

УДК 582.284; 58.02

## ФЕНОЭКОЛОГИЯ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО ПРИУРАЛЬЯ

Сафонов М.А.

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

В результате исследований фенологии грибов Южного Приуралья выделено 5 феноритмотипов, отличающихся по времени появления базидиом. При помощи корреляционного анализа доказывается, что у разных видов грибов сроки и периодичность формирования плодовых тел зависят от разных факторов. Показано, что в результате сочетания в сообществах видов с разными феноритмотипами, облик микоценозов постоянно меняется. Дальнейшие исследования в этом направлении помогут лучше понять механизмы дифференциации экологических ниш ксилотрофных грибов и выявить закономерности образования их базидиом.

**Ключевые слова:** грибы-макромицеты, фенология грибов, феноэкология, феноритмотипы, Южное Приуралье

## PHENOECOLOGY OF BASIDIOMYCETES AT THE CONDITIONS OF SOUTHERN URAL

Safonov M.A.

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

As a result of research of fungal phenology at the Southern Urals 5 phenorytmotypes different in time of basidioms forming were allocated. With the help of correlation analysis it is proved that the different fungi species dates and periodicity of fruit bodies formation depend on various factors. It is shown, that as a result of combination in the communities by species with different phenorytmotypes, the mycocenoses shape is constantly changing. Further research in this direction will help to better understanding of the mechanisms of differentiation of macromycetes ecological niches and reveal the regularities of formation of their basidioms forming.

**Keywords:** macromycetes, fungi, fungal phenology, phenoecology, phenorytmotypes, Southern Urals

Выявление видового состава грибов-макромицетов любого региона неизбежно сталкивается с проблемой полноты изучения [6]. Пожалуй, одним из наиболее значимых факторов, препятствующим выявлению видового состава грибов, является сезонная ритмика появления их плодовых тел.

Сезонная ритмика олицетворяет одно из наиболее ярких проявлений диалектического единства организма и среды в их исторической динамике [1]. Старейшим, и до настоящего времени, основным методом накопления информации о сезонной жизни организмов остаются фенологические наблюдения – визуальная регистрация сроков появления морфологических новообразований, закономерно следующих друг за другом в процессе сезонного развития организмов. Однако фенология занимается не только наблюдениями: перед ней, кроме того, стоит задача выявления закономерностей в ходе периодического развития и определения зависимости его от условий окружающей среды, в частности определения влияния почвы и климата на периодические явления жизни растений. Фенология рассматривает местообитание как совокупность внешних влияний на организм, оцениваемых с помощью организмов-индикаторов (чаще

всего – растений). Поэтому она является, по существу, инструментом экологических исследований, по крайней мере в рамках феноэкологии (Х.Л. Вернек (цит. по: [9]).

Фенология растений занимается наблюдением за заметными, легко распознаваемыми явлениями (фазами) развития и с их помощью устанавливает годовой ход развития растений. По отношению к грибам-макромицетам фенологические подходы до сих пор недостаточно проработаны. Это, в частности, связано с тем, что у этих организмов относительно легко можно учесть только одну фазу – образования плодовых тел.

Для фактического подкрепления имеющихся данных по фенологии грибов, следует, видимо, привлекать материалы по фенологии растений, с которыми эти грибы консортивно связаны. Использование этих данных становится возможным при применении принципа синхронности сезонного развития, основанного на относительной неизменности их экологии. Этот принцип означает, что на каждом этапе сезонных изменений растение нуждается в определенных экологических условиях, и, прежде всего, температуре, влажности воздуха и почвы, освещенности [5], независимо от географического положения места произ-

растения. Следствием этой неизменности и является синхронность развития растений, т.е. одновременность прохождения фенологических фаз.

В определенной мере данная синхронность выражена и в отношениях фенофаз растений и грибов.

Заметим, что одним из важнейших факторов, отличающих фенологию грибов от фенологии растений, является цикличность их фенофаз, т.е. в течении года некоторые виды способны образовать плодовые тела неоднократно.

Физиологическая цикличность плодоношения макромицетов в «чистом» виде может проявляться только в годы, приближающиеся по климатическим показателям к среднемноголетним. На ритм образования плодовых тел отдельных видов грибов значительное влияние оказывают погодные условия конкретного года, давая толчок к массовому плодоношению либо более ксерофильных, либо, наоборот, гигрофильных видов. Таким образом, вся группировка макромицетов в результате взаимозамещаемости отдельных видов остается стабильной и рассчитанной на максимальное обеспечение нормальной жизнедеятельности и продуктивной способности мицелия [3].

