

## ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА МАКРОМИЦЕТОВ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ: РЕЗУЛЬТАТЫ 4-ЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИЙ НА ПЛОЩАДКАХ

Филиппова Нина В.,  
Югорский государственный университет  
Ханты-Мансийск

Динамика сообщества макромицетов верховых болот: результаты 4-летних наблюдений на площадках.



На фотографии изображена не сцена «охоты на волков», а мостки проложенные на стационаре Мухрино Югорского государственного университета по олиготрофному болоту с целью организации мониторинга. Вдоль мостков расположено оборудование и площадки мониторинга, как например камеры для измерения эмиссии газа, метеостанция для проведения микроклиматических наблюдений и площадки для наблюдений за продуктивностью и скоростью разложения. Флажками отмечены места площадок для наблюдений за плодоношением грибов. Две фотографии хорошо демонстрируют, насколько сильно могут меняться условия среды, в которой произрастают грибы. На верхнем снимке показаны плодоношения Гифоломы удлиненной в засушливый период в топи. То же самое место на нижней фотографии за неделю изменилось кардинально, так что плодовые тела оказались под водой. Таким образом, погодные условия и другие условия среды меняются и эти изменения каким-то образом влияют на сообщества грибов.

## Сообщества грибов: методы изучения

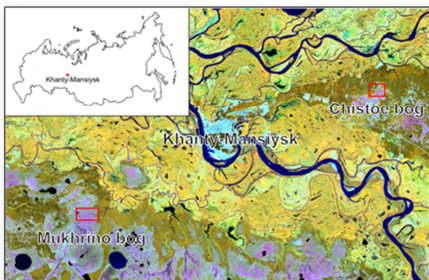


Изучение состава и количественной структуры сообществ грибов имеет существенные отличия от изучения растительных сообществ. Прежде всего, из-за большого видового разнообразия грибов, на порядки превышающего разнообразие сосудистых растений. В связи с высоким разнообразием грибов, только 5% их видов до сих пор описано и систематика группы продолжает интенсивно развиваться. С появлением молекулярных методов систематики классификация большинства грибов существенно пересматривается. Поэтому для изучения сообществ грибов традиционно используют отдельные экологические группы. Так, например, внутри одного растительного сообщества сосново-кустарничково-сфагновых болот можно выделить сообщества: почвенных макромицетов, дрожжей на поверхности растений, ксилотрофных макромицетов, фитопатогенов и т.д. Такой подход определяется также различием методик, используемых для выявления видового состава и количественной структуры этих разных сообществ.

Все разнообразие методов для выявления видового разнообразия разных сообществ грибов было проанализировано и обобщено в работе Biodiversity of Fungi, вышедшей в 2007 году. В том числе, в книге есть статья Грегори Мюллера с соавторами посвященная методам изучения сообществ наземных макромицетов. Эта глава содержит протоколы, рекомендуемые для описания сообществ макромицетов на площадках используя классическое наблюдение плодоношений. С другой стороны, в одной из глав книги The Fungal Community проводится сравнение классических методов применяемых для изучения сообществ макромицетов с развивающимся направлением молекулярных методов метабаркодинга. В настоящее время важно использовать комплекс классических и молекулярных методов для наиболее полного выявления видового состава сообщества грибов. Наконец, что касается классических работ

проводившихся в Советском союзе в области площадочных наблюдений за макромицетами и их экологии в целом, хорошим примером являются работы Буровой Лидии Григорьевны. В этой книге обобщаются результаты работы на биогеоценологических стационарах, где проводились долговременные учеты макромицетов и оценка влияния различных экологических факторов.

