

УДК. 630*228.81+ 630*443

ВІДМЕРЛА ДЕРЕВИНА У БУКОВИХ ПРАЛІСАХ ЯК КОМПЛЕКС МІКРОСЕРЕДОВИЩ ІСНУВАННЯ ГРИБІВ

М. Чернявський, Г. Іжик

*Національний лісотехнічний університет України,
вул. О. Кобилянської, 1, 79005, м. Львів, Україна*

Проаналізовано фази і стадії розвитку букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника, наведено запаси мертвої деревини в них. Виявлено і визначено 57 видів грибів на мертвій деревині бука. Вивчено роль мертвої деревини як мікросередовищ існування грибів у букових пралісах.

Ключові слова: мертва деревина, біорізноманіття, праліс, бук.

Праліси – багатокомпонентна екосистема, у якій відбувається безперервний обмін речовинами, енергією та інформацією між усіма живими компонентами та середовищем їхнього існування. Особливо важливе значення мають праліси для видів тварин, які екологічно пов'язані з пошкодженою та мертвою деревиною. Сухі мертві стоячі дерева зазнають активної колонізації грибами, лишайниками, папоротями, спеціалізованими грибами та водоростями. Повалені стовбури слугують субстратом та схованкою для величезної кількості грибів, жуків, мокриць, дрібних пташок та ссавців. Комахи і гриби, які для розвитку потребують мертвої деревини і тому стали рідкісними в господарських лісах, знаходять у пралісах сприятливі умови для існування. Деякі види грибів з'являються тільки тоді, коли на мертвому дереві вже живуть інші види грибів. Останні стадії такої черговості видів грибів можуть проходити тільки у пралісах.

Гриби букових пралісів Карпат, зокрема міксоміцети, вивчені І. Дудкою та Д. Леонтєвим [2]. Учені виявили 18 видів, два різновиди та одну форму міксоміцетів. З систематичного погляду зібрані види міксоміцетів розподілилися між порядками *Protosteliales*, *Trichiales*, *Physarales*, *Liceales* та *Stemonitales*. На території Угольсько-Широколужанського масиву Карпатського біосферного заповідника проаналізовано субстратні уподобання зібраних міксоміцетів та з'ясовано, що в умовах монодомінантних букових пралісів переважна більшість зібраних мультисубстратних видів асоційована з мертвою деревиною *Fagus sylvatica* L. [2]. Крім цієї праці, інших детальних відомостей про ксилотрофні гриби букових пралісів Українських Карпат і їхнє значення для розкладу відмерлої деревини нема. Отже, функціональна роль грибів у розкладі мертвої органічної маси пралісів, як основа підтримки біокругообігу, вивчена недостатньо, а тому була предметом наших досліджень.

Наша мета – вивчення запасів мертвої деревини як середовища існування грибів у букових пралісах. Об'єктами досліджень були мікросередовища існування грибів у букових пралісах Угольського природоохоронного науково-дослідного відділення Карпатського біосферного заповідника на семи стаціонарних пробних площах, закладених у 1998 р. [7]. Переважно монодомінантні (участь явора та клена гостролистого і в'яза гірського незначна) букові праліси в тривалому часі виникають і розвиваються під

впливом різних за масштабами і тривалістю процесів: повільного розпаду, швидкого розпаду і освоєння площі, катастроф. За основу методичного підходу взято такий підбір деревостанів у пралісі, щоб вони відповідали кожній із фаз розвитку: відновлення, молодняка, жердняка, оптимальній, вибіркової, старіння і розпаду. Видовий склад грибів вивчено у межах фаз розвитку пралісу, його консорцій і парцел. Визначення грибів виконано за “Визначником грибів України” [5] та “Атласом грибів України” [4]. Систематичні таксони приймали за М. Зеровою [5], В. Ісіковим [6], екологічні групи грибів виділяли за І. Дудкою та С. Вассером [2].