По данным Л.Г. Буровой [3], период массового плодоношения грибов-симбиотрофов составляет в среднем два года, ксилотрофов – три года. При этом ксилотрофы (и наряду с ними – гумусовые сапротрофы) отличаются наибольшей стабильностью видового состава, численности и массы; напочвенные сапротрофы адаптированы к сукцессионной этапности преобразования мертвого органического вещества и более всего подвержены погодным изменениям. Таким образом, в плодоношении макромицетов наблюдается цикличность, обусловленная, по-видимому, физиологическими особенностями состояния мицелия.

Мы поставили перед собой цель изучить феноэкологию грибов-макромицетов Южного Приуралья, так как этот регион расположен преимущественно в пределах степной зоны и его природные условия довольно экстремальны для грибов. Анализ особенностей фенологии грибов позволит лучше понять механизмы адаптации региональной микобиоты к специфическим условиям лесостепных и степных ландшафтов.

**Материалы и обсуждение.** Нами были проведено изучение фенологии грибов-макромицетов в разных районах Оренбургской области в период с 1993 по 2012 гг. Учет пло-

довых тел производился методом маршрутного учета и методом пробных площадей. На маршруте производилось описание биотопов, растительности и субстратов, на которых обитали грибы. Идентификация собранных образцов производилась с использованием русскоязычной и зарубежной определительной литературы [2, 11-13].

В результате исследования была составлена таблица сроков плодоношения основных видов грибов региона (табл. 1).

Наши наблюдения показывают, что сезонная ритмика образования плодовых тел грибов в пределах Оренбургской области в целом соответствует данным по фенологии грибов степной зоны, которые были опубликованы Б.П. Васильковым [4]. Он утверждал, что в степной зоне выделяются два сезона образования плодовых тел грибов-макромицетов: весна и осень; в некоторые годы выделяется только один сезон плодоношения – осенний.

Исходя из наблюдений за сроками появления плодовых тел базидиальных грибов, мы выделяем пять феноритмотипов грибов-макромицетов:

- грибы образующие плодовые тела в конце весны – начале лета;
- грибы образующие плодовые тела летом;
- грибы образующие плодовые тела в конце лета и осенью;
- грибы образующие плодовые тела осенью;
- грибы образующие плодовые тела эпизодически в течение всего года;
- грибы каждой из выделенных нами фенологических групп имеют некоторые экологические особенности, общие для группы;
- грибы, образующие плодовые тела в конце весны – начале лета.

К этой группе нами отнесено 12 видов грибов: *Calocera palmata*, *Datronia mollis*, *Lentinus cyathiformis*, *Lentinus lepideus*, *Lenzites betulina*, *Phellinus alni*, *Pleurotus calyptratus*, *Polyporus arcularius*, *Polyporus brumalis*, *Polyporus ciliatus*. Грибы этой фенологической группы весьма разнородны по морфологии и систематической принадлежности. Среди этих грибов преобладают агариикоидные базидиомицеты, плодовые тела которых существуют в течение нескольких дней, а потом загнивают. Это представители родов *Lentinus*, *Pleurotus*, *Polyporus*. Один из наиболее типичных представителей этой группы является зимний трутовик – *Polyporus brumalis*.

