



УДК 632.4:630.416.3:582.287

## «ДУБ ЧЕРЕШЧАТЫЙ – ПЕЧЕНОЧНИЦА ОБЫКНОВЕННАЯ» КАК АНТРОПОГЕННАЯ ПАТОСИСТЕМА

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

Белгородский государственный  
национальный исследовательский  
университет, Россия, 308015  
г. Белгород, ул. Победы, 85

E-mail: kirjushenko@bsu.edu.ru

В статье рассматривается система взаимоотношений типа «древесная порода – дереворазрушающий базидиомицет» на примере дуба черешчатого *Quercus robur* L. и печеночницы обыкновенной *Fistulina hepatica* Fr. в порослевых дубравах Белгородской области. Делается вывод о сильном влиянии антропогенной трансформации дубового древостоя на распространенность печеночницы. Признается целесообразным рассматривать систему взаимоотношений «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» как антропогенную патосистему.

Ключевые слова: дуб черешчатый, печеночница обыкновенная, патосистема, порослевой древостой, клоновая биограмма, корреляционный анализ.

### Введение

Систему взаимоотношений типа «хозяин-паразит» на популяционном уровне взаимодействия рассматривают как патосистему [1]. Различают две выраженных категории растительных патосистем: природная патосистема (естественная, стабильная, саморегулирующаяся) и патосистема культурных растений (искусственная, нестабильная, регулируемая человеком).

Стабильность природной патосистемы обеспечивается коэволюционно согласованным комплексом поведенческих реакций наследственного характера в системе «хозяин-паразит», что подтверждено ее эволюционным выживанием до настоящего времени. Относительная стабильность культурной патосистемы обеспечивается человеком (селекция, защита).

Стабильность природной патосистемы часто нарушается, главным образом, под воздействием антропогенного фактора, поэтому целесообразно выделять и такую категорию патосистем как антропогенные. Например, дубравы южной лесостепи на протяжении длительного времени подвергались мощному антропогенному вмешательству (см., например, [2]) и по сути своей являются антропогенными лесами [3], поэтому патосистему «дуб – полупаразитический дереворазрушающий базидиомицет» в этих дубравах следует рассматривать как антропогенную патосистему.

Обоснованию этого положения и освещению продуктивности такого подхода на примере исследования взаимоотношений «дуб черешчатый *Quercus robur* L. – печеночница обыкновенная *Fistulina hepatica* Fr.» посвящена настоящая работа.

### Объекты и методика

Объектом исследований являлась патосистема «дуб черешчатый *Q. robur* – печеночница обыкновенная *F. hepatica*». *F. hepatica* – патогенный консорт дуба, способен развиваться как на живых деревьях так и на пнях, которых вместе с комлевыми дуплами, образующимися после полного разрушения пня от сросшегося дерева, насчитывается немало в антропогенных дубравах. Исследования проводились в 2010–2011 гг. в порослевых дубовых древостоях 70–100-летнего возраста, расположенных в нагорных, байрачных и плакорных дубравах Белгородского и Шебекинского районов Белгородской области Российской Федерации (южная лесостепь). Отметим,

что древостои, в которых проводились исследования, представляют собой наиболее типичные лесорастительные участки в дубравах, где они располагаются. Ниже приводится описание обследованных древостоев.

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  $D_2$ ); дубрава «Безлюдовский лес» – является плакорной дубравой (тип лесорастительных условий  $C_2$ ).

Полевые исследования проводились согласно методике лесопатологических, фитопатологических и биогеоэкологических исследований [4–6]. Камеральные обработка данных полевых исследований проводилась с применением аналитических методов сравнительной экологии и вариационной статистики [7–9]. В качестве основной рабочей гипотезы было выбрано предположение, что распространенность печеночницы в антропогенных дубравах находится в тесной зависимости от доли деревьев дуба порослевого возобновления вследствие неоднократных сплошных и выборочных рубок.

### Результаты и их обсуждение

Остатки естественных дубовых лесов в лесостепной зоне Восточно-Европейской равнины, выпавшие (по ряду причин) из поля зрения наших предков, веками осваивающих облесенные земли под сельхозугодия при помощи подсечно-огневого земледелия [2], на протяжении последних трехсот лет подвергались неоднократным сплошным и выборочным рубкам, что кардинально изменило структуру дубравных фитоценозов. В настоящее время дубовые древостои, составляющие основу древесных фитоценозов дубрав, представлены взрослыми деревьями дуба черешчатого 2-4-ой вегетативной генерации. Рассмотрим особенности формирования порослевых деревьев дуба и структуру порослевых дубовых древостоев.

