

УДК 582.283:581.524

РЕАКЦИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ НА АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ: МУЛЬТИМОДЕЛЬНЫЙ ВЫВОД

© 2013 г. И. В. Ставищенко, И. А. Кшнясев

Институт экологии растений и животных УрО РАН,

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: stavishenko@bk.ru

Поступила в редакцию 01.12.2011 г.

Исследованы сообщества ксилотрофных базидиальных грибов южно-таежной подзоны Среднего Урала, испытывающие влияние точечных источников промышленных аэрополлютантов. Количественно оценены зависимости основных ценологических параметров ксиломикокомплексов от расстояния до источника техногенного загрязнения и особенностей древесных субстратов. Отмечено, что при приближении к источнику аэрополлютантов существенно снижаются видовое богатство, генеративная и конкурентная активность базидиальных грибов, умеренно растет фаунистичность древостоя. Показана более высокая активность фитопатогенного компонента на загрязненных участках по сравнению с фоновыми. Анализ данных проведен с помощью унифицированного аппарата теории обобщенных линейных моделей. Для отбора оптимальных моделей использован состоятельный критерий Акаике.

DOI: 10.7868/S0002332913040152

Ксилотрофные базидиальные грибы являются неотъемлемым компонентом, влияющим на устойчивость и продуктивность лесных экосистем (Tyler, 1984; Бондарцева, 2000). Высокая чувствительность названной группы организмов к изменению климатических и антропогенных факторов позволяет использовать их как тест-систему для решения задач биоиндикации состояния лесных фитоценозов. Рядом авторов отмечено, что в лесных экосистемах под воздействием промышленных загрязнений уменьшается численность грибов, сокращается их видовое разнообразие, возрастает численность патогенных видов (Grywacz, Wazny, 1973; Гордиенко, Горленко, 1987; Бондарцева, Свищ, 1991; Крутов, 1992; Арефьев, 1997; Брындына, 2000; Мухин и др., 2000). Однако пространственная и функциональная организация микобиоты к настоящему времени изучена недостаточно (Степанова, Мухин, 1979; Мухин, 1993; Арефьев, 2002), а количественные и качественные показатели, характеризующие тренды антропогенного преобразования сообществ ксилотрофных грибов на региональном уровне, остаются неопределенными (Брындына, 2000; Ставищенко и др., 2002; Ставищенко, 2005, 2008, 2010). В целях изучения реакции южно-таежных сообществ ксилотрофных грибов на воздействие аэрополлютантов проведена комплексная оценка относительного влияния антропогенных и природных факторов на изменение их ведущих ценопараметров, отобраны наиболее

чувствительные, наименее трудоемкие и доступные для “измерения” с минимальной неопределенностью характеристики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в Свердловской обл. в окрестностях г. Ревды (Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ), 56°48'20.01" с.ш., 59°57'38.23" в.д.), в Кировграде (Кировградский медеплавильный завод (КМЗ), 57°25'34.07" с.ш., 60°04'32.44" в.д.), в г. Полевском (Полевской криолитовый завод (ПКЗ), 56°26'25.09" с.ш., 60°11'24.28" в.д.). Низкогорные участки леса (57°22'40.95" с.ш., 59°46'34.50" в.д.) на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (ВГПБЗ) рассмотрены в качестве регионального фона. Исследуемые южно-таежные участки леса предгорных районов западного и восточного макросклонов Среднего Урала в районах СУМЗ и ВГБЗ представлены спелыми елово-пихтовыми крупнотравными, мелкотравными, хвощево-зеленомошными и злаково-зеленомошными древостоями с примесью березы, в районах КМЗ и ПКЗ – средневозрастными, приспевающими и спелыми сосновыми ягодниково-зеленомошными, разнотравными и злаково-разнотравными древостоями с примесью березы. Промышленные выбросы СУМЗ и КМЗ в основном состоят из сернистого ангидрида и полиметаллической пыли (в том числе Cu, Pb, Cd и

др.), выбросы ПКЗ — из кислых газов и фтористых соединений. Подробное описание состава аэрополлютантов приведено в работах Воробейчика с соавт. (1994, 2006) и Трубиной (1996).

