

**СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ «ДУБ ЧЕРЕШЧАТЫЙ
(*QUERCUS ROBUR* L., FAGACEAE, MAGNOLIÓPSIDA) –
ПЕЧЕНОЧНИЦА ОБЫКНОВЕННАЯ
(*FISTULINA HEPATICA* (SCHAEFF.) WITH.,
FISTULINACEAE, AGARICOMYCETES)»
В ПОРОСЛЕВЫХ ДУБРАВАХ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

А. В. Дунаев, Е. Н. Дунаева, С. В. Калугина

Белгородский государственный университет

Россия, 308015, Белгород, Победы, 85

E-mail: kiryushenko@bsu.edu.ru

Поступила в редакцию 29.07.12 г.

Структура патосистемы «Дуб черешчатый (*Quercus robur* L., Fagaceae, Magnoliópsida) – печеночница обыкновенная (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» в порослевых дубравах Белгородской области. – Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. – Анализируется структура патосистемы «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» в дубовых древостоях порослевых дубрав Белгородской области (южная лесостепь).

Ключевые слова: дуб черешчатый, печеночница обыкновенная, структура патосистемы, структурные состояния.

«English oak (*Quercus robur* L., Fagaceae, Magnoliópsida) – beefsteak fungus (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» pathosystem structure in sprout oak forests of the Belgorod region. – Dunaev A. V., Dunaeva E. N., and Kalugina S. V. – The paper analyzes the structure of the «English oak – beefsteak fungus» pathosystem in oak stands of sprout oak forests in the Belgorod region (the southern forest-steppe).

Key words: English oak, beefsteak fungus, pathosystem structure, structural conditions.

ВВЕДЕНИЕ

Печеночница обыкновенная (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., 1801), семейство *Fistulinaceae*, порядок *Agaricales*, класс *Agaricomycetes*, отдел *Basidiomycota* (Index Fungorum, 2012) – полупаразит и монотроф на дубе черешчатом (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) в дубравах южной лесостепи. Вызывает бурую ядровую гниль комля и нижней части ствола. Печеночница способна развиваться как на живых деревьях дуба, так и на дубовых пнях. К настоящему времени изучение этого патогенного вида дереворазрушающих грибов ограничивается оценкой его распространенности в дубовых древостоях лесостепных дубрав (Царалунга, 2005; Калугина, 2006; Фурменкова, 2009; Дунаев и др., 2010, 2012), а также констатацией того, что в порослевых дубравах широкое распространение имеют комлевые гнили, легко диагностируемые по комлевым дуплам (Царалунга, 2005; Калугина, 2006), одним, но не единственным, из возбудителей которых является печеночница. Особенности же распределения и приуроченности этого патогена остаются без внимания.

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

Авторы статьи рассматривают состояние популяции печеночницы как паразитического организма в неразрывной связи с состоянием популяции дуба как растения хозяина, т. е. во взаимоотношении «паразит – хозяин». Взаимоотношения подобного рода представляют собой частный случай экосистемы элементарного уровня и рассматриваются как патосистемы (Robinson, 1976).

Патосистема «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» в порослевых дубравах представляет собой антропогенно трансформированную природную патосистему (Дунаев и др., 2012), для которой характерны свои структурные особенности.

Исследованию структуры патосистемы «дуб черешчатый *Q. robur* – печеночница обыкновенная *F. hepatica*» (далее сокращенно «дуб – ПО») и посвящена настоящая работа. Целью работы являлось выявление особенностей распределения популяции *F. hepatica* в популяции *Q. robur* в зависимости от санитарного состояния последнего в порослевых дубравах Белгородской области. В соответствии с поставленной целью ставились и решались следующие основные задачи: 1) выявить подсистемы и элементы патосистемы «дуб – ПО»; 2) рассмотреть причинно-следственные связи по схеме «внешний фактор – распространение печеночницы»; 3) выделить возможные структурные состояния патосистемы «дуб – ПО».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований являлась патосистема «дуб – ПО». Полевые исследования проводились в 2010 – 2011 гг. в порослевых дубовых древостоях 70 – 100-летнего возраста, расположенных в дубравах Белгородского и Шебекинского районов Белгородской области (южная лесостепь). Отметим, что древостои, в которых проводились исследования, представляют собой типичные лесорастительные участки в дубравах, где они располагаются. Ниже приводится описание обследованных древостоев.