**Особенности формирования порослевых деревьев дуба и структура порослевых дубовых древостоев.** После рубки взрослых деревьев остаются дубовые пни, дающие поросль: из спящих почек по периферии пня образуются побеги, которые со временем развиваются во взрослые дочерние деревья. Точек возобновления может быть несколько, но к среднему возрасту жизнеспособных деревьев, выросших из материнского пня, остается, как правило, 1–3 шт. (рис. 1). К этому времени материнский пень сгнивает; о его существовании напоминает лишь гнездовое дупло (рис. 2) или обширная гнездовая полость (см. рис. 1), обособленная общими для соседних дочерних деревьев комлевыми лапами. Последние – остаток периферической части пня материнского дерева, опробковевший с внутренней стороны и связывающей дочерние стволы. В других случаях формирования дочерних деревьев из близко расположенных точек возобновления или при кущении побега в одной точке возобновления образуются комлевые двойчатки и тройчатки, т.е. два-три ствола, объединенных общим комлем. При этом многие из дочерних деревьев, вследствие конкуренции и внешних ослабляющих факторов, утрачивают жизнеспособность и усыхают. Они удаляются из состава древостоя в процессе выборочных рубок, проводимых на разных возрастных этапах формирования древостоя. Оставшиеся пни постепенно разрушаются и в комлевой части дочерних деревьев, выросших из одного пня, образуются комлевые дупла. В дубовых древостоях встречаются и одноствольные, явно обособленно стоящие, живые деревья, но и они часто имеют пни и дупла – наследие порослевого



возобновления, или же, если пней и дупел нет, имеется сильно развитый комель неправильной конфигурации, что свидетельствует о наличии заросшего дупла или заплывшего пня. Встречаются одноствольные обособленные деревья с хорошим состоянием комлевой части, но как бы приподнятые на корневых лапах, что говорит об их формировании из точки возобновления над поверхностью земли (из спящей почки, еще не утратившего порослевую способность пня). Наконец, в древостоях встречаются и ствольные двойчатки-тройчатки и одноствольные деревья, состояние комлевой части которых более свидетельствует в пользу их семенного происхождения.



Рис. 1. Дочерние деревья, возобновившиеся от одного материнского пня (клоновая биограмма)



Рис. 2. Базидиома *F. hepatica* в комлево-гнездовом дупле

Таким образом, для современных порослевых дурав (точнее – дуоовых древостоев в составе дубравных фитоценозов) характерна так называемая клоновая мозаичность горизонтальной фитоценотической структуры [10]. Когда отдельные биограммы и участки одноствольных деревьев с хорошим состоянием комлевой части чередуются с биограммами и участками деревьев, представленными двойчатками и тройчатками или же одноствольными деревьями с пнями и дуплами в комлевой части, и участками, представленными клоновыми биограммами деревьев (см. рис. 1), выросших из одного «гнезда» – пня материнского дерева. Клоновая мозаичность безусловно имеет антропогенную природу. В древостоях подвергавшихся более интенсивному лесохозяйственному воздействию, клоновые биограммы составляют в горизонтальной структуре значительную часть. Такая картина, кстати сказать, характерна, хотя и в меньшей степени, не только для популяции дуба – основного лесообразователя в дубравах, но и для его естественных спутников: клена, липы, вяза, ясеня.

В целях наших исследований (изучения взаимоотношений порослевого дуба и полупаразитического базидиомицета – печеночницы обыкновенной, способной развиваться как на пнях, так и на живых деревьях) все рассмотренные типы деревьев дуба в дубовых древостоях удобно разделить на три условных учетных группы. Первая – одноствольные деревья и ствольные двойчатки и тройчатки без пней и дупел в комлевой части, вторая – одноствольные деревья и ствольные и комлево-ствольные двойчатки и тройчатки с пнями и дуплами в комлевой части, третья – деревья клоновых биограмм с общей гнездовой полостью, комлевыми дуплами и пнями. Пни, комлевые дупла от сгнивших пней, гнездовые полости – однозначное свидетельство лесохозяйственной деятельности человека.

В процессе полевых обследований дубовых древостоев в сезон 2011 г. мы детально изучали состояние комлевой и ствольной частей каждого из учитываемых живых деревьев дуба. Вся информация заносилась в дежурный полевой журнал. В камеральных условиях был произведен подсчет числа деревьев, относящихся к той или иной из трех вышеуказанных учетных групп. Данные о распределении деревьев по указанным учетным группам в обследованных древостоях Белгородских и Шебекинских дубрав, полученные после обработки полевых журналов, представлены в табл. 1.