Ксилотрофные базидиальные грибы — экологическая и трофическая группа видов, для которых древесный субстрат является основой для развития и расселения (Бурова, 1986). Изучались преимущественно афиллофоровые грибы — виды с непластинчатым гименофором (Donk, 1964). Субстратом были отмершая древесина — отпад (ветви, валеж, сухостой, пни, корни и т.д.) — с развившимися базидиомами и без них и живые деревья, пораженные фитопатогенными грибами. Структура ценокомплексов ксилотрофных грибов, традиционно рассматриваемых в качестве консортов древесных растений, описана на уровне мероценоза — консорции лесообразующего вида (*Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.).

Данные получены в августе–сентябре 2002 г. и 2003 г. методом временных пробных площадей (ПП) на участках леса, включающих в себя 150–200 деревьев доминирующей породы (ОСТ 56-69-83. Площади пробные ... , 1983) и расположенных в трансекте западного направления на расстоянии до 7 км от источников загрязнения (Ставишенко, 2010) (табл. 1, 2).

Исследованы основные ценогические параметры ксиломикокомплексов (табл. 1, 2). Видовое богатство — число видов грибов на исследуемом участке леса — определено после изучения не менее 100 единиц отпада лесообразующих видов методом случайной выборки. Число видов связано с доступными ресурсами, возрастом сообщества, пространственной неоднородностью абиотической среды и наличием экстремальных абиотических факторов (Бигон и др., 1989). Генеративная активность — число учетных единиц базидиомицетов на исследуемых участках леса. Из-за невозможности визуального, без дополнительных лабораторных исследований, определения отдельной “особи” базидиомицета за учетную единицу каждого вида принималась дискретная единица древесного субстрата, заселенная тем или иным видом (Мухин, 1993). Численность грибов на исследуемых участках леса определялась как отношение числа учетных единиц грибов к числу учетных единиц субстрата. Численность базидиом, как и биомасса плодовых тел, пропорциональна биомассе мицелия, определяющего интенсивность ксилолиза древесины (Бурова, 1986). Поскольку в неблагоприятных условиях базидиомы не формируются, хотя в древесине может развиваться вегетативный мицелий (Бондарцев, 1953), “незаселенным” считали субстрат без плодовых тел.

Интенсивность деструкции отпада оценена по предложенной П.В. Гордиенко пятибалльной шкале (I–V) (Бурова, 1986). Для анализа исходную шкалу дихотомизировали: {I–III} и {IV–V} — субстрат со слабой или с сильной степенью разложения, поскольку предварительный анализ показал критическое нарушение предположения о параметре дисперсии ($\phi = X^2/rd\bar{f} = 21.5$).

Конкурентная активность — представленность учетных единиц грибов в многовидовых/одновидовых микоценозах. Под микоценозой понимается совокупность базидиом одного или нескольких видов, развивающихся на отдельном древесном субстрате. Данная характеристика отражает условия среды обитания. Так, в оптимальных для роста и развития ксилотрофных грибов условиях возрастает конкуренция за субстрат и число многовидовых микоценозов увеличивается (Мухин, 1993).

Фитопатогенная активность — представленность фитопатогенного компонента в составе микобиоты. Патогенные виды грибов (факультативных сапротрофов и факультативных паразитов) выявляли при визуальном осмотре растущих деревьев. Наличие факультативных сапротрофов также отмечали и на отпаде. В зоне промышленных выбросов, непосредственно влияющих на живые древесные растения и ослабляющих их устойчивость к поражению вредителями, активизируются размножение и расселение многих патогенных организмов (Гордиенко, Горленко, 1987).

Фаутиность древостоя (наличие скрытых стволовых и комлевых гнилей растущих деревьев) — эколого-иммунологический показатель, отражающий устойчивость растений к поражению фитопатогенными грибами. Этот показатель использован как дополнительный признак, поскольку на заселенных фитопатогенными грибами деревьях базидиомы могут длительное время не развиваться (Жуков, 1978; Parfitt *et al.*, 2010). Скрытые гнили на участке леса в пробной площади определяли по кернам, взятым буровом Пресслера, из стволов 10 деревьев каждого лесообразующего вида на высоте 1.3 м и у шейки корня методом случайной выборки.

