

УДК: 581.6+582.4

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ МИКОЦЕНОЛОГИИ

Сафонов М.А.

Оренбургский государственный педагогический университет

В статье обсуждаются основные понятия и термины микоценологии. Обосновывается применение понятий «микоценоз», «микокомплекс», «микобиота». Предлагается использование следующей иерархической системы для грибов: микоценоячейка → микоценоз → формационный микокомплекс → зональный, региональный микокомплекс → микобиота.

Любая биосистема характеризуется наличием нескольких последовательно подчиненных структурных уровней, критериями выделения которых являются наличие органических отношений целого и его основных элементов между системами одного уровня и образованиями другого уровня, а также развитие существенно специфичных структур, присущих системам каждого из основных уровней [9]. Углубление любых биологических исследований подразумевает последовательный переход от изучения одного уровня к изучению другого, более высокого. Так, исследование видового состава и структуры популяций растений, животных, грибов представляет собой организменный и популяционный уровни изучения биосистем. На основе этих данных возможен переход к планомерному изучению экосистем, которое не возможно без исследования их отдельных компонентов – продуцентов, консументов, редуцентов. Наиболее традиционным является изучение первых двух функциональных блоков, хотя блок редуцентов и входящие в него деструкторы (в особенности – грибы), функционально не менее важны [16,25].

Для продуцентов иерархия структурных уровней разработана достаточно полно. Обобщенно ее можно изобразить следующим образом: фитоценоячейка → фитоценоз → растительная формация → тип растительности → флора. Для микологических объектов аналогичная система до сих пор не создана. Мы предлагаем принять следующую иерархическую систему: микоценоячейка → микоценоз → формационный микокомплекс → зональный, региональный микокомплекс → микобиота. Понимание каждого из этих терминов во многом не устоявшееся, поэтому требуется отдельное обсуждение различных трактовок этих понятий.

Необходимо оговориться, что объектом нашего внимания являлись, в первую очередь, ксилотрофные базидиальные грибы, и лишь отчасти – симбиотрофы и гумусовые сапротрофы. Это накладывает соответствующий отпечаток на наше понимание вышеупомянутых терминов.

Вслед за В.А.Мухиным [14-16], мы считаем элементарной формой ценотической организации ксилотрофных грибов микоценоячейку. Она представляет собой совокупность видов, относящихся к одному трофическому уровню, населяющих единичный субстрат и находящихся в непосредственных трофических отношениях [1]. Состав микоценоячейки контролируется характером экотопа и его зонально-региональным положением, особенностями древесных субстратов, а также эколого-биологическими чертами видов [15].

Если использование понятия «микоценоячейка» не вызывает существенных разногласий, то этого нельзя сказать о следующем иерархическом уровне грибов – микоценозе. Впервые этот термин был предложен К.Хефлером [31], однако до сих пор понимание этого термина во многом дискуссионно (в частности, следует отметить обсуждение этого вопроса в коллективной монографии В.Г. Стороженко и соавторов [24]), и многие авторы зачастую используют недостаточно корректные термины «сообщество грибов» или «группировка грибов».

Впервые эта проблема возникла, видимо, в то время, когда грибы были выделены в отдельное царство и грибные сообщества перестали воспринимать, как составную часть фитоценоза. При этом, естественно, возник вопрос – как же обозначать сообщества грибов с точки зрения современной биологической науки. С самого начала выявились две основные точки зрения по данному поводу. Согласно одной точке зрения [26], микоценоз – совокупность грибных организмов, разных в биологическом отношении, находящихся во взаимосвязи и взаимозависимости между собой и другими компонентами; он зависит от субстрата, характера его взаимодействия с фитоценозом и другими компонентами биогеоценоза, от состава и взаимоотношений составляющих его элементов (грибов).

Другой позиции придерживался К.А. Каламэс [8], определявший микоценоз, как форму совместного существования ценопопуляций гри-

бов, одинаковых по типу питания. Это давало возможность для выделения микоценозы грибов-паразитов, сапробионтов, симбионтов.

Таким образом, согласно определению Н.А.Черемисинова [26], микоценоз является единой системой, объединяющей все грибные организмы определенной территории вне зависимости от их трофической специализации. Микоценоз в понимании К.А.Каламэса дискретен и состоит из ряда микоценозов, объединяющих виды, сходные по типу питания. Это отличие и является основным камнем преткновения в понимании и применении термина "микоценоз".

