – снижение продуцирования спор и их жизнеспособности в этих условиях.

Исследования показали, что только 11,4% видов грибов, отмеченных в Оренбургской области, индифферентны по отношению к уровню антропогенной нагрузки на местообитание [12, с. 334].

Еще один важный аспект косвенного влияния на древоразрушающих грибы – изменение качественного и количественного состава субстратов, доступных для заселения (изменение ресурса древесины определенной родовой принадлежности, изменение фракционного состава). Приуроченность видов грибов к субстрату, как правило, имеет два аспекта: приуроченность к древесине определенного рода растений со специфическим химическим составом (например, виды, встречающиеся только на древесине хвойных растений или только на древесине сосны, дуба и т.п.) и преимущественное заселение грибами определенных фракций субстрата (вегетирующие деревья, крупный валеж, пни, веточный отпад разного диаметра и т.п.).

В основе субстратной специализации грибов ряд причин: способ распространения, гарнитура ферментов, отношение к веществам древесины и коры, исторически сложившаяся связь с деревом-хозяином. Данная избирательность определена филогенетически как результат коэволюции растений и грибов. Суть феномена субстратной специализации грибов можно определить как существование у видов ксилотрофных грибов определенного набора ферментов,

комплиментарного биохимическому составу древесины определенного рода или группы родов древесных растений, сформированной в результате сопряженной эволюции системы «дерево – гриб» [13].

К числу узкоспециализированных видов – стенотрофов можно отнести такие грибы, как *Daedalea quercina*, *Daedaleopsis septentrionalis*, *Fistulina hepatica*, *Inocutis dryophila*, *Phellinus termulae*, *Piptoporus betulinus* и др. Эти виды на большей части ареала или в пределах всего ареала предпочтительно или исключительно заселяют древесину определенного рода древесных растений [14, с. 45].

Изменение объема доступной древесины определенного химического состава приводит к выпадению из сообществ или угнетению в них субстратспецифичных видов [14, с. 50].

Изменение фракционного состава также сказывается на представленности в микобиоте грибов, заселяющих разные фракции субстрата. Поскольку стволы большого диаметра медленнее просыхают, чем тонкомерные, это способствует более длительному сохранению оптимальной влажности для развития ксилотрофных грибов; также более рыхлая древесина крупных стволов легче поддается разрушению этими грибами. Вероятно, этим можно отчасти объяснить тенденцию к повышению обилия отдельных видов с увеличением диаметра отпада. Диаметр также характеризует объем древесины как трофического ресурса грибов. Небольшой объем мелких ветвей недостаточен для развития мицелия, способного образовывать многочисленные плодовые тела. Чем больше диаметр и, следовательно, объем древесины, потенциально осваиваемый мицелием, тем выше вероятность появления и большего числа базидиом. Однако на очень крупном субстрате на первый план выступают другие факторы, в частности конкуренция видов одного трофического уровня [15, с. 133].

Большинство древоразрушающих грибов относительно индифферентно в отношении фракционности субстрата. К ним, в частности, относятся такие широко распространенные виды, как *Cerrena unicolor*, *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Schizophyllum commune*, базидиомы которых формируются как на крупных стволах, так и на веточном отпаде другого размера [16]. Некоторые грибы встречаются исключительно на крупномерном субстрате (*Abortiporus biennis*, *Fistulina hepatica*, *Fomitoporia robusta*, *Ganoderma lipsiense*, *Inocutis dryophila*, *Inocutis rheades*, *Inonotus radiatus*, *Laetiporus sulphureus*, *Lenzites warnieri*, *Oxyporus populinus*, *Phellinus alni*, *Phellinus tremulae*, *Polyporus brumalis*, *Polyporus squamosus*, *Porodaedalea pini*). Виды, исключительно или преимущественно заселяющие валяжные ветви среднего и малого размера, нами в микобиоте не выявлены [13].

При антропогенных воздействиях увеличивается количество веточного отпада, что определяет высокую долю малоспецифичных, маргинальных видов.