В Угольському масиві середньорічна температура становить $+6,7-8,6$ °С. Середньорічна кількість опадів досягає 1 203–1 403 мм. Тривалість вегетаційного періоду – 136–165 днів. Переважними підстильними породами тут є карбонати, на яких сформувалися бурі гірські лісові ґрунти. Буковим пралісам Угольки властива мозаїчна структура, як закономірне поєднання парцел (плям), які перебувають на різних стадіях розвитку. Ці особливості розвитку деревостанів є результатом змінності різних чинників і мозаїчності ґрунтово-гідрологічних умов, нерівномірності розташування дерев і, у підсумку, відмінності площ їхнього живлення, спадкової неоднорідності, різко вираженої різниці в часі індивідуального проходження деревами одних і тих же фаз чи станів розвитку з огляду на їхню різновіковість [7]. Коливання віку сягає загалом від 10 до 340 років, хоча окремі дерева сягають віку понад 500 років. Середній вік деревостанів кожної з фаз є таким: відновлення – 15 років, молодого лісу – 30, жердняка – 80, оптимальної – 240, вибіркового лісу – 250, старіння – 260, фази розпаду – 300 років. Отже, від відновлення до розпаду букові праліси проходять цикл розвитку, який сягає 10–340 років. Запас деревостанів на різних стадіях розвитку коливається в межах 350–696 м³/га. Запаси мертвої деревини (стоячі і лежачі дерева) на різних фазах розвитку пралісів неоднакові: у фазі молодняка, розпаду та вибіркової – найбільші (131–167 м³/га), у фазі жердняка – найменші (28 м³/га). Відмерла деревина у загальній продуктивності деревостанів сягає частки 6,7–30,6 %.

У букових пралісах Словаччини наявно в середньому 121 м³/га мертвої деревини, у резерватах Румунії (Серкая, Геменеле, Извоареле Нереї, лауна Крайова) – від 49 до 128 м³/га, в одному з найбільших букових пралісів Європи Извоареле Нереї в національному парку Семенік-Чейле Карасулуї маса відмерлої деревини становить 78–121 м³/га [8]. Отже, запаси відмерлої органічної маси у букових пралісах Карпат досить значні, що створює добрі умови для існування багатьох видів рослин і тварин.

Протягом 2012 р. в Угольському пралісі ми виявили і визначили 57 видів грибів, систематичний список яких наведений у табл. 1. Гриби у букових пралісах Угольського природоохоронного науково-дослідного відділення Карпатського біосферного заповідника можна умовно розділити на чотири екологічні групи – мікоризні гриби, ксилотрофи (ксилосапротрофи та факультативні паразити), гумусові сапротрофи, сапротрофи підстилки (табл. 2).

Ксилотрофи зростають на живій, сухостійній і гнилій деревині, опалих гілках, коренях, пеньках та біля них. Види цієї екологічної групи становлять три підгрупи: облігатні паразити, які розвиваються тільки на живій і свіжій деревині; факультативні паразити, що заселяють як живу, так і гнилу деревину; ксилосапротрофи, які зростають на відмерлих стовбурах, пеньках і гілках [1].

Гумусові сапротрофи не мають вузької спеціалізації щодо субстрату і безпосередньо не пов’язані з деревами та кущами, тому можуть зростати як у лісі, так і за його межами на відкритих ділянках (луках, пасовищах, полях, газонах тощо) [1].

