

## On the phenology of larger fungi in raised bogs: first year permanent plots monitoring results

Filippova N.V.

*Доклад на конференции «Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии», Екатеринбург, 20-24 апреля 2015 г.*

Верховые сфагновые болота имеют ряд существенных отличий от других типов экосистем: это избыток влаги, недостаток ряда минеральных элементов, доминирование сфагновых мхов, и накопление неразложившихся органических остатков в виде торфа. В таком виде эти экосистемы развиваются на протяжении последних 10 тыс. лет и широко покрывают территорию северного полушария. Грибы в этих экосистемах играют такое же значение, как и в других, являясь сапротрофами, паразитами и симбионтами растений и в существенной степени определяя динамику круговорота вещества и стабильность экосистем. Изучение сообществ грибов торфяных болот в целом продолжается около 100 лет, и посвящено составу и функциям разных групп: микромицеты в торфяной залежи, микоризные сообщества, грибы на беспозвоночных, водные гифомицеты, дрожжи, хитридиомицеты и др. Методы выявления видового разнообразия различаются от классических морфологических до биохимических и молекулярных методов. Кроме того, для изучения функций сообщества грибов используют прямые и молекулярные методы выявления биомассы, продукции, и скорости разложения субстратов. Любой процесс в экосистеме накладывается на определенные параметры среды, в случае торфяных экосистем важными являются тип грунтового питания, гидрологический режим, и климатические факторы региона. Для построения моделей динамики экосистем учитываются все комплексные параметры этих экосистем. Одним из компонентов сапротрофного блока торфяников являются макромицеты, традиционная группа объединяющая большую часть агарикоидных базидиомицетов. Настоящее исследование посвящено этому компоненту и его реакции на климатические факторы среды.

Среда, как показал ряд исследований в Европе, преподносит сюрпризы грибнику: урожаи макромицетов в последние 30-40 лет в Швейцарии и ряде других стран удвоились, а сроки плодоношения увеличились на 5-10 дней весной и осенью. Значит ли это, что нам так же нужно начать расширять наши погреба? Фенология грибов как наука развивается с попыток объяснить пики плодоношения грибов в связи с погодными условиями. Дополнительный толчок направлению происходит из необходимости культивирования ценных пищевых и медицинских видов. Наконец, в последнее время происходящие изменения климата повлекли необходимость построения длительных рядов фенологических явлений живых организмов, в том числе грибов. К настоящему времени опубликованы работы, где ряды динамики плодоношения строятся как на основе баз данных, гербарных материалов, так редких на настоящее время длительных рядов наблюдений на площадках, например в Швейцарии 30 лет. Самым надежным и безошибочным методом выявления динамики плодоношения являются постоянные площадки, наблюдаемые по общепринятой методике.

Явления динамики плодоношения в сообществе макромицетов Ееф Арнольдс подразделил на три группы: 1) сезонные изменения состава и обилия плодоношения видов, 2) многолетние изменения сроков и обилия плодоношения под влиянием погодных условий, 3) сукцессионные изменения. Котилова-Кобикова при изучении фенологии Паутинника болотного выделила три основных параметра плодоношения где факторы климата оказывают влияние: 1) момент начала плодоношения, 2) продолжительность плодоношения и его обилие, 3) размер и масса отдельных плодовых тел. Разные авторы рассматривают разные факторы погоды, имеющие ключевое влияние на плодоношение: влажность субстрата (зависит от осадков, температуры,

влагоудерживающей способности субстрата), накопленная положительная температура, и ее кратковременные минимумы, такие факторы как содержание кислорода и углекислого газа больше относятся к закрытым помещениям в условиях культивирования. Погодные факторы накладываются на микроклиматические условия среды: повышения и понижения ландшафта, структура почвы, подстилки, растительного покрова и древесных ярусов. Кроме того, отдельные биологические реакции разных групп и видовые отличаются. На жизненные циклы микоризных видов большое влияние оказывают состояние растений-хозяев. Сапротрофы более непосредственно зависят от влияния факторов погоды. Существует группа видов устойчивых к высыханию, и к обмораживанию. Продолжительность лаг-периода, необходимого для созревания мицелия, различается. Существуют виды с периодичным плодоношением раз в несколько лет. Наконец, плодоношение разных видов м.б. приурочено к разным периодам сезона.