Таблица 1

**Распределение деревьев дуба по группам учета в обследованных древостоях**

Древостой дуб-равы	Всего обследовано живых деревьев, шт. (%), $D_{1,3}$ , см.	Распределение деревьев по группам учета, шт. (%), $D_{1,3}$ , см.		
		1 (первая)	2 (вторая)	3 (третья)
«Дубовое»	202 (100.0) 28.2±0.46	40 (19.8) 29.5±1.05	63 (31.2) 29.3±0.82	99 (49.0) 27.2±0.64
«Коровино»	199 (100.0) 29.0±0.30	54 (27.1) 29.4±0.41	72 (36.2) 29.9±0.63	73 (36.7) 27.9±0.43
«Шебекинская дача»	200 (100.0) 29.0±0.41	39 (19.5) 30.9±0.80	75 (37.5) 30.4±0.62	86 (43.0) 26.8±0.63
«Архиерейская роща»	198 (100.0) 28.9±0.44	115 (58.1) 28.8±0.60	52 (26.3) 29.5±1.13	31 (15.6) 28.4±1.15
«Рог»	181 (100.0) 28.2±0.74	55 (30.4) 34.7±1.51	65 (35.9) 27.8±1.00	61 (33.7) 22.8±0.82
«Безлюдовский лес»	334 (100.0) 27.4±0.26	108 (32.3) 28.9±0.50	124 (37.2) 27.8±0.42	102 (30.5) 25.4±0.40
По всем древостоям	1314 (100.0) 28.5±0.44	411 (31.3) 30.4±0.81	451 (34.3) 29.1±0.77	452 (34.4) 26.4±0.68

Доля деревьев 1-ой группы учета (см. табл. 1), т. е. деревьев с благополучным состоянием комлевой части, в обследованных древостоях составляет от 19.5% («Шебекинская дача») до 58.1% («Архиерейская роща»). Доля деревьев 2-ой группы учета составляет 26.3-37.5%, 3-ей группы учета – 15.6-49.0%.

Обращает на себя внимание тот факт (см. табл. 1), что по каждому из обследованных древостоев средний диаметр на уровне груди  $D_{1,3}$  деревьев 3-ей группы учета ниже среднего диаметра всех учтенных деревьев и ниже средних диаметров деревьев 1-ой и 2-ой групп учета. Это говорит о том, что деревья клоновых био групп с выраженной общей гнездовой полостью (3-я учетная группа) – это деревья более молодого возраста, более высокой порослевой генерации, более ослабленные физиологически вследствие постепенного угасания потенциала жизнеспособности в ряду порослевых поколений, взаимной конкуренции в био группе и внешних ослабляющих факторов.

Суммарная доля деревьев 3-ей и 2-ой учетных групп, т. е. деревьев с неблагоприятным состоянием комлевой части вследствие лесохозяйственной деятельности, в обследованных древостоях колеблется от 41.9% («Архиерейская роща») до 80.5% («Шебекинская дача»). В дубравах, близких к девственным, семенного происхождения, не утративших естественную структуру, где исключена лесохозяйственная деятельность, такого, по определению, быть не может.

Рассмотрим далее особенности развития печеночницы обыкновенной, представителя указанной группы дереворазрушающих грибов, в антропогенных дубравах.

**Особенности развития и распространения печеночницы обыкновенной в антропогенных дубравах.** Печеночница обыкновенная *Fistulina hepatica* Fr. (MYCOTA: Basidiomycetes: Aphyllophorales: Polyporaceae [11]). Факультативных сапрофит (паразит-сапрофит) [12, 13]. Вызывает темно-бурую комлевою или комлево-стволовую гниль дуба черешчатого. В конечной стадии гниения древесина дуба становится темно-бурой, размягчается и становится хрупкой. Заражение дуба происходит посредством базидиоспор через морозобоины и трещины в коре в нижней части ствола, а также – грибницей, развивающейся на материнских пнях. Базидиоспоры образуются в гимениальном слое плодовых тел (базидиом).

Базидиомы патогена однолетние, одиночные. В молодом возрасте языковидной или сферической формы, розово-красные, мягкой консистенции; внутренняя мякоть с бело-красными прожилками. Зрелые базидиомы имеют вид округлых или почкообразных мясистых подушковидных или плоских шляпок (см. рис. 2) с короткими боковыми ножками. Размер зрелых базидиом 10–20 см в диаметре. Верхняя поверхность мясо-красная, с возрастом – красно-бурая. Гименофор – трубчатый, светло-коричневого (песочного) цвета, трубочки обособлены одна от другой. Внутренняя мя-



коть сочная, мясо-красная с белыми прожилками. Базидиомы обычно формируются в трещинах коры ствола и комля, в местах морозобоин и в комлевых и комлево-гнездовых дуплах (полостях).