Таблиця 1

Систематична належність видів грибів Угольського букового масиву

Родина	Види
Agaricaceae	<i>Macrolepiota procera</i> (Scop. ex Fr.) Singer
Astraeaceae	<i>Astraeus hydrometricus</i> (Pers.) Morg.
Boletaceae	<i>Boletus edulis</i> Bull. ex Fr., <i>Leccinum carpini</i> (Schulz.) Moser ex Reid.
Cantharellaceae	<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.
Clavariaceae	<i>Clavariadelphus pistillaris</i> (Fr.) Donk., <i>Ramaria stricta</i> (Fr.) Quel., <i>Ramaria botrytis</i> (Fr.) Rick.
Coprinaceae	<i>Coprinus micaceus</i> (Fr.) Fr.
Corticiaceae	<i>Corticium roseum</i> Fr.
Dacrymycetaceae	<i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr.
Exidiaceae	<i>Exidia glandulosa</i> (Bull.) Fr.
Ganodermataceae	<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers. ex Wallr.) Pat., <i>Ganoderma lucidum</i> (Fr.) Karst.
Helotiaceae	<i>Chlorociboria aeruginosa</i> (Oeder) Seaver ex C. S. Ramamurthi, Korf et L. R. Batra, <i>Bisporella citrina</i> (Batsch) Korf et S.E. Carp., <i>Ascocoryne sarcoides</i> (Jacq.) J.W. Groves et D.E. Wilson.
Hydnaceae	<i>Hericium coralloides</i> (Fr.) Pers., <i>Sarcodontia uda</i> (Fr.) Nikol.
Lycoperdaceae	<i>Lycoperdon pyriforme</i> Pers.
Meruliaceae	<i>Phlebia (Merulius) tremellosa</i> Schrad., <i>Phlebia radiata</i> Fr.
Paxillaceae	<i>Paxillus atrotomentosus</i> (Fr.) Fr.
Physaraceae	<i>Fuligo septica</i> (L.) F.H.Wigg. sensu B. Ing
Pleurotaceae	<i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq. ex Fr.) Kumm.
Pluteaceae	<i>Pluteus ephebeus</i> (Fr.) Gillet
Polyporaceae	<i>Coriolus versicolor</i> (L. ex Fr.) Quel., <i>Coriolus hirsutus</i> (Wulf.ex Fr.) Quel., <i>Hirschioporus pergamenus</i> (Fr.) Bond. et Sing., <i>Lenzites betulina</i> (L. ex Fr.) Fr., <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq. ex Fr.) Karst., <i>Fomes fomentarius</i> (L. ex Fr.) Gill., <i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr., <i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P.Karst., <i>Polyporus squamosus</i> Huds. ex Fr., <i>Polyporus brumalis</i> Pers. ex Fr., <i>Ischnoderma resinoseum</i> (Fr.) Karst., <i>Daedalea quercina</i> L. ex Fr., <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd. ex Fr.) Karst., <i>Panus conchatus</i> (Bull: Fries) Fries., <i>Panus rudis</i> Fr.
Reticulariaceae	<i>Lycogala epidendrum</i> (L.) Fr. sensu B. Ing
Schizophyllaceae	<i>Schizophyllum commune</i> Fr.
Stemonitidaceae	<i>Stemonitis fusca</i> Roth
Stereaceae	<i>Stereum rugosum</i> Pers., <i>Stereum subtomentosum</i> Pouz., <i>Lopharia spadicea</i> (Pers. ex Fr.) Boidin.
Strophariaceae	<i>Hypholoma capnoides</i> (Fr. ex Fr.) Kumm.
Trichiaceae	<i>Hemitrichia clavata</i> (Pers.) Rostaf.
Tricholomataceae	<i>Oudemansiella mucida</i> (Fr.) Hoehm., <i>Panellus stipticus</i> (Fr.) Karst., <i>Panellus mitis</i> (Pers.: Fr.) Singe., <i>Laccaria amethystina</i> (Bolt. ex Hooker) Murr.
Tremellaceae	<i>Tremella mesenterica</i> Retz., <i>Tremella foliacea</i> Pers.
Xylariaceae	<i>Xylaria polymorpha</i> (Pers.) Grev., <i>Xylaria hypoxylon</i> (L.) Grev.

Підстильні сапротрофи поширені здебільшого в лісах. Міцелій цих грибів розвивається в лісовій підстилці, яка складається з продуктів опаду деревних порід – листя, хвої, гілочок, шматочків кори. Мікоризні гриби зростають на ґрунті й утворюють ектотрофну мікоризу з вищими рослинами.

За видовим складом і екологічною роллю грибів в Угольському пралісовому масиві безперечно перевагу мають ксилотрофи, знайдені на відмерлій деревині бука, серед яких перше місце посідають ксилосапротрофи, друге – факультативні паразити, третє – гумусові сапротрофи, четверте – сапротрофи підстилки, п'яте – мікоризні гриби. Ксилотрофи добре розкладають відмерлу деревину, яка, відповідно, настільки важлива для життя природних лісових екосистем, що її зникнення здатне докорінно змінити склад живих організмів, що мешкають у цих екосистемах, призвести до зникнення багатьох з них, порушити природні процеси лісовідновлення. Мертва деревина – це індикатор, який охоплює багато елементів природності та стає одним із загальних показників природності лісів.

Обсяги мертвої деревини залежать у межах пралісу від його стадії розвитку, мікрокліматичних і лісорослинних умов, населеності тваринними організмами, а також від мозаїки природних збурень, консорційної і парцелярної структури деревостану. Тривалість періоду розкладання деревини бука зумовлена температурним режимом та зволоженням у приземному шарі, мікрорельєфом, освітленістю, зімкнутістю намету деревостану, видовим складом ксилофільних угруповань і в середньому становить щонайменше 10–30 років. Оцінка стадій розкладання відмерлої деревини не дає повного уявлення про його швидкість, тому потрібно співвідносити кожен етап з часовим інтервалом та датувати зміну ознак, пов'язаних з детритом [7].

Букові праліси складені окремими консорціями і парцелями, своєрідними елементарними екосистемами, які мають свої просторові та функціональні параметри; вони охоплені постійним речовинно-енергетичним та інформаційним обміном і формують специфічне внутрішнє середовище. Буковий праліс – це складний комплекс, для якого характерні різноманітні компоненти живої і неживої природи, які перебувають у постійній взаємодії та розвитку. Порушення функцій одного з компонентів спричиняє негативні зміни у взаємовпливах між іншими. Звичайно, це не може не вплинути як на загальнобіологічну стійкість лісового біоценозу загалом, так і на стійкість його до деяких негативних чинників. Відмерла деревина не є окремими місцями проживання, а комплексом різних мікросередовищ.