Общее представление о составе микобиоты обычно складывается исходя из наличия плодовых тел, поэтому в ряде случаев биоразнообразие локальных микобиот оценивается весьма приблизительно. При антропогенных нарушениях среды многие виды пребывают в латентном состоянии – в форме мицелия, видовая идентификация которого за-

труднительна [17, с. 161]. В нарушенных местообитаниях существенно возрастает количество скрытых стволовых и комлевых гнилей деревьев [18, с. 400]. Следовательно, влияние нарушений на функционирование отдельных грибов не свидетельствует об их исключении из состава сообщества.

Сообщества грибов – микоценозы, подобно другим ценотическим общностям, являются формой пространственно-временной организации совокупности отдельных особей, заселяющих определенный биотоп, обладающей собственной структурой и механизмами, обеспечивающими ее устойчивость [19, с. 41]. Реакции микоценозов на нарушения среды складываются из ответов популяций отдельных видов и микоценозеек. Значительная биомасса и большое количество элементов в системе микоценоза обеспечивает его значительную буферность, способность противостоять внешним воздействиям за счет структурных перестроек. Как и в отношении отдельных организмов, сообщества грибов подвержены прямым и косвенным антропогенным воздействиям. Непосредственные влияния приводят к нарушениям экологической структуры (пространственной, временной, трофической, функциональной и т.п.) [20, с. 54]; косвенные (через изменение среды обитания) – к изменению видового разнообразия.

Особенно заметно влияние нарушений среды на функциональную структуру сообществ. Реакция микоценозов заключается в изменении степени доминирования и относительной численности фитопатогенов. Выпадение из сообщества (или переход в латентную фазу) ряда видов под влиянием антропогенной нагрузки приводит к существенному увеличению концентрации доминирования. На доминирующие позиции выходят фитопатогенные (биотрофные) виды, которые также наращивают свою абсолютную численность за счет увеличения количества ослабленных и поврежденных деревьев [21, с. 484]. Увеличение численности патогенных грибов является своеобразным ответом лесной экосистемы на нарушения, из-за которых снижается жизнеспособность древостоев. Возникают некрозы и т.п., т.е. возникает необходимость ускорить выпадение ослабленных деревьев из древостоя. С этой точки зрения грибные сообщества выступают в качестве регуляторов лесных экосистем и для них существенное увеличение объема доступного детрита из-за гибели или отмирания частей растений имеет положительный характер. Грибы обязаны как можно быстрее произвести деградацию этой мортмассы для обеспечения биогеоценоза дополнительными ресурсами для восстановления. Однако сами грибные организмы также подвержены последствиям техногенного загрязнения среды, в результате микобиота становится неспособна в полной мере реализовывать свои функции, что приводит к накоплению в импактных зонах промышленных предприятий значительных объемов древесной мортмассы.

#### Вывод

Анализ многолетней динамики микобиоты Оренбургской области показывает, что тревожных признаков, однозначно указывающих на деградацию региональной микобиоты, нет. Вероятно, буферность микобиоты пока позволяет ей адаптироваться к антропогенным нарушениям и вполне эффективно выполнять свои функции.

Кажущиеся тренды динамики изменений микобиоты, зачастую негативные, на самом деле являются результатом взаимодействия флуктуаций, нативных и антропогенных эндо- и экзогенных сукцессий и общей эволюции микобиоты, определяемой глобальными тенденциями развития биосферы.