При обследовании древостоев в 2011 г. мы вели учет базидиом патогена, обнаруженных на живых деревьях дуба. Результаты приведены в таблице 2. Очевидно (см. табл. 2), в антропогенных дубравах в среднем в половине случаев можно обнаружить базидиому патогена на дереве, имеющем комлево-гнездовое дупло (полость), т. е. на дереве, относящемся к 3-ой учетной группе. У деревьев этой группы, как было показано выше, наиболее выражено их порослевое происхождение, и заражение этих деревьев осуществляется грибницей патогена, первично развивающейся на материнском пне. В дубравах, близких к девственным, [14] плодовые тела патогена формируются на стволах дуба, т. е. в местах повреждения покровных тканей вследствие естественных причин (морозобоя и проч.). Через подобные повреждения покровных тканей патоген, посредством базидиоспор, и проникает в дерево в дубравах, не утративших естественную структуру.

По каждому из обследованных древостоев средний диаметр явно пораженных деревьев (с базидиомами патогена)  $D_{1,3п}$  ниже среднего диаметра всех учетных деревьев  $D_{1,3}$ .

Таблица 2

**Распределение числа обнаруженных базидиом *F. hepatica* в зависимости от места их обнаружения на живых деревьях дуба в обследованных древостоях**

Древостой дубравы	Общее число обнаруженных базидиом <i>F. hepatica</i> , шт. (%)	Число базидиом <i>F. hepatica</i> , обнаруженных		
		в трещинах коры ствола или комля и в местах морозобоин, шт. (%)	в комлевых дуплах, шт. (%)	в комлево-гнездовых дуплах и гнездовых полостях, шт. (%)
«Дубовое»	10 (100.0)	1 (10.0)	4 (40.0)	5 (50.0)
«Коровино»	1 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (100.0)
«Шебекинская дача»	5 (100.0)	2 (40.0)	1 (20.0)	2 (40.0)
«Архиерейская роща»	1 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (100.0)
«Рог»	8 (100.0)	1 (12.5)	3 (37.5)	4 (50.0)
«Безлюдовский лес»	3 (100.0)	1 (33.3)	1 (33.3)	1 (33.3)
По всем древостоям	28 (100.0)	5 (17.9)	9 (32.1)	14 (50.0)

Так, для древостоя дубравы «Дубовое»  $D_{1,3п}=22.8$  см. ( $D_{1,3}=28.2$  см., см. табл. 1). Для древостоя дубравы «Коровино»  $D_{1,3п}=28.0$  см. ( $D_{1,3}=29.0$  см., см. табл. 1). Для древостоя дубравы «Шебекинская дача»  $D_{1,3п}=28.0$  см. ( $D_{1,3}=29.0$  см., см. табл. 1). Для древостоя дубравы «Архиерейская роща»  $D_{1,3п}=24.8$  см. ( $D_{1,3}=28.9$  см., см. табл. 1). Для древостоя дубравы «Рог»  $D_{1,3п}=27.5$  см. ( $D_{1,3}=28.2$  см., см. табл. 1). Для древостоя дубравы «Безлюдовский лес»  $D_{1,3п}=25.3$  см. ( $D_{1,3}=27.4$  см., см. табл. 1). По литературным данным печеночница обыкновенная приурочена к деревьям большего возраста и большего диаметра. Это данные для дубрав близких к девственным [14] или для дубрав, не утративших, по-видимому, естественной структуры [12].

Таким образом, при сравнении обработанных данных наших полевых исследований, проведенных в антропогенных дубравах Белгородского и Шебекинского районов, и данных по дубравам, не утратившим в полной мере естественной структуры, можно сказать следующее. В антропогенных дубравах в половине случаев базидиомы патогена обнаруживаются на деревьях, представляющих клоновые биогруппы. Это деревья, которые имеют диаметр ниже среднего. Это деревья более молодого возраста, более высокой порослевой генерации, и более ослабленные физиологически вследствие постепенного угасания потенциала жизнеспособности в ряду порослевых поколений, взаимной конкуренции в биогруппе и внешних ослабляющих факторов. Пораже-

ние этих деревьев осуществляется грибами патогена, первично развившейся в ядровой части материнского пня. В дубравах, не утративших естественной структуры, такого не наблюдается.

Все вышесказанное позволяет рассматривать взаимоотношения популяций дуба черешчатого и печеночницы обыкновенной в современных порослевых дубравах как антропогенную трансформацию природной экосистемы элементарного уровня взаимодействия типа «хозяин-паразит». Рассмотрим в этой связи взаимоотношения «дуб-печеночница» как антропогенную патосистему.