Нестача мертвої деревини в експлуатаційних лісах і невідповідне ведення господарства в межах природоохоронних територій – одні з головних причин втрат видового біорізноманіття в європейських лісах [8]. Невеликі залишки старовікових лісів є прямим доказом безпосереднього зв'язку біорізноманіття з мертвою деревиною.

Отже, букові праліси Українських Карпат нагромаджують значні запаси як живої (350–696 м³/га), так і відмерлої (28–167 м³/га) деревини. Ці запаси близькі до продуктивності пралісів Словаччини і Румунії. Букові праліси складені окремими консорціями і парцелями, своєрідними елементарними екосистемами, які мають свої просторові та функціональні параметри.

В Угольському пралісі ми виявили і визначили 57 видів грибів, які належать до чотирьох екологічних груп. Безперечно перевагу мають ксилотрофи, знайдені на відмерлій деревині бука, серед яких перше місце за поширеністю посідають ксилосапротрофи, друге – факультативні паразити, третє – гумусові сапротрофи, четверте – сапротрофи підстилки, п'яте – мікоризні гриби.

Збільшення обсягів мертвої деревини в експлуатаційних лісах та забезпечення природної динаміки розвитку в лісах природоохоронних територій стали б одним із вагоміших внесків для підтримання та збереження біорізноманіття Європи.

Таблиця 2

Екологічна структура мікобіоти Угольського букового масиву

Екологічна група	Види
Ксилосапротрофи	<i>Chlorociboria aeruginosa</i> (Oeder) Seaver ex C. S. Ramamurthi, Korf & L. R. Batra, <i>Lycoperdon pyriforme</i> Pers., <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) Karst., <i>Coriolus versicolor</i> (L. ex Fr.) Quel., <i>Hirschioporus pergamenus</i> (Fr.) Bond., <i>Daedalea quercina</i> Fr., <i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulf. ex Fr.) Karst., <i>Lenzites betulina</i> (L. ex Fr.) Fr., <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.: Fr.) Karst., <i>Fomes fomentarius</i> (L. ex Fr.) Gill., <i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat., <i>Ganoderma lucidum</i> (Fr.) Karst., <i>Polyporus brumalis</i> (Pers. ex Fr.) Fr., <i>Polyporus squamosus</i> (Huds.) Fr., <i>Schizophyllum commune</i> Fr., <i>Hericium coralloides</i> (Fr.) Pers., <i>Pleurotus ostreatus</i> (Fr.) Kumm., <i>Exidia glandulosa</i> Fr., <i>Tremella mesenterica</i> (Retz.: Fr.) Fr., <i>Tremella foliacea</i> Fr., <i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr., <i>Panus conchatus</i> (Bull: Fries) Fries, <i>Panus rudis</i> Fr., <i>Coprinus micaceus</i> (Bull.: Fr.) Fr., <i>Hypholoma capnoides</i> (Fr.) Kumm., <i>Stemonitis fusca</i> Roth., <i>Lycogala epidendrum</i> (L.) Fr., <i>Fuligo septica</i> (L.) F.H.Wigg., <i>Ascocoryne sarcoides</i> (Jacq.) J.W. Groves & D.E. Wilson., <i>Bisporella citrina</i> (Batsch) Korf & S.E. Carp., <i>Phlebia radiata</i> Fr., <i>Phlebia tremellosa</i> Schrad., <i>Panellus mitis</i> (Pers.: Fr.) Singe, <i>Panellus stipticus</i> (Bull: Fr.) P. Karst., <i>Paxillus atrotomentosus</i> (Fr.) Fr., <i>Stereum rugosum</i> (Pers.: Fr.) Fr., <i>Stereum subtomentosum</i> Pouz., <i>Lopharia spadicea</i> (Pers. Ex Fr.) Boidin., <i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr., <i>Corticium roseum</i> Pers., <i>Ischnoderma resinatum</i> (Fr.) Karst., <i>Coriolus hirsutus</i> (Wulf. ex Fr.) Quel., <i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P. Karst., <i>Xylaria polymorpha</i> (Pers.) Grev., <i>Xylaria hypoxylon</i> (L.: Fr.) Grev., <i>Oudemansiella mucida</i> (Schrad.:Fr.) Höhn., <i>Hemitrichia clavata</i> (Pers.) Rostaf., <i>Sarcodontia uda</i> (Fr.) Nikol.
Факультативні паразити	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) Karst., <i>Fomes fomentarius</i> (L. ex Fr.) Gill., <i>Polyporus squamosus</i> (Huds.) Fr., <i>Schizophyllum commune</i> Fr., <i>Exidia glandulosa</i> Fr., <i>Oudemansiella mucida</i> (Schrad.:Fr.) Höhn.
Гумусові сапротрофи	<i>Macrolepiota procera</i> (Scop. ex Fr.) Singer, <i>Clavariadelphus pistillaris</i> (Fr.) Donk., <i>Laccaria amethystina</i> (Merat) Murr., <i>Ramaria stricta</i> (Pers.:Fr.) Quélet, <i>Astraeus hydrometricus</i> (Pers.) Morgan., <i>Pluteus ephebeus</i> (Fr.) Gillet
Підстильні сапротрофи	<i>Clavariadelphus pistillaris</i> (Fr.) Donk., <i>Ramaria stricta</i> (Pers.:Fr.) Quélet, <i>Ramaria botrytis</i> (Fr.) Rick.
Мікоризні гриби	<i>Boletus edulis</i> Fr., <i>Leccinum carpini</i> (Schulz.) Moser ex Reid., <i>Cantharellus cibarius</i> Fr.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Базюк-Дубей І. В. Екологічний аналіз мікофлори Українського Розточчя / І. В. Базюк-Дубей // Наук. вісник Нац. лісотехн. ун-ту України : зб. наук.-техн. праць. – 2012. – Вип. 22.2. – С. 43–48.
2. Дудка І. А. Гриби. Справочник миколога и грибника / И. А. Дудка, С. П. Вассер. – Киев : Наук. думка, 1987. – 535 с.
3. Дудка І. О. Міксоміцети пралісів Карпатського біосферного заповідника / І. О. Дудка, Д. В. Леонт'єв // Біол. студії. – 2011. – Т. 5 – №1. – С. 45–56.
4. Зерова М. Я. Атлас грибів України / М. Я. Зерова. – К. : Наук. думка, 1974. – 252 с.
5. Зерова М. Я. Визначник грибів України: У 5 т. / М. Я. Зерова, Г. Г. Радзівський, С. В. Шевченко. – К. : Наук. думка, 1972. – Т. 5, кн. 1. – 239 с.