Анализ данных выполнен в рамках парадигмы мультимодельного вывода (Hilborn, Mangel, 1997; Burnham, Anderson, 2002; Кшнясев, 2009) — современной альтернативы концепции проверки нулевой гипотезы (Hurlbert, Lombardi, 2009; Кшнясев, 2010). Использован унифицированный аппарат теории GLM — обобщенных линейных моделей (McCullagh, Nelder, 1989): для счетных данных — регрессия Пуассона (число исследованных субстратов — offset), а для бинарных переменных — логит регрессия (табл. 1, 2). Для участков вблизи источников загрязнения (табл. 1) оценивали

Таблица 1. Ценоотические параметры ксиломикокомплексов, объем данных и отбор оптимальных (minCAIC) моделей их описания. Участки вблизи (≤ 7 км) источников загрязнения

Предикторы	$-2LL^*$	K	CAIC	Δ	w
Видовое богатство: $\log(\text{число видов}_i) = \log(t_i)^{**} + b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ регрессия Пуассона, $n_1 = 1052$ “заселенных” субстратов (рис. 1)					
lg(км), субстрат	150.48	5	172.14	0	0.924
Субстрат: lg(км) ^{SSM}	144.04	8	178.70	6.56	0.035
lg(км), субстрат + источник	144.32	8	178.98	6.84	0.030
lg(км), береза	168.03	3	181.03	8.89	0.011
H ₀	245.36	1	249.65	77.51	@0
Генеративная активность: $y_i \geq 1 = 1, y_i = 0; \log(y_1/y_0) = b_0 + \Delta b_i X_i + \varepsilon;$ логит-регрессия, @n = 1876 (рис. 2)					
lg(км), береза	2157.97	3	2183.6	0	0.996
lg(км), субстрат + источник	2127.22	8	2195.5	11.9	0.003
Субстрат + источник: lg(км) ^{SSM}	2078.56	14	2198.1	14.5	0.001
lg(км), субстрат	2156.24	5	2198.9	15.3	5E-04
H ₀	2572.91	1	2581.4	397.9	@0
Генеративная активность: $y_i > 0, y_i = 1, 2, \dots; \log(y_i) = \log(t_i) + b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ регрессия Пуассона, $m = 27, n_1 = 1052$ (рис. 3)					
lg(км), субстрат	177.54	5	199.02	0.00	0.689
lg(км), субстрат + источник	166.84	8	201.21	2.19	0.231
Субстрат	187.53	4	204.71	5.69	0.040
lg(км)	196.88	2	205.47	6.45	0.027
Субстрат: lg(км) ^{SSM}	173.85	8	208.22	9.20	0.007
H ₀	205.20	1	209.50	10.48	0.004
Субстрат + источник	180.71	7	210.78	11.76	0.002
Субстрат + источник: lg(км) ^{SSM}	159.67	14	219.81	20.79	2E-5
Конкурентная активность: многовидовые ($y_i = 1$), одновидовые ($y_i = 0$) микоценоэчейки; $\log(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ логит-регрессия, $n = 1352$ (рис. 5)					
lg(км), субстрат + источник	1952.56	8	2019.10	0.00	0.808
lg(км), субстрат	1980.40	5	2021.99	2.88	0.191
Субстрат	2002.56	4	2035.83	16.72	2E-04
Субстрат + источник	1983.86	7	2042.08	22.98	8E-06
lg(км)	2068.41	2	2085.04	65.94	4E-15
H ₀	2080.10	1	2088.42	69.32	7E-16
Фитопатогенная активность: патогены ($y_i = 1$), сапротрофы ($y_i = 0$); $\log(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ логит-регрессия, $n = 1507$ (рис. 6)					
H ₀	418.49	1	426.80	0	0.868
Береза***	414.47	2	431.11	4.30	0.101
lg(км)	416.82	2	433.46	6.65	0.031
Фаутность древостоя: наличие ($y_i = 1$), отсутствие ($y_i = 0$) скрытых гнилей живых деревьев; $\log(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ логит-регрессия, $n = 217$ (рис. 7)					
Субстрат	246.93	4	272.45	0.00	0.326
Субстрат + источник	241.16	5	273.06	0.61	0.240
lg(км), субстрат	241.21	5	273.11	0.66	0.234
lg(км), субстрат + источник	235.18	6	273.46	1.01	0.197
H ₀	275.78	1	282.16	9.71	0.003

Примечание. H₀ – модель соответствующая нулевой гипотезе, SSM – “насыщенные” модели с отдельной оценкой всех коэффициентов (Separate Slope Model).

* Девианса (deviance) – отрицательное значение удвоенного максимума логарифмической функции правдоподобия.

** $\log(t_i) = \ln(\text{число “заселенных” субстратов})$ – “offset” переменная, компенсирующая смещение, связанное с неодинаковым числом исследованных единиц субстрата на пробных площадях.