К мнению К.А.Каламэса оппонирует В.В.Астапенко [2], считающий, что нет оснований считать более значительными отношения между организмами, принадлежащими к одному царству, по сравнению с их отношениями со всеми другими организмами. Кроме того, синэкологические группировки организмов не могут быть звеньями иерархической системы. Примерно в том же духе высказывалась и Л.Н.Васильева [6], утверждавшая, что выделение микоценозов вообще неправомерно, поскольку нельзя автотрофного симбионта отделять от гетеротрофного симбионта. Некоторые авторы [12, 18] считают, что выделение грибов в отдельный ценоз вообще неоправданно, так как имеется несоответствие содержания самого термина «ценоз» вообще и микоценоза в частности. Поскольку в микоценозе отсутствует связь между отдельными группами грибов, выделяемыми по типу питания, он вообще не может рассматриваться в качестве самостоятельной структуры.

Однако, обратимся к понятию ценоза как такового. Под ценозом, в сочетании с обозначением систематической группы, понимается функциональное объединение особей и частей популяций этих групп в некое целое, т.е. любое сообщество организмов [19]. При таком подходе к содержательной сущности ценоза практически отсутствуют причины, препятствующие применению термина микоценоз.

Нельзя игнорировать утверждение Т.А. Работнова [18] о невозможности включения в одно сообщество организмов одной систематической группы, не объединенных функционально, между которыми отсутствуют прямые конкурентные отношения. Однако это положение не опровергает, а скорее подтверждает правильность подхода К.А.Каламэса к микоценозу, как совокупности грибных организмов с определенным типом питания. С этой точки зрения ошибочной является трактовка Н.А. Черемисинова, поскольку в его понимании сообщество грибов включает в себя грибы, не конкурирующие за трофический ресурс (в частности, симбиотрофы и ксилотрофы и

т.д.), т.е. не связанные прямыми взаимоотношениями между собой.

Т.А.Работнов [18] предлагал считать грибы консортами консорций авторофных видов растений, из которых состоит фитоценоз. Мы вынуждены не согласиться с этим мнением. В первую очередь, необходимо определиться со значением самого термина «консорция»: воспринимать ли ее в авторской трактовке В.И.Беклемишева [3] («индивидуальная консорция»), или в более современной, когда консорция воспринимается как обобщенная картина связей популяции вида высшего растения с другими видами [10, 17]. Рассмотрение сообществ грибов как консортов «индивидуальной консорции» Беклемишева вряд ли правомерно, поскольку априори в роли ядра консорции выступает живой авторофный организм, в то время как сообщества сапробиотных грибов-ксилотрофов трофически связаны не с живым организмом, а с детритом растительного происхождения. Современная трактовка консорции лучше соотносится с положением грибного сообщества в биогеоценозе, но при этом самостоятельность, самобытность грибных сообществ остается по-прежнему не учтенной.

Нежелание многих исследователей принимать существование микоценоза в какой бы то ни было форме во многом обусловлено неправомерным перенесением методологических подходов, разработанных фитоценологами, на грибные сообщества. Нам кажется вполне естественным, что свойства микоценоза, как сообщества гетеротрофных организмов, не совпадают с характеристиками сообществ автотрофов. Соответственно, для грибных сообществ необходима разработка своих, специфических подходов.

Заметим, что и в фитоценологии, из «недр» которой зарождается новая отрасль микологии – микоценология, нет единства во взглядах на ценологическую организацию растительности. Само понятие фитоценоза может быть рассмотрено с трех позиций: фитоценоз, как однородная заросль-куртина (фитоценоз И.К.Пачоского); фитоценоз, как блок продуцентов экосистемы; фитоценоз, как элемент геоботанического районирования. Следовательно, даже при употреблении термина фитоценоз правильным было бы оговаривать его содержание в каждом конкретном случае. Мы полагаем, что наиболее приемлемой для «перенесения» на микоценоз является трактовка фитоценоза В.И.Василевичем [4, с.40]: «фитоценоз в общем случае – не система взаимодействующих растений, а контур, характеризующийся определенным сходством растительности в разных его частях». При такой трактовке фитоценоза, его элементарной, материальной единицей является ценоячейка в понимании

В.С.Ипатова, т.е. группа растений, между которыми есть индивидуальные непосредственные пищевые взаимоотношения. К сожалению, понятие ценочейки непопулярно у фитоценологов, хотя, по мнению ряда авторов [5, 7], в фитоценозе, скорее всего, взаимодействуют именно они, а не отдельные особи растений.