I. Урочище «Дубовое» (Белгородский лесхоз, Белгородское лесничество). Состав древостоя: 10Д+Кло+Лпм. Возраст (лет), средний диаметр (см), полнота, бонитет: 90; 28.2; 0.5 – 0.6; II. Урочище «Коровино» (Шебекинский, Архангельское). 5Д5Ясо+Кло+Лпм. 90; 29.0; 0.5 – 0.6; II. Лес «Шебекинская дача» (Шебекинский, Шебекинское). 8Д1Лпм1Кло+Ясо. 90 – 95; 29.0; 0.5 – 0.6; I – II. Дубрава «Архиерейская роща» (Белгородский, Белгородское). 10Д+Кло+Лпм. 70 – 80; 28.9; 0.5 – 0.6; II. Урочище «Рог» (Шебекинский, Шебекинское). 10Д+Кло+Лпм. 70 – 80; 28.2; 0.5 – 0.6; II – III. «Безлюдовский лес» (Шебекинский, Шебекинское). 10Д. 85; 27.4; 0.5 – 0.6; II – III. Лес «Дубовое», урочище «Коровино», лес «Шебекинская дача» относятся к типу нагорных дубрав (тип лесорастительных условий D_2); дубрава «Архиерейская роща» и урочище «Рог» – к типу байрачных дубрав (тип лесорастительных условий E_2); дубрава «Безлюдовский лес» является надпойменно-террасовой дубравой (тип лесорастительных условий C_2).

Полевые обследования проводились согласно методике лесопатологических и фитопатологических исследований (Журавлев, 1962; Мозолевская и др., 1984; Шевченко, Цилюрик, 1986), а также с учётом общих рекомендаций по планированию наблюдений с целью изучения структурно-функциональных особенностей

биосистем (Методы математической биологии, 1980). Отметим, что обследования древостоев проводились в период плодоношения печеночницы, и пораженность деревьев дуба ею определялась по наличию плодовых тел.

Камеральная обработка данных полевых исследований проводилась с применением методов анализа биосистем (Методы математической биологии, 1980), аналитических методов сравнительной экологии (Одум, 1975) и вариационной статистики (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Патосистема «дуб – ПО» – специфическая экосистема надпопуляционного уровня, являющаяся структурной частью экосистемы уровня биогеоценоза лесостепной дубравы. Концептуальная граница этой патосистемы проходит по точкам, где есть дуб и есть печеночница. Структурно патосистема включает ту часть популяции дуба как растения хозяина, которая представлена живыми деревьями, подверженными поражению, уже пораженными или не пораженными, но находящимися в инфекционном окружении и представляющимися потенциальными хозяевами. В популяции дуба, входящей в патосистему, могут встречаться и другие доразрушающие базидиомицеты (серно-желтый трутовик, ложный дубовый трутовик, опенок осенний), т. е. отдельные деревья могут быть поражены одновременно печеночницей и серно-желтым трутовиком, печеночницей и ложным дубовым трутовиком, печеночницей и опенком осенним. Внутренними факторами для патосистемы «дуб – ПО» являются, с одной стороны, устойчивость дуба, с другой – паразитические возможности печеночницы.

Внешней по отношению к этой патосистеме является та часть популяции дуба, которая не поражена печеночницей и потенциально заражение ею не может осуществиться. Причем, в этой, внешней по отношению к патосистеме «дуб – ПО», популяции дуба, могут быть распространены, кроме печеночницы, и другие доразрушающие базидиомицеты. Внешними факторами по отношению к патосистеме являются факторы, влияющие на состояние патосистемы. Среди них можно назвать антропогенное влияние (лесохозяйственная деятельность), структуру, состав, полноту дубового древостоя, ослабляющее действие массовых видов паразитических насекомых, лесорастительные условия. А также абиотические факторы, например, действие низких отрицательных температур, приводящее к образованию морозных трещин – «ворот инфекции». Антропогенное влияние представляется наиболее важным, так как оно изменяет структуру, состав, полноту древесного фитоценоза, а также может инициировать вспышки массового размножения листогрызущих насекомых и распространение опенка осеннего.