*** Парадокс Линдли.

Таблица 2. Ценотические параметры ксиломикокомплексов, объем данных и отбор оптимальных (minCAIC) моделей их описания. Фоновые и загрязненные участки

Предикторы	$-2LL$	K	CAIC	Δ	w
Деструкция отпада, {IV–V}: $y_i = 1, \{I-III\} - y_i = 0; \log(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ логит-регрессия, $n = 2345$ (рис. 4)					
Вывал*	2268.66	2	2286.18	0	0.307
Вывал, субстрат	2242.69	5	2286.49	0.32	0.302
Район, субстрат	2233.66	7	2294.98	8.81	0.197
Район**	2261.81	4	2296.85	10.67	0.180
Загрязнение, субстрат	2313.55	5	2357.35	71.18	0.009
Загрязнение**	2348.58	2	2366.10	79.92	0.006
H_0	2432.93	1	2441.69	155.51	@0
Фитопатогенная активность: патогены ($y_i = 1$), сапротрофы ($y_i = 0$); $\log(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon;$ логит-регрессия, $n = 2292$ (рис. 6)					
Загрязнение***	565.3	2	582.7	0.0	0.795
Загрязнение, {Б,П}, {Е,С}	559.6	3	585.8	3.0	0.174
Загрязнение, {Б}, {Е,П,С}	563.0	3	589.2	6.5	0.032
H_0	593.1	1	601.9	19.1	6E-05

* Индикаторная переменная: вывал леса “1”.

** Четыре исследованных района {КМК, ВГПЗ}, {СУМЗ, ПКЗ}, “0” (фоновые условия – ВГПБЗ).

*** Индикаторная переменная: “1” – участки вблизи источника загрязнения {СУМЗ, КМК, ПКЗ}; “0” – фоновые условия – ВГПБЗ.

эффекты следующих предикторов (X_i): расстояния от точечного источника загрязнения, $\lg(\text{км})$; древесного субстрата (четыре лесообразующих вида); источника аэрополлютантов (три промышленных предприятия). Вследствие различного состава древостоя в исследованных районах (рис. 1–7) структура данных не соответствует полному перекрестному плану “субстрат + источник” (4×3), поэтому кроме оценки частных эффектов в предположении их аддитивности оценивали также эффекты комбинации уровней указанных факторов в один искусственный фактор “субстрат + источник” – семь уровней (не пустых ячеек плана) или шесть фиктивных переменных. Представление K -уровней категориальных предикторов как $K - 1$ бинарная фиктивная (индикаторных: 0.1) переменная и интерпретация их коэффициентов описаны во многих руководствах по регрессионному анализу (Дрейпер, Смит, 1973; О’Нара, 2009). Отметим, что фиктивные переменные, маркирующие субстраты из районов КМЗ и ВГПБЗ, могут быть интерпретированы и как эффект вывала леса (1995 г.).

Для моделей, включающих в себя данные и по фоновым участкам (табл. 2), гетерогенность меж-

ду четырьмя исследованными районами оценивали введением фактора “район”, а контраст загрязненных и фоновых участков – индикаторной переменной “загрязнение”. Наличие “незаселенных” субстратов (при анализе генеративной активности) моделировали с помощью комбинации распределений Бернулли и Пуассона (Ghosh *et al.*, 2006). Для контроля согласия модели и данных оценивали параметр инфляции дисперсии (Anderson *et al.*, 1994): $\phi = X^2/df$.

Для селекции моделей использовали состоятельный критерий Акаике (Bozdogan, 1987): $CAIC = -2\log L + K[\log(n) + 1]$. “Вес” (относительное правдоподобие) каждой модели $w_i = [\exp(-0.5 \Delta CAIC_i)] / [\sum \exp(-0.5 \Delta CAIC_i)]$ – аналог байесовской апостериорной вероятности – использован для ранжирования и сравнения (отношение доводов, $ER = w_i/w_j$) как моделей (в том числе и неиерархических), так и предикторов (w^+ – сумма весов моделей, содержащих данный предиктор). Статистический вывод основан на лучшей модели, если ее “вес” существенно превышает остальные, или на первых лучших моделях ($\Delta_i \leq 2-3$). Доверительные интервалы для коэффициентов регрессии рассчитаны с учетом ин-