С учетом позиций, которые были проанализированы выше, мы считаем, что подход К.А.Каламээса к микоценозам наиболее полно сочетается с принятыми взглядами на место и роль ксилотрофных грибов в экосистемах. Мы не оспариваем наличие ряда противоречий в микоценологической теории, отмеченных многими авторами, но при этом считаем нужным отметить, что простая экстраполяция положений фитоценологической теории и терминологии на другую группу живых организмов вряд ли оправдана и правомерна.

Таким образом, наиболее верной нами представляется трактовка микоценоза по К.А.Каламээсу. Микоценоз в понимании других авторов, как сообщество, включающее в себя все грибные организмы определенного биогеоценоза, правильнее было бы отнести к другому иерархическому уровню - микобиоте, которая, в таком случае, будет пониматься как совокупность микоценозов, отличающихся по типу питания входящих в них организмов. Одним из аргументов в пользу утверждения о самостоятельности отдельных типов микоценозов является наличие у микоценозов ксилотрофных грибов специфических структур: временной, пространственной и т.д. [24].

Следующий структурный уровень организации можно обозначить как формационный. Для растительных организмов понятия ассоциации, группы ассоциаций, формации, группы формаций являются рангами синтаксономической иерархии при классификации растительности. При этом ассоциация – минимальный ранг, соответствующий виду в таксономии. Формация представляет собой более крупную единицу классификации, объединяющую группы ассоциаций с общим видом-эдификатором. Для микоценозов, подходы к классификации которых практически не разработаны, выявление эдификаторов весьма затруднительно. Поэтому на данном этапе разработки проблемы мы предлагаем не злоупотреблять подробной классификацией грибных сообществ, объединяя сходные микоценозы в микокомплексы (микоценокомплексы). Использование этого термина кажется нам вполне приемлемым, поскольку, помимо всего прочего, позволяет избежать использования по отношению к грибам геоботанической терминологии.

Итак, в самом общем смысле под микокомплексом мы понимаем совокупность микоценозов грибов с общим типом питания, обладающих сходством видового состава. При этом можно выделить два типа микокомплексов. Первый тип – это формационный микокомплекс – совокупность сообществ грибов, одинаковых по типу питания, существующих в одних и тех же типах леса и имеющих общие доминанты. Привязка классификации микоценозов к определенным лесным формациям является необходимым условием отражения зависимости грибов от древесных растений, поскольку они являются деструкторами, т.е. их трофические ресурсы определяются донором [28]. Эта связь между растениями и грибами в подавляющем большинстве случаев носит обязательный характер, поскольку является продуктом коэволюции этих групп живых организмов [13, 16, 29 - 34]. Таким образом, при классификации микоценозов будет учтен фактор субстрата, являющийся определяющим в распространении грибов на планете [27]. Исследования [16, 20, 21] доказывают, что формационные микокомплексы – реально существующие образования, характеризующиеся относительным постоянством как видового состава, так и временной, пространственной и других типов структур.

Второй тип микокомплекса - совокупность микоценозов, характерных для лесов в определенных природно-климатических условиях. В этом случае могут быть выделены региональные микокомплексы, имеющие общую историю формирования, а также зональные микокомплексы, в которые объединяются микоценозы, существующие в пределах той или иной природно-климатической зоны (климатипы биоты по В.А.Мухину [16]). Проведенные нами исследования показывают, что зональные и региональные микокомплексы «привязаны» скорее к ландшафтному районированию территории [22], чем к природно-климатической зональности. При микогеографическом районировании ландшафтные районы получают ранг, соответствующий микогеографическому району. Отдельные районы объединяются в зональные микокомплексы (степной, лесостепной и др.) [23].

Следующий иерархический уровень – уровень микобиоты. Этот термин также достаточно дискуссионен. Он был впервые предложен Т.А.Работновым [18] для замены понятия "флора грибов", и все чаще и чаще применяется в литературе. В настоящее время принято считать, что микобиота - это совокупность грибов всех таксономических групп, распространенных на определенной территории. Как бы в продолжение обсуждения сущности микоценоза, мы хотели бы несколько скорректировать определение и пред-

ложить двойное толкование термина «микобиота», по аналогии с двумя трактовками термина флора: флора, как исторически сложившаяся совокупность видов, обитающих на определенной территории; и флора – как список видов определенной территории. Итак, микобиоту с одной стороны следует рассматривать как совокупность всех грибных организмов определенной территории, а с другой - как совокупность различных по типу питания микоченозов определенной территории.