В соответствии с целью и задачами нашего исследования необходимо выделить структурные элементы патосистемы – подсистемы и элементы – непосредственный объект анализа ее структуры. Как известно (Robinson, 1976), подсистемами патосистемы являются взаимодействующие субпопуляции хозяина (патодем) и паразита (патотип). При этом в патодеме все особи проявляют сходный тип устойчивости, а в соответствующем патотипе – сходный тип паразитической способности. Так как нет оснований считать (Robinson, 1976), что в природной (или близкой

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

к природной) патосистеме существуют взаимодействия типа «ген на ген» или дифференцированные отношения, то наиболее важным критерием выделения подсистем природной (или близкой к природной) патосистемы является характер осуществления контакта между хозяином и паразитом. Последнее выражается в особенностях проникновения и развития паразита в связи с особенностями развития хозяина.

На основании вышесказанного, прежде чем выделять структурные единицы патосистемы «дуб – ПО», следует рассмотреть биоэкологические особенности взаимосвязанных между собой дуба как растения-хозяина и печеночницы как паразитического организма в современных дубравных экосистемах лесостепи. Это поможет выделить как подсистемы, так и элементы низшего иерархического уровня, а также возможные структурные состояния патосистемы.

Популяция дуба *Q. robur* в исследуемых дубравах представлена в основном деревьями неоднократного порослевого возобновления от пня, ослабленными физиологически; значительная часть деревьев образует клоновые биогруппы (Дунаев и др., 2012). Печеночница *F. hepatica* – обычный консорт дуба в лесостепных дубравах, встречается только на дубе, т. е. является монотрофом. Вызывает бурую ядровую гниль комля и нижней части ствола, гниль также может заходить в корни. Печеночница способна развиваться как на живых деревьях дуба, так и на дубовых пнях. Ее справедливо относят к группе факультативных сапротрофов) (Харченко, 2003; Дунаев, 2009).

Заражение дуба происходит посредством базидиоспор (половое размножение), через морозные трещины, механические обдиры коры, раковые и другие, помимо морозных, трещины в коре (далее по тексту – трещины) в нижней части ствола, а также грибницей (вегетативное размножение), развивающейся в материнских пнях и пнях, оставшихся от сросшихся стволов. Последний путь заражения характерен для порослевых дубрав. А таких дубрав большинство в южной лесостепи (Белгородская, Воронежская, Харьковская области).

Фруктовые тела печеночницы обычно формируются в трещинах коры ствола и комля, в местах морозных трещин, механических обдигов коры и в комлевых и комлево-гнездовых дуплах (Дунаев и др., 2012).

Учитывая вышеизложенное, в границах существования патосистемы «дуб – ПО» выделяем три подсистемы по вероятному способу заражения хозяина. Первая подсистема может быть представлена той частью ценопопуляции дуба и взаимодействующей с ней субпопуляцией печеночницы, где заражение осуществляется только посредством вегетативного мицелия патогена, развивающегося в ядровой части древесины материнского пня или пня от сросшегося дерева. Вторая подсистема может быть представлена той частью патосистемы, где первичный контакт паразита и хозяина и последующее заражение осуществляются только базидиоспорами паразита, а воротами инфекции служат различные повреждения коры в нижней части ствола. Третья – той частью патосистемы, в которой заражение может осуществляться как мицелием, так и базидиоспорами патогена.

В границах рассмотренных подсистем могут существовать разные способы контакта между паразитом и хозяином (разные ворота инфекции). В результате

взаимодействия деревьев дуба, имеющих те или иные габитуальные особенности, предрасполагающие к заражению, и печеночницы с ее особенностями развития и распространения, в древостоях встречаются группы деревьев с характерными сочетаниями внешних признаков и явного поражения печеночницей. Так, при детальном обследовании древостоев разных дубрав нами было отмечено, что явному поражению деревьев дуба печеночницей сопутствуют, как правило, известные пороки их развития – фауты – среди которых уже перечисленные трещины, обдиры коры и комлевые дупла. Эти пороки могут являться как «воротами проникновения» для печеночницы, так и следствием ее дереворазрушающей активности (комлевые дупла, застарелые морозные трещины с признаками гнили). Иными словами, они сопровождают поражение дуба печеночницей.