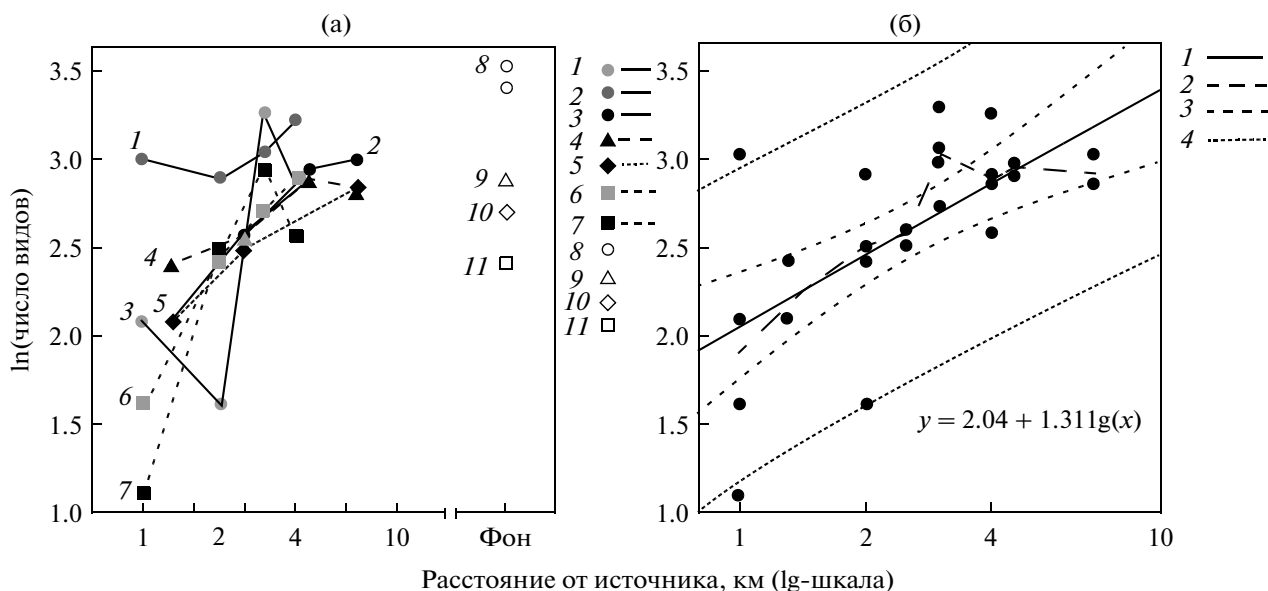


Рис. 1. Видовое богатство ксилотрофных грибов (логарифм числа видов) в зависимости от расстояния от источника загрязнения: а – в консорциях четырех лесобразующих видов вблизи трех источников аэрополлютантов и в фоновых условиях (1 – береза, КМК; 2 – береза, СУМЗ; 3 – береза, ПКЗ; 4 – ель, СУМЗ; 5 – пихта, СУМЗ; 6 – сосна, ПКЗ; 7 – сосна, КМК; 8 – береза, ВГПБЗ; 9 – ель, ВГПБЗ; 10 – пихта ВГПБЗ; 11 – сосна, ВГПБЗ для рис. 1–7); б – для всех консорций загрязненных районов вместе (1 – МНК-регрессия; 2 – LOWESS-регрессия; 3 – 95%-ный доверительный интервал; 4 – 95%-ный предсказывающий интервал для рис. 1–7).