Место расположения района исследований:  
зона средней тайги Западной Сибири



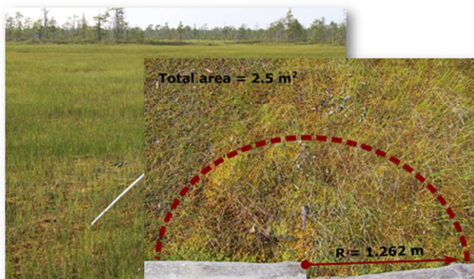
Таким образом, изучение сообществ макромицетов методом наблюдения за плодоношениями на площадках имеет глубокую историю и продолжает быть актуальным даже во времена развития методов метабаркодинга. Так, в зоне средней тайги западной Сибири подобные исследования были до сих пор редкостью из-за недавнего освоения территории и редкости биологических институтов/лабораторий. Эта территория имеет большую степень заболоченности, до 50%, поэтому изучение именно сообществ болот (верховых болот в частности) является здесь актуальным. Наши исследования проходили на двух болотных массивах, расположенных к востоку и к западу от Ханты-Мансийска. Болотный массив Мухрино был выбран для стационарных площадок поскольку здесь расположен соответствующий стационар.

Общая площадь наблюдения = 1385 м<sup>2</sup>,  
всего 277 площадок по 5 м<sup>2</sup>



На верхней фотографии показана инфраструктура болотных мостков полигона Мухрино на олиготрофном болоте. Общая протяженность этих мостков около 1,5 км. Они пересекают основные широко распространенные типы растительности сообществ верховых болот. В основу методики нашей работы был положен протокол из книги Biodiversity of Fungi площадочных наблюдений за макромицетами. Основная идея протокола заключается в использовании круглых микро-площадок внутри общей учетной площади, расположенных на некотором расстоянии друг от друга. Круглая форма используется для уменьшения краевого эффекта, а также удобства использования центральной метки и веревки для обозначения контура во время учета. Расположение микро-площадок на расстоянии друг от друга позволяет охватить мозаичность сообщества, а также позволяет стандартизировать виды с обильным и редким плодоношениями. В основу берется положение о том, что для наземных макромицетов два плодовых тела, расположенные на расстоянии 5 м друг от друга, можно считать разными особями. Например, если на одной микро-площадке 15 плодовых тел и на рядом расположенной 10, то в сумме будет 25 плодовых тел и 2 особи одного вида. Таким образом, мы можем одновременно оперировать двумя параметрами: урожайность, т.е. количество плодовых тел на площадь, и обилие – количество индивидов на площадь. Использование этой методики на верховых болотах имеет специфику только в том, что поверхность здесь быстро вытаптывается и многократные наблюдения можно проводить только при наличие тротуаров (которые есть на стационаре Мухрино).

Учет карпофоров на площадках проводился 1 раз в неделю в течение вегетационного сезона (2014-2017)



С земли работа выглядит следующим образом: человек подходит к метке микро-площадки, нанесенной на мостки, и используя циркуль очерчивает воображаемую границу площадки, внутри которой подсчитывает плодовые тела всех видов. Площадь микро-площадки равна 5 м<sup>2</sup>, всего их заложено 277 и таким образом площадь наблюдений составляет 1385 м<sup>2</sup>. Размер площади наблюдения очень важен в исследованиях такого рода. Рекомендуемая площадь составляет 1000 м<sup>2</sup> для лесных сообществ, и может быть меньше для луговых. В нашем случае площадь близка к рекомендуемой, кроме того достаточность площади мы оцениваем построением кривой видового богатства. Я не буду останавливаться на методике сбора, гербаризации образцов грибов и их определения. Скажу только, что собранная коллекция хранится в Фунгрии Югорского университета и ее база данных ведется в системе Specify и доступна онлайн.

### Основные выводы о структуре сообщества:

- Всего выявлено около 70 видов
- По годам количество выявленных видов различалось: 47, 55 и 48, а в среднем 50 видов
- Кривая видового богатства продолжает расти, то есть новые виды все еще выявляются (менее для топей, более для рямов)
- Видовой состав и обилие макромицетов различаются для рямов и топей
- Виды представлены с разным обилием: 78% суммарного урожая плодовых тел образовано всего 10 видами, остальные редкие
- По экологическим группам, соотношение сапротрофов и эктомикоризных видов равно 4:6 (в топяках обитают исключительно сапротрофы)