В процессе полевых исследований авторы статьи не только учитывали явно пораженные деревья (с плодовыми телами печеночницы), но и описывали состояние комлево-стволовой части как явно пораженных, так и непораженных деревьев. Это позволило выделить группы деревьев пораженных и непораженных в связи с особенностями их санитарного состояния. Такие группы деревьев выступают элементами рассматриваемой нами патосистемы.

На основании данных полевых обследований дубовых древостоев в 2010 – 2011 гг. выделены следующие группы (категории) деревьев: 1) деревья с комлевыми дуплами; 2) деревья с морозными трещинами; 3) деревья с трещинами коры; 4) деревья с обдирами коры; 5) деревья, имеющие и комлевые дупла и морозные трещины; 6) деревья, имеющие и комлевые дупла и трещины коры. Деревья 1 – 4-й категорий были выделены как при детальном, так и рекогносцировочных обследованиях, деревья 5 – 6-й категорий – при рекогносцировочных обследованиях. Следует обратить внимание, что в каждой из перечисленных категорий встречаются как явно пораженные, так и не пораженные деревья дуба, но именно в этих группах деревьев, выделенных нами в процессе детальном и рекогносцировочных обследований дубовых древостоев разных дубрав, только и встречаются деревья с плодовыми телами печеночницы. Эти равнозначные в иерархическом отношении категории деревьев и являются элементами исследуемой патосистемы «дуб – ПО». В границах первой подсистемы следует, очевидно, рассматривать 1-ю категорию деревьев. Деревья 2 – 4-й категорий являются элементами второй подсистемы. Деревья 5-й и 6-й категорий – элементами третьей выделенной нами подсистемы патосистемы «дуб – ПО».

Такие фауты, как комлевое дупло или морозная трещина – являются результатом первичного влияния внешних по отношению к патосистеме факторов. Так, комлевые дупла у деревьев дуба в порослевых дубравах в значительной мере обусловлены лесохозяйственной деятельностью человека (Дунаев и др., 2012). Морозные трещины – местоположением и сниженной полнотой древостоев (Рожков, Козак, 1989). Застарелые обдиры коры в комлевой части перестойных деревьев – также результат лесохозяйственной деятельности человека (Рожков, Козак, 1989).

Фауты, сопровождающие поражения дуба печеночницей, хотя и являются в общем случае следствием совместной «работы» внешних (антропогенных, абиотических) и внутренних (биоэкологические особенности развития и распространения

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

печеночницы, генетическая неоднородность популяции дуба) факторов, могут выступать маркерами первичного влияния внешних факторов, т. е. независимыми величинами внутри патосистемы. В самом деле, образованию комлевого дупла предшествует или наличие пня материнского дерева (комлево-гнездовое дупло) или пень от сросшегося дерева (собственно комлевого дупла), а в некоторых случаях – давнишняя комлевая морозная трещина. Образованию морозной трещины или обдира коры с признаками гнили – свежая морозная трещина или обдир коры соответственно. Образованию всякого рода трещин коры (помимо морозных) – абиотические и биотические факторы (кроме печеночницы).

Таким образом, фауты являются посредниками между внешними факторами и распространённостью печеночницы, и величина их встречаемости в древостоях может характеризовать интенсивность влияния внешних факторов и опосредованно характеризовать взаимосвязь между распространённостью печеночницы и влиянием внешних факторов. В зависимости от природы и относительной интенсивности действия того или иного внешнего фактора, предрасполагающего к распространению печеночницы, в древостоях складывается то или иное структурное состояние патосистемы «дуб – ПО».

Так как структура любой системы в конечном итоге представлена ее элементами, то их состояние и взаимоотношение характеризуют то или иное структурное состояние системы. Измеренные параметры состояния отдельных элементов являются теми значениями выходных величин, сочетание которых описывает состояние системы в данный момент времени (Методы математической биологии, 1980). Патосистема «дуб – ПО», как показано ранее, может быть представлена фаутными категориями деревьев дуба, пораженных и не пораженных печеночницей. При этом выходные величины, описывающие состояния этих элементов, могут быть измерены как процентные доли деревьев разных категорий, взятые от общего числа обследованных живых деревьев дуба.