**«Дуб-печеночница» как антропогенная патосистема.** В результате хозяйственной деятельности человека одно из биологических свойств дуба, а именно – способность к вегетативному возобновлению – стало, по сути, основой единственно возможной стратегии его выживания на уровне популяции. В связи с этим, паразит получил благоприятную возможность вегетативного распространения и заражения дочерних деревьев, однако, в отличие от хозяина, не утратил при этом способности к половому размножению (базидиоспорами) и возможность эволюционировать. Заражение дочерних деревьев от материнского пня обусловило накопление инфекционно начала. В результате паразит широко распространился в антропогенных дубравах.

Так как, патоген образует единичные базидиомы на живых деревьях дуба, а присутствие базидиомы патогена на дереве – явный признак того, что дерево поражено, то по соотношению числа обнаруженных базидиом (см. табл. 2, графа 2) и общего числа учтенных живых деревьев (см. табл. 1, графа 2) можно судить о распространенности его в дубравах в качестве паразита. Для древостоя дубравы «Дубовое», например, число обнаруженных базидиом равно 10 (см. табл. 2, графа 2), общее число обследованных живых деревьев равно 202 (см. табл. 1, графа 2), распространенность печеночницы составляет оценочно  $(10/202) \times 100\% = 5,0\%$ . Подобным же образом можно оценить распространенность печеночницы и по древостоям других дубрав.

Однако в действительности распространенность патогена может быть гораздо выше. Так, если базидиома обнаруживается в гнездовой полости клоновой био группы, что свидетельствует о первичном развитии патогена на материнском пне, то пораженными могут быть все живые дочерние деревья, входящие в состав био группы. При обнаружении базидиомы патогена в гнездовой полости, мы учитывали число живых деревьев дуба в клоновой био группе. Кроме того, в древостоях встречаются деревья без базидиом патогена, но с косвенными признаками поражения: наличием комлевого или комлево-гнездового дупла и темно-бурой порошкообразной массы разложившейся древесины (3-я, последняя, стадия гнили, вызываемой печеночницей). Такие деревья мы также учитывали.

В таблице 3 приводятся данные о числе живых деревьев с обнаруженными базидиомами патогена с учетом всех живых деревьев в составе клоновых био групп (см. табл. 3, графа 2), данные о числе деревьев без базидиом патогена, но с косвенными признаками поражения (см. табл. 3, графа 3), и общее возможное число пораженных деревьев по обследованным древостоям (см. табл. 3, графа 4).

Таким образом, действительная доля пораженных деревьев (распространенность патогена), определяемая как отношение общего возможного числа пораженных деревьев (см. табл. 3, графа 4) к общему числу обследованных деревьев (см. табл. 1, графа 2), составляет, для древостоя той же дубравы «Дубовое»,  $(22/202) \times 100\% = 10,9\%$ .

В таблице 4 (графы 3, 4) приводятся рассчитанные показатели распространенности печеночницы с учетом только числа базидиом на пораженных деревьях (графа 3), а также – рассчитанные показатели распространенности с учетом базидиом, учетом всех живых деревьев клоновых био групп с базидиомой в гнездовой полости и учетом деревьев без базидиом, но имеющих признаки поражения печеночницей (графа 4).

Распространенность печеночницы с учетом только обнаруженных базидиом (см. табл. 4, графа 3) по древостоям разных дубрав составляет 0,5–5,0%. Эти цифры можно рассматривать как нижний предел распространенности. В действительности распространенность патогена по доле пораженных им деревьев, т. е. с учетом обнаруженных базидиом патогена, учетом всех живых деревьев клоновых био групп с базидиомой в гнездовой полости и деревьев, без базидиом, но имеющих признаки пора-



жения печеночницей (см. табл. 4, графа 4), по древостоям разных дубрав составляет 1.5–10.9%.

Таблица 3

**Общее возможное число пораженных *F. hepatica* живых деревьев дуба в обследованных древостоях**

Древостой дубравы	Общее число живых деревьев с базидиомами <i>F. hepatica</i> , шт.	Число живых деревьев с косвенными признаками поражения <i>F. hepatica</i> , шт.	Общее возможное число пораженных живых деревьев в древостоях, шт.
«Дубовое»	16	6	22
«Коровино»	1	3	4
«Шебекинская дача»	6	6	12
«Архиерейская роща»	1	2	3
«Рог»	9	5	14
«Безлюдовский лес»	4	5	9
По всем древостоям	37	27	64