Плодоношение маркирует только одну из частей жизненного цикла грибов, существующих и функционирующих до и после того в виде мицелия. При этом биомасса плодового тела на порядок меньше биомассы его мицелия. Несмотря на это, плодоношение является необходимой частью жизненного цикла большинства грибов (другая часть размножается и распространяется вегетативно). Плодовые тела указывают на существование подземного мицелия, и его успешное развитие. Некоторые прикладные аспекты связаны непосредственно с плодовыми телами (сбор грибов, культивирование). Фенологическая картина развития сообщества дает понимание того, в какое время и как часто нужно посещать площадки для проведения флористических работ, и для выявления редких и охраняемых видов. Знание сезонной динамики плодоношения необходимо для изучения биологии популяции и ее динамики. Таким образом, довольно много пересекающихся аспектов с другими областями теоретической и прикладной микологии. Кроме того, динамика продукции биомассы непосредственно в субстрате определяется рядом точных методов, прямых микроскопических, физиологических и молекулярных. Прямое наблюдение плодоношений может быть калибрующим методом, дополняя другие, а также может быть само переосмыслено с получением данных других методов.

Описание состава и количественной структуры сообщества макромицетов верховых болот в окр. Ханты-Мансийска было выполнено нами в ряде предыдущих исследований, 2012 г. – выявление видового состава микобиоты, 2013 г. – количественное описание сообщества на одноразовых площадках, заложенных в 2-х типах фитоценозов олиготрофного болота. В составе сообщества было выявлено 59 видов макромицетов, и видовой состав сосново-кустарничковых фитоценозов и сфагновых топей пересекался в малой степени. Кривые накопления, построенные по результатам обследования площадок в топях показали полную степень выявления, однако в рядах новые виды продолжали появляться. В экологической структуре сообщества около 2/3 составляют виды, формирующие микоризу с болотной формой сосны обыкновенной, остальные являются сапротрофами на опаде сфагнума и других субстратах. Одноразовые площадки посещались в 2013 году два раза, в начале августа и в начале сентября (предположительное время максимального развития макромицетов на болоте). На самом деле, в этот период мы наблюдали значительное увеличение обилия плотности спороношений. Чтобы проследить полную динамику развития данных сообществ макромицетов в течение сезона и в будущем в течение ряда лет, мы решили перенести площадки для долговременного наблюдения.

Методика закладки площадок была подобна, но округлые площадки закладывали вдоль деревянных мостков, проложенных вдоль болота с целью проведения комплексных экологических исследований в этой экосистеме. Общая площадь составила 1385 м<sup>2</sup> (277 площадок), поровну распределяясь между двумя типами фитоценозов. Такая площадь является

достаточной для выявления видового состава в сообществе топей, судя по кривой накопления новых видов построенной по результатам 2013 года. Однако для древесных сообществ площадь должна быть больше, и будет увеличена в следующем году. Мы выбрали максимально возможную частоту посещения площадок, 1 раз в неделю, чтобы посмотреть в дальнейшем может ли она быть увеличена или должна быть уменьшена. Карпофоры подсчитывали в пределах радиуса, очерчиваемого колышком, закрепленным у постоянной метки на мостках. Отмеченные плодоношения удаляли, результаты заносились в базу данных.

Для того, чтобы выявить связь плодоношения с факторами погоды и среды, необходима точная их регистрация на площадках. В настоящее время специальных наблюдений на площадках не заложено, но в непосредственной близости к мосткам расположена станция микро-климатических наблюдений Мухрино. Данная станция проводит измерения основных климатических параметров значимых для функционирования болотных экосистем с целью комплексного мониторинга. Из важных для грибов параметров являются температура на поверхности, температура в верхних слоях подстилки, поток тепла через подстилку, влажность подстилки, влажность воздуха, осадки, и уровень болотных вод. Эти параметры измеряются в нескольких точках в окрестности мостков в соответствии с разными типами фитоценозов и могут быть наложены на сроки плодоношения макромицетов.