В результате аналитической обработки эмпирического материала, полученного в ходе полевых обследований, выделено 4 структурных состояния патосистемы. Для первого выделенного нами структурного состояния патосистемы характерна приуроченность печеночницы к деревьям дуба с комлевыми дуплами. Например, в 2011 г. в дубовом древостое урочища «Дубовое» (см. «Объекты и методика») было обследовано 202 живых дерева дуба. На 10 деревьях (что составляет: $(10/202) \times 100\% = 5.0\%$) были обнаружены плодовые тела печеночницы. На 9 деревьях плодовые тела были обнаружены в комлевых дуплах (4.5%) (табл. 1), кроме комлевых дупел других фаутов эти деревья не имели. На одном дереве (0.5%) (см. табл. 1) – в раковой трещине в развилке двойчатки, других фаутов и это дерево не имело. При этом только с комлевыми дуплами всего было отмечено 65 деревьев (32.2%) (см. табл. 1), с комлевыми дуплами и морозными трещинами – 7 деревьев (3.5%), с комлевыми дуплами и трещинами – 3 (1.5%), только с морозными трещинами – 1 (0.5%), только с трещинами коры – 3 (1.5%). С обдирами коры деревьев дуба не отмечено (0%) (см. табл. 1).

Для обследованного древостоя дубравы «Дубовое» (см. табл. 1) основным фаутом, сопровождающим появление печеночницы, является комлевого дупла.

Можно показать, что для данного древостоя такая сопряженность не случайна. В табл. 2 представлены необходимые данные для анализа приуроченности печеночницы к деревьям дуба в опытном древостое дубравы «Дубовое».

Таблица 1

Категории деревьев*, имеющих те или иные фауты и пораженных и не пораженных печеночницей, в дубовом древостое дубравы «Дубовое», %

Деревья дуба	Пороки развития					
	дупло комлевое	морозная трещина	трещина коры	обдир коры	дупло комлевое + трещина коры	дупло комлевое + морозная трещина
Пораженные печеночницей	4.5	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0
Не пораженные печеночницей	32.2	0.5	1.5	0.0	1.5	3.5

* В процентах от общего числа обследованных деревьев.

Отметим, что ожидаемая величина встречаемости (см. табл. 2) определялась, исходя из предположения, что какая-либо сопряженная связь между особенностями пороков развития и приуроченностью печеночницы отсутствует. Значения таких ожидаемых величин были получены в результате применения метода пропорционального деления. Так, например, по древостою урочища «Дубовое» всего было обследовано 202 живых дерева дуба, из них – 65 имели комлевые дупла, 137 – не имели (см. табл. 2). Всего было обнаружено 10 деревьев с плодовыми телами печеночницы. Считая распределение печеночницы случайным, получаем число ожидаемых встреч печеночницы в той части древостоя, которая представлена деревьями только с комлевыми дуплами: $(65/202) \times 10 = 3.2$ (см. табл. 2). Аналогично получаем число ожидаемых встреч печеночницы в той части обследованного древостоя, которая представлена остальными деревьями: $(137/202) \times 10 = 6.8$ (см. табл. 2).

Таблица 2

Встречаемость печеночницы на деревьях разных категорий в дубовом древостое дубравы «Дубовое»

Категория деревьев	Только с комлевыми дуплами	Остальные
Количество деревьев, шт.	65	137
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>наблюдаемое</i> , шт.	9	1
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>ожидаемое</i> , шт.	3.2	6.8

Вычислив таким образом ожидаемые числа деревьев с плодовыми телами печеночницы в каждой категории деревьев дуба, можно сравнить их с наблюдаемым распределением с помощью критерия χ^2 (хи-квадрат) (Лакин, 1990) и установить случайность или неслучайность приуроченности печеночницы к той или иной категории деревьев. Как известно, критерий χ^2 представляет собой сумму квадратов отклонений наблюдаемых частот от ожидаемых, отнесенную к ожидаемым частотам. Таким образом получаем фактическую величину $\chi_{ф}^2$, которую нужно сравнить с ее критическим значением $\chi_{ст}^2$. Так, для вышерассмотренного случая (см. табл. 2) $\chi_{ф}^2 = 15.4$. Это значение выше $\chi_{ст}^2 = 3.84$ (Лакин, 1990) для 5%-ного уровня значи-

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

мости и числа степеней свободы $k = 2-1$, что свидетельствует в пользу не случайной приуроченности печеночницы к деревьям, имеющим комлевое дупло.