Таблица 4

**Распространенность печеночницы в обследованных древостоях в связи с долей деревьев 3-ей учетной группы**

Древостой дубравы	Доля деревьев 3-ей группы учета, X, %	Распространенность <i>F. hepatica</i> по явному признаку (наличию базидиом), $Y_1$ , %	Распространенность <i>F. hepatica</i> по доле пораженных деревьев, $Y_2$ , %
«Дубовое»	49.0	5.0	10.9
«Коровино»	36.7	0.5	2.0
«Шебекинская дача»	43.0	2.5	6.0
«Архиерейская роща»	15.6	0.5	1.5
«Рог»	33.7	4.4	7.7
«Безлюдовский лес»	30.5	0.9	2.7
Гипотетический древостой	0.0	0.4	0.4

Факт частой встречаемости базидиом патогена в комлево-гнездовых дуплах и гнездовых полостях пораженных деревьев (см. табл. 2, графа 5) позволяет сделать предположение, что распространенность печеночницы находится в зависимости от доли деревьев неоднократной порослевой генерации, входящих в состав клоновых биогрупп (3-я учетная группа). Проверить это предположение можно с помощью корреляционного анализа.

В таблице 4 по всем обследованным древостоям приведены численные показатели доли деревьев 3-ей группы учета (графа 2), распространенности патогена по числу обнаруженных базидиом (графа 3), распространенности по доле деревьев с явными и косвенными признаками поражения (графа 4). В самой нижней строке таблицы 4 мы приводим показатели для гипотетического древостоя, моделирующего древостой естественной дубравы (семенного происхождения, с ненарушенной структурой фитоценоза). В таком древостое отсутствуют порослевые деревья неоднократной вегетативной генерации (деревья 3-ей группы учета), поражение деревьев осуществляется через естественные повреждения (морозобоины, трещины). Т. е., для нашего модельного древостоя доля деревьев 3-ей группы учета равна 0.0 (см. табл. 4, графа 2). Долю пораженных деревьев в таком древостое мы определили, исходя из данных наших полевых исследований, как отношение числа деревьев с базидиомами патогена в трещинах и морозобоинах ствола (см. табл. 2, графа 3) к общему числу обследованных деревьев (см. табл. 1, графа 2). Общее число деревьев с базидиомами патогена в местах морозобоин и трещин коры равно 5, всего по всем древостоям обследовано 1314 деревьев,

распространенность печеночницы в гипотетическом естественном древостое равна оценочно  $(5/1314) \times 100 = 0.4\%$  (см. табл. 4, графы 3, 4). Дополнив, таким образом, объем выборки гипотетическим древостоем, мы провели, с использованием компьютерной программы, корреляционный анализ. В качестве независимой переменной  $X$  выступал такой показатель как доля деревьев 3-ей группы учета (см. табл. 4, графа 2), в качестве зависимых переменных  $Y_1$  и  $Y_2$ : в первом варианте – распространенность печеночницы по наличию базидиом (см. табл. 4, графа 3), во втором случае – распространенность печеночницы по доле пораженных деревьев (см. табл. 4, графа 4).

В биометрии [9] для оценки тесноты связи между двумя признаками используются две величины: коэффициент корреляции  $r_{xy}$  и корреляционное отношение  $h_{xy}$ . Коэффициент корреляции предпочтительнее использовать, если зависимость между признаками носит линейный характер [9]. Чем больше рассчитанные на основании эмпирических рядов данных значения  $r_{xy}$  (в случае линейной зависимости) и  $h_{xy}$  (в случае нелинейной зависимости), тем более не случайно (более статистически закономерно) изменение одного признака при изменении другого.

О линейности зависимости можно судить по диаграмме рассеяния, т. е. по характеру распределения множества эмпирических точек в прямоугольной системе координат [9]. Если данное множество эмпирических точек, представляющее собой статистическую зависимость одного признака от другого, может быть описано прямой линией, то зависимость носит линейный характер. На рис. 3 изображена одна такая диаграмма рассеяния для нашего случая изучения зависимости распространенности печеночницы по доле пораженных деревьев  $Y_2$  от доли деревьев 3-ей учетной группы  $X$  (значения взяты из численных рядов, см. табл. 4, графы 2, 4). Как можно видеть (см. рис. 3) зависимость близка к линейной или, по крайней мере, имеет линейный тренд, поэтому для оценки тесноты связи между изучаемыми нами признаками мы выбрали величину  $r_{xy}$ .