**Таблица 1**  
Сроки образования плодовых тел ряда грибов–макромицетов в Южном Приуралье

Вид	Месяцы								
	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	
	04	05	06	07	08	09	10	11	
<i>Abortiporus biennis</i>			—	—					
<i>Agaricus arvensis</i>			—	—	—	—			
<i>Amanita pantherina</i>					—	—	—		
<i>Boletus luridus</i>			—	—	—				
<i>Cerrena unicolor</i>			—	—	—	—	—	—	
<i>Chroogomphus rutilus</i>					—	—	—		
<i>Coprinus atramentarius</i>			—	—	—	—			
<i>Daedaia quercina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Datronia mollis</i>			—	—	—				
<i>Datronia stereoides</i>			—	—	—	—	—		
<i>Fistulina hepatica</i>					—	—	—		
<i>Flammulina velutipes</i>	—	—					—	—	
<i>Hapalopilus rutilans</i>		—	—	—	—	—			
<i>Kuehneromyces mutabilis</i>			—	—					
<i>Lactarius acris</i>			—	—					
<i>Lactarius deliciosus</i>						—	—		
<i>Lactarius piperatus</i>					—	—	—	—	
<i>Lactarius torminosus</i>			—	—	—	—			
<i>Laetiporus sulphureus</i>		—	—	—	—	—			
<i>Leccinum scabrum</i>			—	—	—	—			
<i>Lentinus cyathiformis</i>			—	—					
<i>Lentinus lepideus</i>		—	—	—	—				
<i>Lentinus tigrinus</i>			—	—	—	—			
<i>Piptoporus betulinus</i>			—	—	—	—	—	—	
<i>Pleurotus ostreatus</i>		—	—	—	—	—	—		
<i>Pleurotus pulmonarius</i>			—	—	—	—	—		
<i>Pluteus atricapillus</i>			—	—	—	—	—		
<i>Polyporus arcularius</i>			—	—					
<i>Polyporus brumalis</i>			—	—					
<i>Polyporus ciliatus</i>		—	—						
<i>Polyporus squamosus</i>		—	—	—	—	—			
<i>Suillus granulatus</i>			—	—	—	—			
<i>Suillus luteus</i>			—	—	—	—			
<i>Trametes gibbosa</i>			—	—	—	—	—		
<i>Trametes hirsuta</i>			—	—	—	—	—		
<i>Trametes suaveolens</i>				—	—	—	—	—	
<i>Trametes versicolor</i>		—	—	—	—	—	—	—	
<i>Volvariella bombycina</i>			—	—	—				

Исходя из времени образования плодовых тел можно предположить, что ключевым экологическим фактором для формирования

плодовых тел данных грибов является повышенная влажность, а влияние температурно-го режима в данном случае менее значимо.

### **Грибы, образующие плодовые тела летом**

К этой группе относятся 26 видов грибов – макромицетов. В частности, к этой группе относятся *Abortiporus biennis*, *Boletus luridus*, *Climacodon septentrionalis*, *Coprinus cinereus*, *Daedaleopsis septentrionalis*, *Daedaleopsis tricolor*, *Hypholoma Kandoliana*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Oudemansiella radicata*, *Oxyporus obducens*, *Pleurotus cornucopiae*, *Polyporus tuberaster*, *Russula vesca*, *Spongipellis spumeus*, *Volvariella bombycina*. В эту группу входят преимущественно агарикоидные грибы, плодовые тела которых существуют несколько дней. Наиболее типичными представителями этой фенологической группы являются: *Abortiporus biennis*, *Hypholoma Kondoliana*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Oudemansiella radicata*, виды рода *Russula*. Образование плодовых тел грибов этой группы зависит в первую очередь от температурного режима. При этом сохраняется и некоторая зависимость от условий увлажнения. Исходя из резкоконтинентального климата Южного Приуралья с малым количеством летних осадков, грибы этой группы не многочисленны, и встречаются в основном в условиях повышенного увлажнения (в поймах рек, на заболоченных участках, в теневых широколиственных лесах).

### **Грибы, образующие плодовые тела в конце лета и осенью**

Эта группа включает 64 вида грибов. К ней относятся виды родов *Agaricus*, *Amanita*, *Amanitopsis*, *Coprinus*, *Hypholoma*, *Lactarius*, *Macrolepiota*; а также *Armillaria mellea*, *Chroogomphus rutilus*, *Clitocybe cerrusata*, *Clitocybe gibba*, *Fistulina hepatica*, *Hygrophoropsis aurantiaca*, *Leccinum scabrum*, *Lentinus tigrinus*, *Paxillus involutus*, *Phaeolus schweinitzii*, *Pleurotus dryinus*, *Polyporus badius*, *Russula foetens*, *Russula grisea*, *Scleroderma citrinum*, *Suillus granulatus*, *Trametes suaveolens*. Это наиболее крупная фенологическая группа макромицетов Оренбургской области, и она очень разнородна по экологическим характеристикам входящих в нее видов. Среди них есть термофильные, ксеротолерантные виды, образующие плодовые тела в конце июня – августе, и мезофильные виды, развитие которых зависит от условий увлажнения. Большая часть видов образует плодовые тела в интервале от конца августа до начала октября, когда они собираются населением. В частности, первые маслята по-

являются в середине июля, однако массовое появление плодовых тел этого гриба приходится на первую неделю сентября. Похожая ситуация наблюдается и у представителей рода *Xerocomus*. Некоторые виды преимущественно развиваются в середине лета. Плодовые тела трутовика древолюбивого (*Inocutis dryophila*) появляются на живых деревьях дуба 15–20 июля и достаточно быстро разрушаются насекомыми.