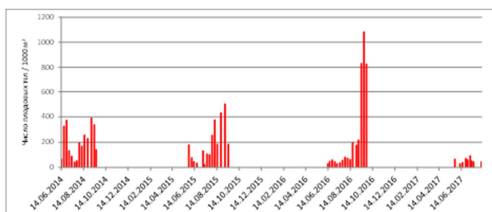
Остановлюсь на основных итогах описание состава и структуры сообщества за четыре года. Всего было выявлено около 70 видов макромицетов, при этом каждый конкретный год 47, 55, 48 видов, в среднем 50 видов. Таким образом, полный список видов не был выявлен не в один из годов наблюдения. Новые виды все еще продолжают появляться по мере продолжения исследований. При этом если построить кривую видового богатства отдельно для сообществ с древесным ярусом (рямов) и сфагновых топей, они будут выглядеть по-разному. Кривая выходит на плато для топей за счет того, что видовое разнообразие здесь ниже + вероятно из-за специфичных условий и отсутствия микоризных партнеров заносные виды здесь редки. С другой стороны, в рямах кривая продолжает медленно расти с увеличением площади наблюдения из-за большего разнообразия и большей вероятности попадания сюда заносных видов из леса.

Как уже было затронуто выше, сообщество грибов рямов и топей различается и это можно показать как ручным способом с помощью диагностической таблицы, так и статистическими способами построения кластерных дендрограмм и ординацией.

Наконец, виды представлены в сообществе неравномерно, и, как и у большинства сообществ, редкие виды преобладают. С другой стороны, только 10 видов образуют до 80% всей суммарной урожайности.

По экологическим группам, соотношение эктомикоризных видов и сапротрофов равно 4:6.

### Годовая вариация плодоношения макромицетов, урожайность

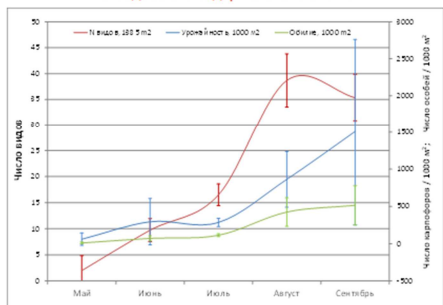


Таким образом, многолетние наблюдения позволили нам выявить стабильные характеристики состава и количественной структуры сообщества. С другой стороны, накопление лет наблюдений позволяет перейти к оценке степени изученности, построением кривых видового богатства. Многолетние наблюдения являются необходимым условием при описании сообществ макромицетов плодовые тела которых, в отличие от растений, появляются нерегулярно. С другой стороны, многолетние наблюдения позволяют получить информацию о динамике сообщества в течение года и между годами и ее возможной связи с климатическими изменениями.

Поэтому в остальной части доклада я перейду к описанию собственно динамики сообщества, как было заявлено в названии.

Мы живем в климате с холодной зимой и соответственно плодоношение макромицетов происходит периодами соответствующими вегетационному сезону: в нашем случае с конца мая по середину сентября. Однако графики этих периодов имеют разную форму, как видно на этом графике в 2016 году был пик плодоношения в сентябре, которого не было в предыдущие годы. Эти межгодовые отклонения интересно рассмотреть в деталях.

Три параметра динамики сообщества в течение сезона и их межгодовые стандартные отклонения

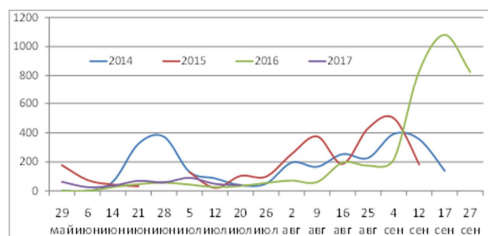


Для описания количественной структуры сообщества мы используем три параметра:

- 1) Количество видов на площадь, на графике показано красной линией и в среднем для четырех лет наблюдения плавно увеличивается от мая к сентябрю месяцу.
- 2) Следующий параметр, урожайность или количество плодовых тел на 1000 м<sup>2</sup>, показан на графике синим цветом. Видно, что урожайность остается низкой в мае-июле и затем возрастает к сентябрю.
- 3) Последний параметр, который мы получаем благодаря учетам на микро-площадках, это обилие, т.е. число особей на 1000 м<sup>2</sup>, зеленая линия на графике.