Результаты корреляционного анализа были получены следующие.  $Y_1(X)$ : коэффициент корреляции  $r_{xy}$  равен 0.662, критерий существенности (достоверности) коэффициента корреляции  $t_{\phi} = 1.972$ , доверительный интервал (критическая точка) для уровня вероятности 95%  $t_{st} = 2.570$ , для уровня вероятности 90%  $t_{st} = 2.015$ . Так как, в любом случае,  $t_{\phi} < t_{st}$ , нулевая гипотеза не отвергается [9] и зависимость распространенности печеночницы с учетом только базидиом от доли деревьев 3-ей учетной группы нельзя признать существенной.  $Y_2(X)$ : коэффициент корреляции  $r_{xy}$  равен 0.777, критерий существенности коэффициента корреляции  $t_{\phi} = 2.760$ , доверительный интервал (критическая точка) для уровня вероятности 95%  $t_{st} = 2.570$ , для уровня вероятности 90%  $t_{st} = 2.015$ . Так как  $t_{\phi} > t_{st}$ , то нулевую гипотезу следовало бы отвергнуть [9] и зависимость распространенности печеночницы с учетом числа всех пораженных деревьев от доли деревьев 3-ей учетной группы признать существенной для достаточно высокого уровня вероятности 95%.

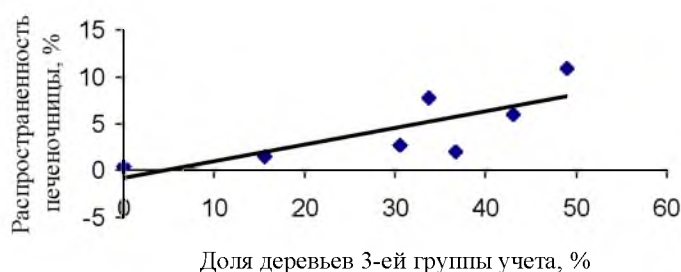


Рис. 3. Эмпирическая зависимость распространенности печеночницы от доли деревьев дуба 3-ей группы учета в обследованных древостоях

Однако, при расчете коэффициента корреляции на малочисленных выборках по общим формулам, когда объем выборки  $n < 30$  (в нашем случае  $n = 7$ ), могут возникать





коть ошибки [9]. Для того, что бы их избежать используют поправку ([9], стр. 214), на которую умножают эмпирический коэффициент корреляции  $r_{xy}$ . Не вдаваясь в подробности расчета, приведем значение исправленного коэффициента корреляции:  $r^*_{xy}=0.815$ . Оценивается исправленный коэффициент корреляции  $r^*_{xy}$  по способу Р. Фишера ([9], стр. 215-216). Вначале величина  $r^*_{xy}$  заменяется преобразованной величиной  $z$ , распределение которой почти не зависит от объема выборки. Затем рассчитывается величина  $t_z$ , которая является отношением величины  $z$  к своей ошибке  $s_z$ . Величина  $t_z$  выступает критерием достоверности в тех случаях, когда вместо коэффициента корреляции берут соответствующее ему число  $z$ . Значение величины  $z$  находят по таблице соответствия данному значению  $r^*_{xy}$  ([9], см. табл. XXII Приложений). Для нашей выборки:  $r^*_{xy}=0.815$ ,  $z=1.127$ . В результате расчета по рекомендованной формуле ([9], стр. 216):  $t_z=2.254$ . Эта величина ниже доверительного интервала (критической точки) для уровня вероятности 95%  $t_{st}=2.570$ , так что для указанного уровня вероятности отвергнуть нулевую гипотезу нельзя. Но для уровня вероятности 90% значение критической точки  $t_{st}=2.015$  и, поскольку  $t_z > t_{st}$ , нулевая гипотеза может быть отвергнута. Зависимость распространенности печеночницы с учетом числа всех пораженных деревьев от доли деревьев 3-ей учетной группы следует признать существенной (для уровня вероятности 90%). Отметим, что для биологических объектов при проверке нулевой гипотезы, т. е. предположения о случайности или неслучайности изменения одного признака в ответ на изменение другого, обычно принимают уровень вероятности равным 95%, но в отдельных случаях для малочисленных выборок допустимым считается и 90% уровень вероятности [9].

Покажем, также, какова степень влияния доли деревьев 3-ей учетной группы на распространенность печеночницы. Для этого найдем коэффициент детерминации [9]:  $(r^*_{xy})^2=(0.815)^2=0.664$ . Значение  $(r^*_{xy})^2 > 0.5$ , это говорит о сильном влиянии антропогенного преобразования древостоя в сторону увеличения доли деревьев клоновых биогрупп на распространенность печеночницы.

Таким образом, для 90%-ного уровня вероятности следует полагать, что распространенность печеночницы по числу пораженных ею деревьев в антропогенных дубравах находится в достаточно тесной прямой положительной зависимости от доли деревьев 3-ей группы учета, которая, в свою очередь, является таким же показателем интенсивности лесохозяйственной деятельности человека. При этом степень влияния антропогенной трансформации древостоя на распространенность печеночницы следует признать сильной, поскольку  $(r^*_{xy})^2 > 0.5$ .