Подобная картина наблюдается и в обследованном дубовом древостое урочища «Рог» (см. «Объекты и методика»). Следует отметить, что из всех обследованных древостоев именно в древостоях урочищ «Дубовое» и «Рог» распространенность печеночницы наиболее высока: 5.0 (см. табл. 1) и 4.4% соответственно. В этих же древостоях наиболее часто встречаются деревья с комлевыми дуплами, пораженные и не пораженные печеночницей: 36.7 (см. табл. 1) и 31.5% соответственно. Можно предположить, что вышеописанное структурное состояние патосистемы характерно для приспевающих и спелых порослевых дубрав, где основным фактором формирования дубового древостоя является лесохозяйственная деятельность человека (сплошные и групповые рубки). В таких древостоях всегда высока доля деревьев, имеющих комлевые дупла, заметная часть которых, по сути, является результатом дереворазрушающей деятельности печеночницы. В одном случае, развиваясь на материнском пне, патоген способен поражать дочерние деревья, в другом, развиваясь на пне от срубленного сросшегося ствола, способен поражать живой ствол.

Для второго выделенного нами структурного состояния патосистемы «дуб – ПО» характерна преимущественная приуроченность печеночницы к деревьям с морозными трещинами. Так, в лесу «Шебекинская дача» было обследовано 200 живых деревьев дуба (табл. 3). На 5 деревьях (2.5%) были обнаружены плодовые тела печеночницы: 2 – на деревьях, имеющих только морозобоины (1.0%), 1 – на дереве, имеющем только трещину коры (0.5%), 2 – на деревьях, имеющих только комлевое дупло (1.0%). При этом только с комлевыми дуплами всего было отмечено 45 деревьев (22.5%), с комлевыми дуплами и морозными трещинами – 3 дерева (1.5%), с комлевыми дуплами и трещинами – 2 (1.0%), только с морозными трещинами – 5 (2.5%), только с трещинами коры – 3 (1.5%). С обдирами коры отмечено 2 дерева дуба (1.0%).

Таблица 3

Категории деревьев*, имеющих те или иные фауты и пораженных и не пораженных печеночницей, в дубовом древостое дубравы «Шебекинская дача», %

Деревья дуба	Пороки развития					
	дупло комлевое	морозная трещина	трещина коры	обдир коры	дупло комлевое + трещина коры	дупло комлевое + морозная трещина
Пораженные печеночницей	1.0	1.0	0.5	0.0	0.0	0.0
Не пораженные печеночницей	22.5	2.5	1.5	1.0	1.0	1.5

* В процентах от общего числа обследованных деревьев.

Для этого древостоя основными фаутами, сопровождающими появление печеночницы, являются комлевое дупло и морозная трещина. Но поскольку деревья с морозными трещинами встречаются на порядок реже, то, как свидетельствует анализ с применением критерия χ^2 , именно морозная трещина является ведущим

фаутом. В табл. 4 представлены необходимые данные для анализа приуроченности печеночницы к деревьям дуба в обследованном древостое дубравы «Шебекинская дача». В этом случае $\chi_{ф}^2 = 36.8$. Это значение выше $\chi_{st}^2 = 3.84$ (Лакин, 1990) для 5%-ного уровня значимости и числа степеней свободы $k = 2-1$, что свидетельствует в пользу не случайной приуроченности печеночницы к деревьям, имеющим морозные трещины.

Таблица 4

Встречаемость печеночницы на деревьях разных категорий
в дубовом древостое дубравы «Шебекинская дача»

Категория деревьев	Только с морозными трещинами	Остальные
Количество деревьев, шт.	5	195
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>наблюдаемое</i> , шт.	2	3
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>ожидаемое</i> , шт.	0.1	4.9

Приуроченность печеночницы к деревьям с морозными трещинами характерна, по-видимому, для лесорастительных участков со сниженной полнотой, где низкие отрицательные температуры оказывают значительное влияние на санитарное состояние дубовых древостоев.