### **Грибы, образующие плодовые тела осенью**

К этой фенологической группе мы относим три вида грибов: *Hebeloma crustuliniforme*, *Lactarius deliciosus*, *Lepista nuda*. Можно предположить, что образование плодовых тел этих видов преимущественно зависит от условий увлажнения.

### **Грибы, образующие плодовые тела в течение всего года**

К данной группе относятся 52 вида грибов – макромицетов Оренбургской области: *Bjerkandera adusta*, *Daedaleopsis confragosa*, *Daedalea quercina*, *Datronia stereoides*, *Dichomitus squalens*, *Diplomitoporus flavescens*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma lipsiense*, *Gloeoporus dichrous*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Hapalopilus rutilans*, *Hymenochaete tabacina*, *Inocutis rheades*, *Inocutis radiatus*, *Irpex lacteus*, *Laetiporus sulphureus*, *Oxyporus corticola*, *Phellinus igniarius*, *Phellinus linteus*, *Phellinus rhamnii*, *Pholiota aurivella*, *Phellinus tremulae*, виды рода *Pleurotus*, *Polyporus squamosus*, *Piptoporus betulinus*, *Steccherinum nitidum*, *Steccherinum ochraceum*, *Schizophyllum commune*, виды родов *Stereum*, *Trametes*, *Trichaptum*. Это вторая по количеству видов фенологическая группа. К ней относится большинство афиллофороидных грибов, особенно имеющих многолетние плодовые тела. В отношении этих видов вообще трудно определить даты начала и окончания процесса формирования плодовых тел.

Один вид – *Flammulina velutipes* (зимний гриб) мы не можем отнести ни к одному из выделенных нами феноритмотипов. Плодовые тела этого гриба образуются только весной и осенью. Первые находки этого вида датируются 7 марта, а последние – 30 октября. Летом плодовые тела этого гриба не отмечались.

Для более полного изучения фенологии ксилотрофных грибов нами была заложена пробная площадка в пойме реки Урал в шести километрах выше по течению от г. Оренбурга. Тип леса на пробной площадке – ду-

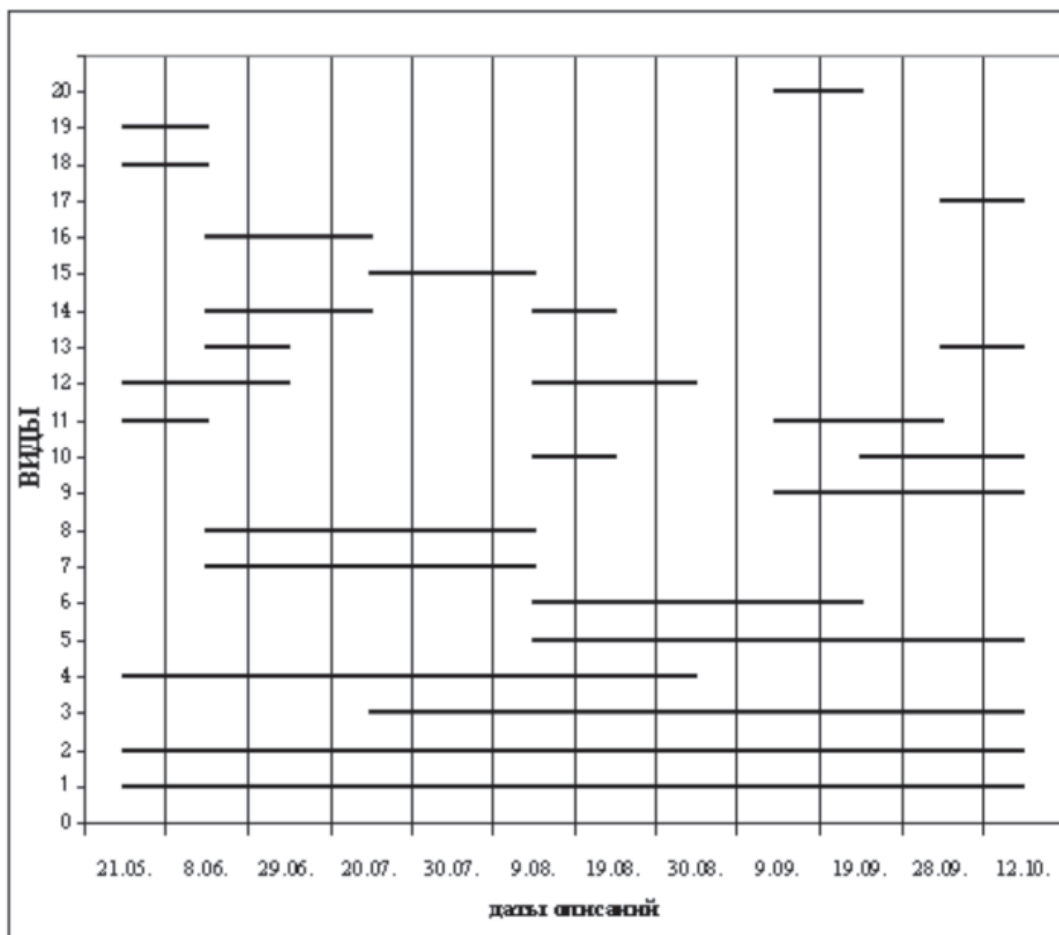
брана ландышевая, Д8Ос2Тн1. Сомкнутость крон – 50–80%. Травянистый ярус разрежен, представлен ландышем майским, ежевикой сизой, гравилатом городским, будрой плющевидной. Подрост отсутствует, в подлеске встречается жимолость татарская.