6. *Исиков В. П.* Грибы на деревьях и кустарниках Крыма: систематический каталог / В. П. Исиков. – Симферополь : ИТ “АРИАЛ”, 2009. – 300 с.
7. *Чернявський М. В.* Букові праліси як еталони лісів майбутнього / М. В. Чернявський // Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра. – Львів, 2000. – С. 164–183.
8. *Dudley Nigel.* Deadwood – living forests. The importance of veteran trees and deadwood to biodiversity / Nigel Dudley, Equilibrium, Daniel Vallauri. – Gland, Switzerland: WWF, 2004. – 16 p.

*Стаття: надійшла до редакції 15.04.2013
доопрацьована 16.06.2013
прийнята до друку 12.07.2013*

DEAD WOOD IN BEECH VIRGIN FORESTS AS COMPLEX OF MICROENVIRONMENT EXISTENCE OF MUSHROOMS

M. Chernyavskyy, H. Izhyk

*Ukrainian National Forestry University,
Kobyljanska Str.,1, 79005, Lviv, Ukraine*

Phases and stages of the development of beech forests of Uholsk array of the Carpathians Biosphere Reserve were analyzed and stocks of dead wood in them were exemplified. 57 species of fungi on dead wood of beech were detected and identified. The role of dead wood, as the existence of micro fungi in beech forests, was learnt.

Key words: dead wood, biodiversity, virgin forest, beech.

ОТМЕРШАЯ ДРЕВЕСИНА БУКОВЫХ ПРАЛЕСОВ КАК КОМПЛЕКС МИКРОСРЕД СУЩЕСТВОВАНИЯ ГРИБОВ

Н. Чернявский, Г. Ижик

*Национальный лесотехнический университет Украины,
ул. О. Кобылянской, 1, г. Львов, 79005, Украина*

Проанализировано фазы и стадии развития буковых пралесов Угольского массива Карпатского биосферного заповедника, указано запасы мертвой древесины в них. Выявлено и определено 57 видов грибов на мертвой древесине бука. Изучено роль мертвой древесины как микросред существования грибов в буковых пралесах.

Ключевые слова: мертвая древесина, биоразнообразие, пралес, бук.