### Список литературы:

1. Сафонов М.А. Пирогенные сукцессии микоченозов ксилотрофных грибов // Сибирский экологический журнал. 2006. Т. 13, № 3. С. 325–329.
2. Великанов Л.Л. Эволюция покоящихся стадий у грибов // Микология и фитопатология. 1980. № 3. С. 256–259.
3. Любарский Л.В., Васильева Л.Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.
4. Gregory P.H. et al. The microbiology of the atmosphere (Ed. 2). London: L. Hill, 1973. 377 p.
5. Микрюков В.С., Дуля О.В., Кондратков П.В. Разнообразие грибов арбускулярной микоризы в условиях загрязнения выбросами медеплавильного завода // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии. Екатеринбург, 2015. С. 156–159.
6. Бурова Л.Г. Загадочный мир грибов. М.: Наука, 1991. 97 с.
7. Сионова М.Н. Изменение разнообразия макромицетов в широколиственных и сосновых лесах Калужской области в результате рекреационного воздействия // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: мат-лы XI всерос. науч. конф. Калуга: Полиграф-Информ, 2005. С. 324–327.
8. Сафонов М.А., Шамраев А.В., Дволучанская Ю.В. Варьирование содержания тяжелых металлов в базидиомах ксилотрофных грибов в зависимости от их видовой принадлежности и свойств субстрата в условиях Южного Приуралья // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2013. № 1 (5). С. 47–53.
9. Сафонов М.А., Шамраев А.В., Дволучанская Ю.В., Башкатова Е.В. Накопление тяжелых металлов в системе «почва–дерево–гриб» в Южном Приуралье // Вестник ОГУ. 2013. № 6 (155). С. 127–132.
10. Волчатова И.В., Александрова Г.П., Хамидулина Е.А., Медведева С.А., Белых Л.И., Пензина Э.Э., Рябчикова И.А. Микогенный ксилолиз в условиях антропогенного загрязнения // Лесоведение. 2007. № 5. С. 27–31.
11. Воробейчик Е.Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2002. № 3. С. 368–379.
12. Сафонов М.А., Сафонова Т.И. Варьирование характеристик микоченозов в зависимости от уровня антропогенной нагрузки // Вестник ОГУ. 2009. № 6 (100). С. 332–334.
13. Сафонов М.А. Ресурсное значение ксилотрофных грибов лесов Южного Приуралья: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.32, 03.00.05. Оренбург, 2006. 468 с.
14. Сафонов М.А. Субстратная специализация дереворазрушающих грибов и ее локальное варьирование // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2013. № 3 (7). С. 44–52.
15. Гордиенко П.В. Особенности расселения некоторых видов ксилотрофов на субстрате с различными параметрами // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 2. С. 131–134.
16. Сафонова Т.И. Ксилотрофные грибы березняков Южного Приуралья: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Оренбург, 2009. 161 с.
17. Жуков А.М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.
18. Ставишенко И.В. Состояние лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием промышленных аэропеллютантов // Экология. 2010. № 5. С. 397–400.
19. Сафонов М.А. Терминологические проблемы микоченологии // Современные наукоемкие технологии. 2004. № 1. С. 41–45.
20. Сафонов М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 269 с.
21. Ставишенко И.В., Кшняев И.А. Реакция лесных сообществ ксилотрофных грибов на аэротехногенное загрязнение: мультимодельный вывод // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2013. № 4. С. 474–484.

## REACTION OF MACROMYCETES FUNGI ON ANTHROPOGENIC DISTURBANCES

© 2018

**Safonov Maxim Anatolyevich**, doctor of biological sciences,  
professor of Common Biology, Ecology and Methods of Biology Teaching Department  
*Orenburg State Pedagogical University (Orenburg, Russian Federation)*

**Abstract.** The paper deals with the influence of the anthropogenic press on different levels of macromycetes fungi biota organization: the Bank of spores and propagules of fungi, individual fungal organisms and their communities. It is assumed that anthropogenic disturbances of the environment decrease some fungi spores viability and change the ratio of different species spores. Environment disturbances affect fungi directly and indirectly, but indirect effects are more significant, since the destruction of fruit bodies does not affect the state of the mycelium. Indirect effects include violation of physical and chemical properties of substrates (soil, wood), increase of their toxicity, and changes in vegetation cover, causing changes in qualitative and quantitative characteristics of detritus and plants that can form mycorrhizae. The mechanisms of reducing the diversity and functioning of mycobiota in the conditions of technogenic pollution are discussed. Communities of fungi respond to anthropogenic disturbances by changing the structure, especially functional, which increase absolute and relative number of phytopathogenic fungi in communities. It is concluded that the current trend of regional mycobiota development is aimed at preserving the natural state and currently there are no clear signs of its degradation.

**Keywords:** anthropogenic disturbance; macrofungi; bank of spores; mycocenoses; mycobiota; pollutants; factor of substrate; community structure; concentration of dominance; phytopathogenic fungi; resistance; Orenburg Region.