### Выводы

1. В антропогенных дубравах в половине случаев базидиомы печеночницы обыкновенной *Fistulina hepatica* Fr. обнаруживаются на деревьях дуба, представляющих клоновые биогруппы. Это деревья, которые имеют диаметр ниже среднего. Это деревья более молодого возраста, более высокой порослевой генерации, более ослабленные физиологически вследствие постепенного угасание потенциала жизнеспособности в ряду порослевых поколений, взаимной конкуренции в биогруппе и внешних ослабляющих факторов. Поражение этих деревьев осуществляется грибницей патогена, первично развившейся в ядровой части материнского пня. В дубравах, не утративших естественной структуры, подобного не наблюдается.

2. Для 90%-ного уровня вероятности следует полагать, что распространенность печеночницы по числу пораженных ею деревьев дуба в антропогенных дубравах находится в достаточно тесной прямой положительной зависимости от доли деревьев, представляющих клоновые биогруппы, ( $r^*_{xy}=0.815$ ), которая, в свою очередь, является показателем интенсивности лесохозяйственной деятельности человека. При этом степень влияния антропогенной трансформации древостоя на распространенность печеночницы следует признать сильной ( $(r^*_{xy})^2 > 0.5$ ).

3. Взаимоотношения популяций дуба черешчатого *Quercus robur* L. и печеночницы обыкновенной *Fistulina hepatica* Fr. в современных порослевых дубравах необходимо рассматривать как антропогенную трансформацию природной экосистемы

элементарного уровня взаимодействия типа «хозяин-паразит» т. е. как антропогенную патосистему.

### Список литературы

1. Robinson R.A. Plant Pathosystems. Springer-Verlag, Berlin. – 1976. – 184 p.
2. Царалунга В.В. Трагедия Российских дубрав // Лесной журнал.– 2005. – №6. – С. 23–30.
3. Рожков А.А., Козак В.Т. Устойчивость лесов. – М.: Агропромиздат, 1989. – 239 с.
4. Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколов Э.С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. – М., 1984. – 125 с.
5. Программа и методика биоэкологических исследований.– Под ред. акад. Сукачевы В.Н., д. б. н. Дылиса Н.В.. – М.: «Наука», 1966. – С. 186–187.
6. Селочник Н.Н. К методике оценки состояния дубовых насаждений в лесостепной зоне РСФСР // Сб. научн. тр. ВНИИАЛМИ. –1987. – Вып. 3 (92). – С. 176–183.
7. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 744 с.
8. Погребняк П.С. Ландшафтознавство і екологія // Геохімія ландшафтів. – Киев:«Наукова думка», 1975.– С. 3–16.
9. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
10. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 384 с.
11. Мир растений. В 7 т. / А.Л. Тахтаджян (гл. ред.) и др. – Т.2. Грибы / Под ред. М.В. Горленко. – М.: Просвещение, 1991. – 475 с.
12. Харченко А.А. Экология и биоэкологическое значение дереворазрушающих грибов в порослевых дубравах (на примере Воронежской области): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 2003. – 24 с.
13. Дунаев А. В. О склонности к паразитическому образу жизни некоторых ксилотрофных базидиомицетов, входящих в консорцию дуба // Ботанические сады в 21 веке: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения. – Материалы Международной научно-практической конференции, Белгород, 18-21 мая 2009 г. – Белгород, 2009. – С. 210–212.
14. Orlos H. Badania nad funkcja ecologiczna grzybow z rodziny *Polyporaceae* w roznych typach lasu Bialowieskiego Parku Narodowego / Prace Instytutu Badawczego Lesnictwa. – Warszawa, 1960. – №№ 193, 194. – S. 3-101.

## THE «ENGLISH OAK – BEEFSTEAK FUNGUS» AS ANTHROPOGENOUS PATHOSYSTEM

**A.V. Dunaev**  
**E.N. Dunaeva**  
**S.V. Kalugina**

Belgorod State National Research University, Pobedy St., 85, Belgorod, 308015, Russia

E-mail: kiryushenko@bsu.edu.ru

In the article the system of mutual relations of type «wood breed – wood-rotting (wood-attacking) basidiomycete» from the example of an oak *Quercus robur* L and beefsteak fungus *Fistulina hepatica* Fr. in sprouts oak forests of the Belgorod region is considered. The conclusion about strong influence of anthropogenous transformation of an oak forest stand on prevalence beefsteak fungus is drawn. It is admitted as expedient to consider the system of mutual relations «English oak – beefsteak fungus» as anthropogenous pathosystem.

Key words: English oak, beefsteak fungus, pathosystem, sprout forest stand, clonal biogroup (biogroup of clones), correlation analysis.