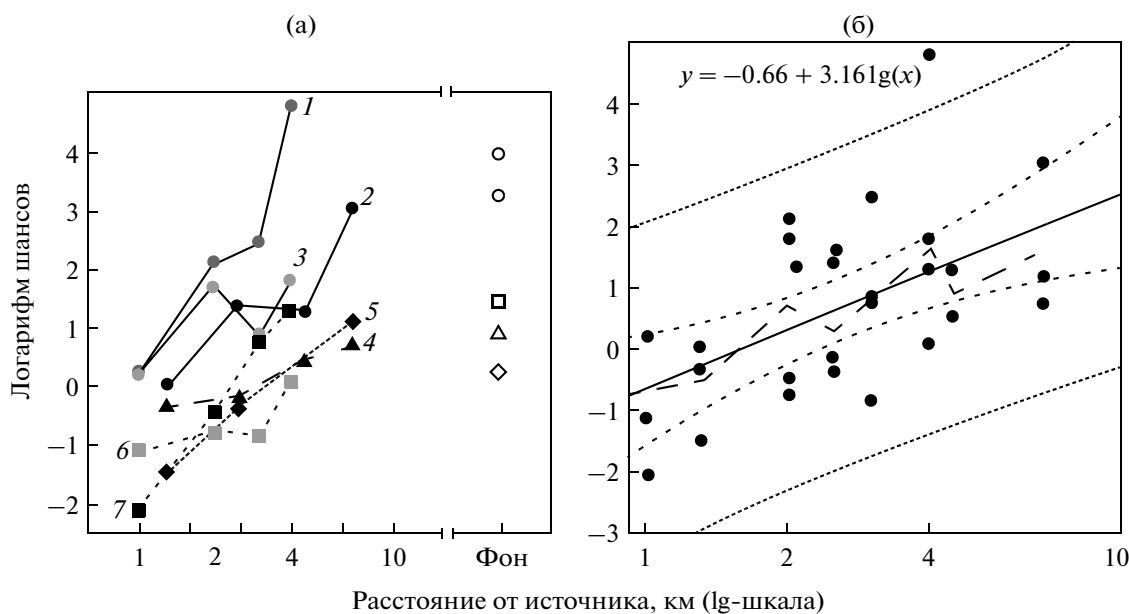


Рис. 2. “Заселенность” древесных субстратов ксилотрофными грибами (логарифм шансов – отношение числа “заселенных” и числа “незаселенных” субстратов) в зависимости от расстояния от источника загрязнения.

фляции дисперсии: $b_i \pm 1.96\phi^{0.5} SE(b_i)$, в случае нескольких оптимальных моделей получены средневзвешенные оценки (Anderson, 2008), которые приведены в тексте после обратного преобразования, $\exp(b_i)$. Для иллюстрации приведены линейные МНК(метод наименьших квадратов)-регрессии: зависимости исследуемых характе-

ристик (после соответствующего лог-преобразования) от расстояния от источника аэрополлютантов. МНК- оценки коэффициентов регрессии несколько смещены вследствие игнорирования эффектов таких предикторов, как тип субстрата и район исследования. Статистический анализ (GLM) и визуализация данных вы-

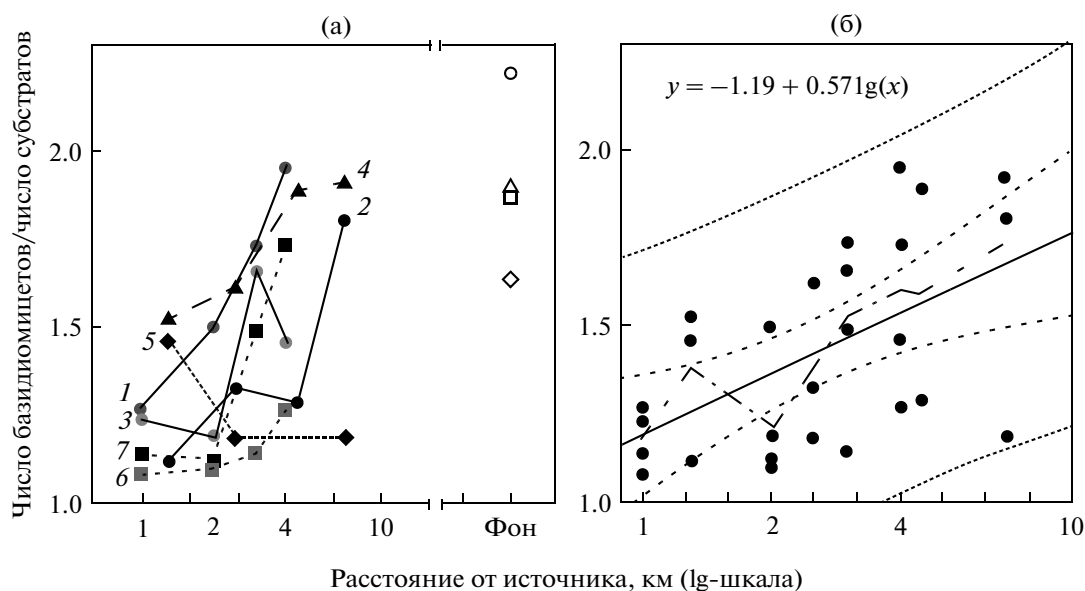


Рис. 3. Генеративная активность ксилотрофных грибов (число учетных единиц базидиомицетов на единицу “заселенного” субстрата) в зависимости от расстояния от источника загрязнения.