В ходе работ на пробной площадке проводилось изучение видового состава ксилотрофных базидиомицетов с периодичностью один раз в десять дней с мая по октябрь. При каждом обследовании учитывалось количество плодовых тел каждого вида гриба, их состояние и площадь гименофора. Площадь гименофора учитывалась с помощью палетки с ценой ячейки 0,25 см<sup>2</sup>. Параллельно с учетом плодовых тел велся ежедневный учет

климатических показателей: влажности воздуха, минимальной и максимальной суточной температуры, среднесуточной температуры.

В течение года на пробной площадке было отмечено 32 вида грибов. В анализ были включены 20 видов, которые, судя по всему, являются типичными обитателями данного биотопа, а не случайными видами.

Анализ встречаемости грибов–макромицетов по датам наблюдений показал, что видовой состав грибного сообщества заметно варьирует в течение года (судя по наличию плодовых тел). Максимальное число видов было отмечено в конце июня и в течение всего августа (рисунок).



Сроки образования плодовых тел грибов на пробной площадке. Виды:

- 1 – *Fomes fomentarius*; 2 – *Phellinus linteus*; 3 – *Irpex lacteus*; 4 – *Oxyporus corticola*;  
 5 – *Daedalea quercina*; 6 – *Fistulina hepatica*; 7 – *Steccherinum ochraceum*; 8 – *Bjerkandera adusta*;  
 9 – *Stereum hirsutum*; 10 – *Trametes ochracea*; 11 – *Trametes versicolor*;  
 12 – *Schizophyllum commune*; 13 – *Tremella ssp.*; 14 – *Pleurotus pulmonarius*; 15 – *Trametes pubescens*;  
 16 – *Inocutis dryophila*; 17 – *Exidia glandulosa*; 18 – *Cerrena unicolor*; 19 – *Laetiporus sulphureus*;  
 20 – *Hypholoma fasciculare*

Одной из задач наших исследований было выяснение влияния внешних (климатических) факторов на фенологию грибов–макромицетов. В этом плане оценка влияния факторов среды на грибные организмы только по наличию или отсутствию плодовых тел не является приемлемой, поэтому в качестве маркера мы использовали площадь гименофора грибов, поскольку образование спор является важнейшей функцией плодового тела [7].

Для оценки влияния отдельных факторов на появление и развитие плодовых тел, проводился расчет коэффициентов корреляции между площадью гименофора и каждым из климатических показателей для девяти видов грибов, отмеченных на площадке. Корреляционный анализ показал, что для разных видов грибов – макромицетов ключевыми являются разные факторы (табл. 2).