По предварительным наблюдениям за микроклиматическими параметрами разных фитоценозов верхового болота и в их сравнении с прилегающим лесом, показано что болото отличается большими амплитудами колебаний суточной температуры за счет отсутствия затеняющего древесного яруса. Однако число часов с температурой оптимальной для развития мицелия ( $>5^{\circ}\text{C}$ ) на болоте больше. При этом древесное болото и топь также различаются по показателям амплитуды и топи оказываются мягче ямов за счет высокой теплоемкости насыщенного влагой слоя. Данные особенности микроклимата болотных местообитаний будут исследованы детально после того, как будет накоплен ряд репрезентативных наблюдений. Количество осадков в разных типах болотных местообитаний должно быть одинаковым, т.к. древесный ярус здесь редкий. Однако, в лесу осадкомер не устанавливался и сравнение с лесом не может быть проведено. Существенно различие наблюдается в степени обводненности топей и древесных болот, где уровень воды сохраняется в среднем 5-15 см в первых и 30-50 см в последних.

Результаты первого года учета карпофоров на площадках долговременного мониторинга показали следующее. Сезон плодоношения на болоте начался 14 июня, когда сумма среднесуточных положительных температур составила  $300^{\circ}\text{C}$ . Несколько повторяющихся заморозков в сентябре завершило плодоношение, последние регистрации наблюдали 17 сентября. В промежутке между этими датами график общего обилия плодоношения показывает два пика в июле и в сентябре. Минимальные и максимальные значения обилия карпофоров различаются на порядок (40 и 393 соотв.). Первый пик обильного плодоношения создан в основном Тетроцибе болотным, вид паразитирующий на сфагнуме. Его последующее уменьшение может быть вызвано как обильными дождями с соответствующим повышением уровня болотных вод в топях, либо особенностями биологии вида (или тем и другим). Плодоношение всех остальных видов топей оставалось также на низком уровне в течение обильных дождей и возросло только к началу сентября. Второй пик плодоношения представлен видами древесных болот, который оставался на низком уровне до конца июля. Начало обильного плодоношения здесь совпадает с обильными осадками. Максимальный пик наблюдался в начале сентября. Кроме того, были зафиксированы колебания, где понижение обилия совпадает с предшествующей неделей более низкой среднесуточной температуры. Спад плодоношения

начался с приходом стабильных отрицательных ночных температур. В 2013 и 2014 году отмечается начало обильного плодоношения спустя одну-две недели после кратковременного понижения температуры (минимальная ниже нуля). Эта закономерность широко используется в культивировании грибов и вероятно также выполняется в сообществе болотных макромицетов. На настоящее время мы использовали описательный метод поиском совпадений между обилием плодоношения и явлениями погоды. Для выявления закономерностей математическими методами нужны накопленные ряды наблюдений, когда возможно сравнить повторяемость лет и причины погодных явлений.

Кроме общей динамики плодоношения сообщества, можно проследить сезонные спектры отдельных видов. Из 50 видов отмеченных на площадках, 25 было отмечено в течение 4 и более посещений и таким образом говорить о их приуроченности к определенному сезону. Единственный ранне-летний вид в сообществе болот это Псевдоплектангия сфагнолюбивая, ее плодоношение завершилось к середине июня. Летнее плодоношение отмечено у двух видов, летне-осеннее у 11 видов рямок и мочажин. Остальные 11 видов начали плодоношение в середине августа - начале сентября. Все сезонные группы представлены как сапротрофными, так и микоризными видами.

Таким образом, плодоношение макромицетов на болотах также как и в других экосистемах определяется погодными условиями, что могут выявить долговременные ряды наблюдений. Микроклиматические условия болот отличаются от таковых лесных и других типов экосистем и связь также может иметь свою специфику. Первые годы наблюдений выявили общие сроки плодоношения всего сообщества и отдельных видов. Вероятно, в условиях переизбытка влаги на болоте осадки имеют меньшее значение в определении сроков плодоношения, чем температура. Об отрицательной связи с плодоношением сообщества топей было частично показано наблюдениями 2014 года. Мы надеемся что мониторинг долговременных площадок будет продолжен и одновременно с другими параметрами экосистем болот станет долговременной целью/программой стационара Мухрино. Заключительный слайд показывает, как сильно могут меняться условия среды, в которых плодоносят макромицеты на сфагновых болотах: фото сделано с промежутком 2 недели приблизительно в одной точке 23 августа во время значительной засухи и 6 сентября после интенсивных ливней (2012 г.).