Сопряженность печеночницы с деревьями, имеющими обдиры коры в нижней части ствола, является особенностью третьего выделенного нами структурного состояния патосистемы. Обдиры коры у остающихся на корню живых деревьев дуба являются результатом валки и транспортировки выбираемых стволов при выборочных рубках. Приуроченность печеночницы к таким деревьям характерна, по нашим наблюдениям, для лесорастительных участков, где преобладали выборочные рубки и сформировался выраженный первый ярус перестойного дуба. Например, в дубраве «Шебекинская дача», где на одном из таких участков был проведен беглый осмотр около 200 деревьев дуба, было обнаружено 4 плодовых тела печеночницы: на одном дереве в морозной трещине, на одном – в комлевом дупле и на двух – в местах застарелых обдиры коры. Однако статистически обосновать не случайную приуроченность печеночницы к деревьям с обдирами коры невозможно ввиду отсутствия учетных данных по численности деревьев разных категорий.

Отметим, что для обследованных древостоев дубравы «Шебекинская дача» распространенность печеночницы составляет 2.0 – 2.5%. Деревья с комлевыми дуплами встречаются здесь реже: в среднем встречаемость их составляет около 25%.

Четвертое выделенное нами структурное состояние патосистемы имеет место в древостоях, где печеночница встречается единично, но может быть приурочена к деревьям разных фауных категорий (дубравы «Безлюдовский лес», «Архиерейская роща», «Коровино»). Однако встречаемость ее слишком мала, чтобы можно было непосредственно использовать для анализа ее приуроченности метод χ^2 . В табл. 5 рассматривается подобная конфигурация патосистемы на примере обследованного древостоя дубравы «Безлюдовский лес». Такая структура, по-видимому, имеет место в тех древостоях, где в комплексе внешних факторов, влияющих на патосистему, ни один из них не оказывает выраженного действия на распространение печеночницы.

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

Распространенность печеночницы во всех из трех вышеперечисленных древостоев не превышает 0.9%. Встречаемость деревьев с комлевыми дуплами колеблется в пределах 5.0 – 22.6%.

Таблица 5

Категории деревьев*, имеющих те или иные фауты и пораженных и не пораженных печеночницей, в дубовом древостое дубравы «Безлюдовский лес», %

Деревья дуба	Пороки развития					
	дупло комлевое	морозная трещина	трещина коры	обдир коры	дупло комлевое+ трещина коры	дупло комлевое+ морозная трещина
Пораженные печеночницей	0.3	0.3	0.0	0.3	0.0	0.0
Не пораженные печеночницей	11.1	1.2	1.2	0.6	0.3	0.0

* В процентах от общего числа обследованных деревьев.

Таким образом, выделены древостои с высокой, средней и низкой встречаемостью печеночницы. С высокой встречаемостью – древостои урочищ «Дубовое» и «Рог» (встречаемость печеночницы 5.0 и 4.4% соответственно). Со средней встречаемостью – древостой «Шебекинской дачи» (встречаемость печеночницы 2.0 – 2.5%). С низкой встречаемостью – древостои дубрав «Безлюдовский лес», «Коровино», «Архиерейская роща» (встречаемость печеночницы не более 0.9%) В древостоях с высокой встречаемостью печеночницы она явно приурочена к деревьям с комлевыми дуплами. В древостоях со средней встречаемостью она может быть преимущественно приурочена к деревьям с морозными трещинами или с обдирами коры, при этом она может также встречаться на деревьях с комлевыми дуплами и трещинами коры. В древостоях с низкой встречаемостью она встречается единично на деревьях разных фаутных категорий.

Заканчивая обсуждение и формулировку результатов, отметим, что приведенный выше анализ и соответствующие выводы подлежат дальнейшей проверке на более основательном эмпирическом базисе с охватом большего числа древостоев и дубрав.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Патосистема «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» может быть представлена тремя подсистемами, выделяемыми по вероятному способу заражения хозяина. Первая – включает ту часть популяции дуба и взаимодействующую с ней субпопуляцию печеночницы, где заражение осуществляется только посредством вегетативного мицелия патогена, развивающегося в ядровой части древесины материнского пня или пня от сросшегося дерева. Вторая – включает ту часть патосистемы, где первичный контакт паразита и хозяина и последующее заражение осуществляется только базидиоспорами паразита, а воротами инфекции служат различные повреждения коры в нижней части ствола. Третья – ту часть патосистемы, в которой заражение может осуществляться как мицелием, так и базидиоспорами патогена.