Таблица 2

Ключевые факторы, определяющие формирование и развитие плодовых тел некоторых грибов пробной площадки

Вид	Ключевые факторы	Коэффициент корреляции ( $p < 0,05$ )
Inocutis dryophila	$T_{\min}$	0,89
	$T_{\text{cp}}$	0,87
	$I_{\phi/\tau}$	0,75
Fistulina hepatica	$T_{\text{cp}}$	0,63
	$T_{\min}$	0,64
Oxyporus corticola	$\phi$	-0,69
Bjerkandera adusta	$T_{\min}$	0,69
Trametes ochracea	$I_{\phi/\tau}$	0,82
	$T_{\max}$	-0,62
Irpex lacteus	$T_{\text{cp}}$	-0,66
	$T_{\min}$	-0,71
Steccherinum ochraceum	$T_{\min}$	0,77
Tremella mesenterica	$T_{\min}$	0,66
Stereum subtomentosum	$I_{\phi/\tau}$	0,70

Примечание.  $T$  – температура (минимальная, максимальная, средняя),  $\phi$  – относительная влажность воздуха;  $I_{\phi/\tau}$  – гидротермический коэффициент.

Так, для *Bjerkandera adusta*, *Irpex lacteus*, *Steccherinum ochraceum*, *Tremella mesenterica* ключевым фактором является минимальная суточная температура. При этом для *Irpex lacteus* характерна отрицательная корреляция. Для других видов, в частности, *Trametes ochracea* и *Stereum hirsutum*, более значимым является гидротермический показатель. Образование плодовых тел *Inocutis dryophila* зависит от нескольких факторов, важнейшим из которых является температурный показатель.

### Заключение

Отличия в фенологии разных видов грибов является одним из важнейших факторов, затрудняющих описание грибных сообществ, поскольку в результате появления плодовых тел разных видов в разное время наблюдаются как бы постоянные флуктуации их видового состава. При проведении исследований в разное время года сообщество, так сказать, «поворачивается» к нам то одной, то другой своей «гранью», скрывая при этом свое истинное лицо, не давая

возможности достаточно полно оценить его видовой состав. Вследствие этого возникает вопрос: насколько оправдан анализ сообществ, видовой состав которых досконально не выявлен? В этом отношении следует опереться на опыт решения аналогичной проблемы, имеющийся в фитоценологии.

В любом случае, какие бы проблемы не возникали у исследователей в связи с фенологией грибов, для лесных сообществ, микценозов и для самих грибов определенная ритмика образования плодовых тел является очень важным адаптивным механизмом. А. Марчелло [10] писал по этому поводу: «Способность живых организмов следовать ритмичному изменению внешней среды определяет потенциал выживания вида».

Отличия в фенологии отдельных видов грибов является одним из проявлений дифференциации их экологических ниш в сообществе, приводящим к снижению конкуренции между видами. Дальнейшие исследования в этом направлении помогут лучше понять механизмы дифференциации экологических ниш базидиальных грибов и выявить закономерности образования их базидиом. Кроме того, изучение фенологии грибов в широких масштабах может стать инструментом изучения трансформации микобиоты под влиянием климатических и антропогенных изменений [8].

### Список литературы

1. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974 – 155 с.
2. Бондарцева М.А. Определитель грибов России: (порядок Афиллофоровые). – Л.: Наука, 1998. Вып. 2. – 391 с.
3. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. – М.: Наука, 1986 – 224 с.
4. Васильков Б.П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. – М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955. – 86 с.
5. Елагин И.Н. Дистанционная фенология. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1983. – 205 с.
6. Сафонов М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 269 с.
7. Сафонов М.А., Десяткова О.А., Рябцов С.Н., Ширин Ю.А. Урожайность грибов-макромицетов в березняках южных отрогов Уральских гор (Тюльганский район Оренбургской области) // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 3. 2003. – С. 32-36.
8. Ширяев А. Г. Изменения микобиоты урало-сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2009. – №. 9. – С. 37-47.
9. Шнелле Ф. Фенология растений. – Л.: Гидрометиздат. 1961 – 259 с.
10. Marchello A. Forme e limiti di un continente ideale del ritmo biologico nelle piante e nelle formazioni vegetali // Atti. Ist.veneto sci., lettere ed arti. Cl.sci. mat. e natur, – 1965-1966, v.124.
11. Nordic Macromycetes. V.3: Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gasteromycetoid basidiomycetes. Gopenhagen: Nordsvamp, 1997. – P. 383-620.
12. Nordic Macromycetes. Vol.2: Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales. Gopenhagen: Nordsvamp, 1992. – 382 p.
13. Ryvarden L., Gilbertson R.L. The Polyporaceae of Europe. — Oslo: Fungiflora, 1992-1994. Vol.1-2. – 684 p.