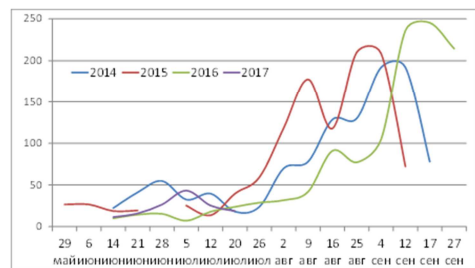
На этих графиках следует обратить внимание на стандартное отклонение, т.е. насколько параметр варьирует между годами. Здесь стандартное отклонение приведено к процентам, т.е. возможно сравнение между стандартными отклонениями разных параметров. Так, отклонение обилия видов самое небольшое, т.е. из года к году этот параметр меняется незначительно. По сравнению с ним, урожайность в августе-сентябре варьирует очень сильно.

Динамика урожайности за три года наблюдений, по датам посещений



На двух последующих графиках показаны те же параметры, но в более развернутой форме. На первом по датам посещения отложены значения урожайности всех лет наблюдений. Так в 2017 году урожайность в конце сентября превышала предыдущие годы более чем в 2 р., а в 2014 году наблюдаем дополнительный пик плодоношения в июне.

Динамика обилия за три года наблюдений, по датам посещений

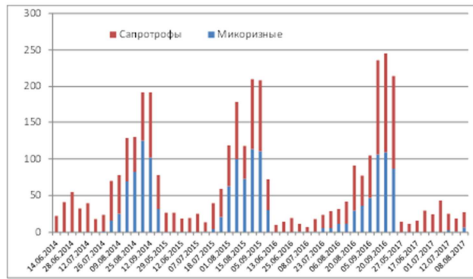


Если же посмотреть на ход тех же кривых используя параметр обилия, то оба пика исчезнут, хотя общий ход кривых с увеличением обилия от мая к сентябрю сохранится.

Таким образом, мы видим различие в динамике разных параметров сообщества. Это важно для дальнейшего описания и выбора нужного параметра. Так для анализа корреляции между динамикой сообщества и погодными условиями более важным видится использование урожайности. Наоборот, для описания характеристик экологической структуры лучше использовать обилие.



### Динамика обилия разных экологических групп, по датам посещения



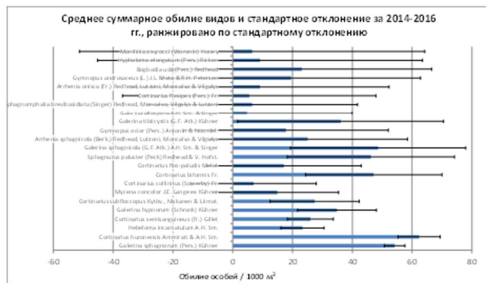
Так, рассмотрим динамику обилия более подробно для отдельных экологических групп. На графике хорошо видно, что первыми в начале лета развиваются сапротрофы, а эктомикоризные виды начинают появляться с конца июля достигая к сентябрю половины общего обилия. Интересно, что хотя общее обилие в 2016 году было выше предыдущих, но обилие микоризных видов сохранились на прежнем уровне и было составлено только сапротрофными видами.

### Динамика урожайности разных видов по годам



Наконец, рассмотрим вклад отдельных видов в межгодовую динамику. Для анализа мы взяли только виды с достаточным обилием (около 30 видов). В качестве параметра вариации используем также стандартное отклонение, здесь приведенное к процентам для стандартизации видов с высокой и низкой урожайностью. На графике виды ранжированы по убыванию стандартного отклонения, т.е. межгодовой вариабельности урожайности. Такие виды, как *Monilia oxycocci*, *Hyrholoma elongatum* и *H. udum* имеют большую вариацию между годами. Наоборот, другие виды дают более стабильную урожайность из года в год.

### Динамика обилия разных видов по годам



Сравнивая стандартные отклонения урожайности с обилием для каждого вида видим, что часть видов имеют одинаковый ранг на обоих графиках, например *Monilia* и два вида гифолом остаются вверху графика. Для других видов положение в ряду может меняться в зависимости от выбранного параметра.