Таким образом, предлагаемая нами система микоченологической классификации во многом сходна с системой, принятой для растительного покрова, однако имеется и ряд отличий, обусловленной самой природой грибных организмов.

Признание существования и некоторой самостоятельности этих структур и внедрение этих понятий в научно-исследовательскую практику позволит уменьшить неопределенность, которая существует в этом вопросе в настоящее время, как бы «оконтурить» функциональные части микобиоты и оперировать данными о них, как о целостных системах, имеющих свои специфические особенности и поведение.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Арефьев С.П., Мухин В.А.* //Проблемы лесной фитопатологии и микологии. – тез. докл. IV Междунар. конф. - Москва, 1997. С.7.
2. *Астапенко В.В.* //Микология и фитопатология, 1989. Т.23, вып.6. С.505.
3. *Беклемышев В.И.* //Бюлл. МОИП. Отд.биол., - 1951. Т.56, №5. С.3.
4. *Василевич В.И.* Очерки теоретической фиточенологии. - Л.: Наука, 1983. 248 с.
5. *Василевич В.И., Ипатов В.С.* // Журн.общ.биол., 1969. Т.30. №6. С.643.
6. *Васильева Л.Н.* //Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч.2.. - Новосибирск, 1965.
7. *Зубков А.Ф.* //Экология, 1996, №2. С.89.
8. *Каламээс К.А.* Агариковые грибы Эстонии: Автореф.дис. ...д-ра биол.наук. - Таллин, 1975.
9. *Крестьянский В.И.* Структурные уровни живой материи. М.: Наука, 1969. 291 с.
10. *Мазинг В.В.* //Труды МОИП, 1966. Т.27.
11. *Миркин Б.М.* //Журн.общ.биол., 1994. Т.55. №2. С.253.
12. *Мирчинк Т.Г.* //Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Изд-во МГУ, 1984.
13. *Мухин В.А.* // Экология и защита леса. Экология лесных животных. Л., 1986. С.91.
14. *Мухин В.А.* // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1987.
15. *Мухин В.А.* //Ботан.исследования на Урале. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С.73
16. *Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1993. 231 с.
17. *Работнов Т.А.* //Бюлл. МОИП. Отд.биол., 1969. Т.74. №4. С.109.
18. *Работнов Т.А.* // Микология и фитопатология, 1985. Т.19, вып.6. С.519.
19. *Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 544 с.
20. *Сафонов М.А.* // Вертикаль: вестник молодой науки Урала, Т.II, № 1. Оренбург, 1997.
21. *Сафонов М.А.* //Проблемы лесной фитопатологии и микологии. – тез. докл. IV Междунар. конф. - Москва, 1997. С.75.
22. *Сафонов М.А.* //Современная микология в России. - тез. докл. I съезда микологов России. – Москва. 2002. С. 119.
23. *Сафонов М.А.* //Труды института биоресурсов и прикладной экологии. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2002. Вып.2. С.4.
24. *Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И.* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
25. *Тутлянова А.А.* //Проблемы устойчивости биол. систем. - М.: Наука, 1992. С.69.
26. *Черемесин Н.А.* // Микол. и фитопатол., №1, 1973. С.34.
27. *Ячевский А.А.* Основы микологии. М.;Л.: Гос. изд-во колхоз. и совхоз. лит., 1933. 1036 с.
28. *Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.* Ecology: Individuals, populations and communities. Oxford etc.: Blackwell, 1986. 875 p.
29. *Burdon J.J., Thrall P.H.* // Am. Nat., - 1999, - v.153. p. 15.
30. *Fritz R.S., Moutia C., Newcomb G.* // Annu. Rev. Ecol. Syst.,-1999.-30. p.565.
31. *Höfler K.* // Zeitsch. Pilzkunde, 1956. N22.
32. *Knogge W.* // The Plant Cell, - 1996, - v.8,N10.
33. *Pimentel D.* // Science. 1968. Vol.159, №3822.
34. *Scheffer R.P.* //Experientia, - 1991, - 47.

Terminological problems of mycocoenology

Safonov M.A.

In a paper the basic concepts and terms of mycocoenology are discussed. The application of concepts of "mycocoenoses", "mycocomplex", "mycobiota" is proved. Use of the following hierarchical system for fungus is offered: mycocoenocell → mycocoenoses → formational mycocomplex → zonal, regional mycocomplex → mycobiota.