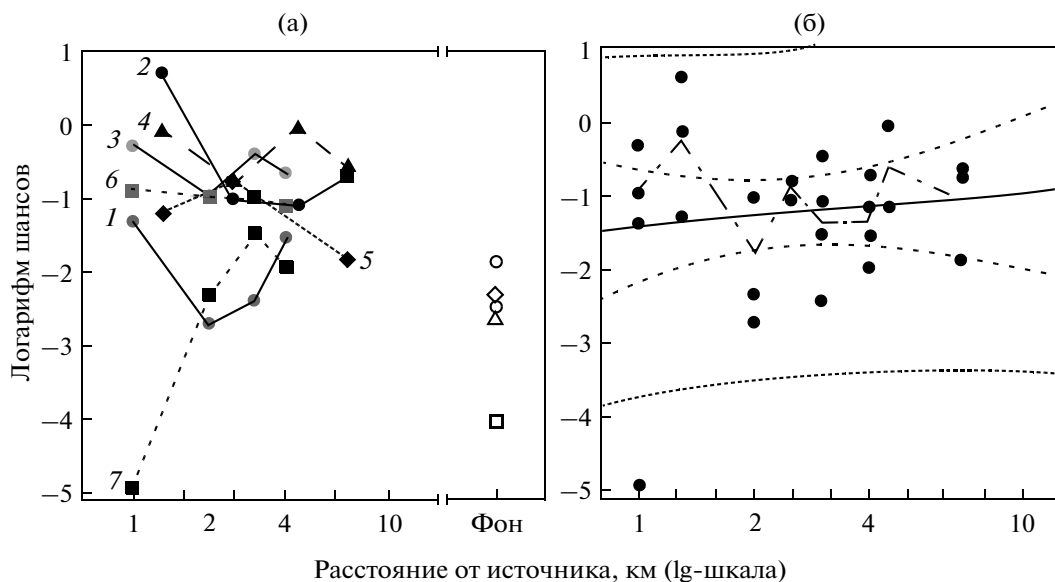


Рис. 4. Деструкция опада (логарифм отношения числа субстратов высокой и низкой степени деструкции древесины $\log(N_{IV-V}/N_{I-III})$) в зависимости от расстояния от источника загрязнения.

полнены с помощью пакета статистических программ Statistica 6.0 (StatSoft inc., 2001), лиц. № АХХR003А622407FAN8.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое богатство микокомплексов оптимально ($w = 0.92$) описывается моделью с двумя предикторами (расстоянием и типом субстрата (рис. 1, табл. 1)) и в среднем для всех субстратов увеличивается в 4.1 (2.5–7.0) раза при удалении от

источника загрязнения от 1 до 10 км. Специфика источника загрязнения не существенна на фоне особенностей субстратов ($w_1/w_3 = 31$), видовое богатство консорциев березы в 1.8 (1.3–2.4) раза выше.

Анализ генеративной активности ксилотрофных грибов был проведен с помощью логит-регрессии для числа “заселенных”/“незаселенных” древесных субстратов и регрессии Пуассона для численности учетных единиц базидиомицетов на