2. В границах первой подсистемы как ее единственный элемент можно выделить ту часть ценопопуляции дуба и сопряженную с ней субпопуляцию печеноч-

ницы, которая представлена зараженными деревьями с комлевыми дуплами. Вторая подсистема может быть представлена тремя элементами: зараженные деревья с морозными трещинами; зараженные деревья с трещинами коры; зараженные деревья с обдирами коры. Третья подсистема может быть представлена двумя элементами: зараженные деревья, имеющие и комлевые дупла и морозные трещины; зараженные деревья, имеющие и комлевые дупла и трещины коры.

3. Для первого возможного структурного состояния патосистемы характерна приуроченность печеночницы к деревьям дуба с комлевыми дуплами. Это имеет место в приспевающих и спелых порослевых дубравах, где основным фактором формирования дубового древостоя является лесохозяйственная деятельность человека (сплошные и групповые рубки). В подобных древостоях печеночница встречается наиболее часто. Для второго структурного состояния патосистемы характерна преимущественная приуроченность печеночницы к деревьям с морозными трещинами, при этом она может также встречаться на деревьях с комлевыми дуплами и трещинами коры. Это имеет место в приспевающих и спелых древостоях, где основным внешним фактором, предопределяющим распространение печеночницы, выступали, по-видимому, низкие отрицательные температуры. Сопряженность печеночницы с деревьями, имеющим обдиры коры в комлевой части, является особенностью третьего типичного структурного состояния патосистемы. Оно характерно для лесорастительных участков, где, по-видимому, преобладали выборочные рубки и сформировался выраженный первый ярус перестойного дуба. Четвертое типичное структурное состояние имеет место в древостоях, где печеночница встречается единично, но может быть приурочена к деревьям разных фауных категорий. Это, по-видимому, имеет место в тех древостоях, где в комплексе внешних факторов, влияющих на патосистему, ни один из них не оказывал выраженного действия на распространение печеночницы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дунаев А. В. О склонности к паразитическому образу жизни некоторых ксилотрофных базидиомицетов, входящих в консорциум дуба // Ботанические сады в 21 веке : сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Белгород : Политерра, 2009. С. 210 – 212.

Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. Экотопы дуба в южной лесостепи и распространение в них наиболее опасных микопатогенов дуба // Научные ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2010. № 9 (80), вып. 11. С. 18 – 24.

Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. «Дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» как антропогенная патосистема // Научные ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2012. № 3 (122), вып. 18. С. 114 – 124.

Журавлев И. И. Диагностика болезней леса. М. : Сельхозиздат, 1962. 192 с.

Калугина С. В. Экология грибных болезней дуба и их роль в деградации порослевых дубрав Белгородской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2006. 23 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.

Методы математической биологии : в 2 кн. Кн. 1. Общие методы анализа биологических систем / под ред. Н. Н. Любимова. Киев : Вища шк., 1980. 239 с.

Мир растений : в 7 т. Т. 2. Грибы / под ред. М. В. Горленко. 2-е изд., перераб. М. : Просвещение, 1991. 475 с.

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М. : Лесн. пром-сть, 1984. 125 с.

Одум Ю. Основы экологии / пер. с англ. М. : Мир, 1975. 744 с.

Рожков А. А., Козак В. Т. Устойчивость лесов. М. : Агропромиздат, 1989. 239 с.

Фурменкова Е. С. Патологические признаки дуба черешчатого и их использование при санитарных рубках : дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 2009. 185 с.

Харченко А. А. Экология и биоценотическое значение дереворазрушающих грибов в порослевых дубравах (на примере Воронежской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2003. 24 с.

Царалунга В. В. Деградация порослевых дубрав и их реабилитация с помощью санитарных рубок : дис. ... д-ра с.-х. наук. Брянск, 2005. 393 с.

Шевченко С. В., Цилюрик А. В. Лесная фитопатология. Киев : Вища шк., 1986. 384 с.

Index Fungorum [Electronic resource] / Royal Botanic Gardens Kew. London, 2012. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 25.05. 2012).

Robinson R. A. Plant Pathosystems. Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer-Verlag, 1976. 184 p.