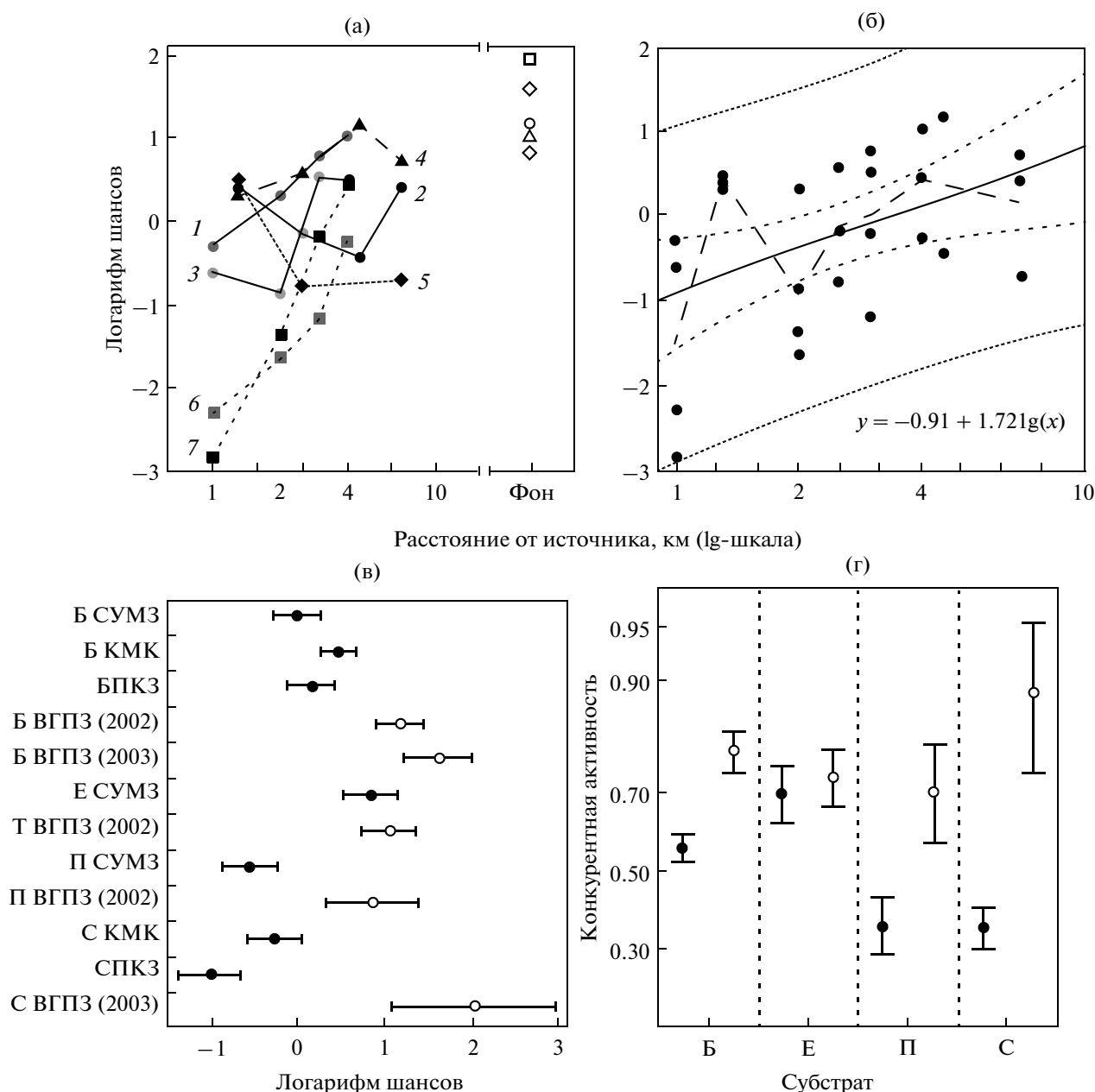


Рис. 5. Конкурентная активность ксилотрофных грибов (логарифм отношения числа многовидовых и числа одновидовых микоценозачек) $\log\{(N_{\text{многовидовые}} + 0.5)/(N_{\text{одновидовые}} + 0.5)\}$: а, б – в зависимости от расстояния от источника загрязнения ($n = 1352$); в, г – в четырех районах исследования и/или консорциях четырех лесообразующих видов (95%-ный доверительный интервал), загрязненных (темные точки) и фоновых (светлые) участков ($n = 2292$); Б – береза, Е – ель, П – пихта, С – сосна для рис. 5 и 6.

“заселенных” субстратах (табл. 1). Шансы “заселенности” ксилотрофными грибами древесного субстрата (рис. 2) оптимально предсказываются моделью с двумя предикторами (табл. 1) и в среднем увеличиваются в 19.7 (13–31) раза при удалении от источника загрязнения от 1 до 10 км. Вероятность “заселенности” березы (усредненная по всем источникам загрязнения) выше в 5.7 (4.5–7.2) раза, чем для субстратов хвойных видов. На среднее число учетных единиц базидиомицетов

(рис. 3, табл. 1) наибольшее влияние оказывают два предиктора: тип древесного субстрата ($w^+ = 0.97$) и расстояние от источника аэрополлютантов ($w^+ = 0.95$). Особенности же источников загрязнения менее важны: $w^+(\text{субстрат} + \text{источник}) = 0.23$. Таким образом, тип субстрата и расстояние от источника загрязнения более важные факторы, чем специфика источника загрязнения. Среднее число учетных единиц базидиомицетов на единицу “заселенного” субстрата уве-

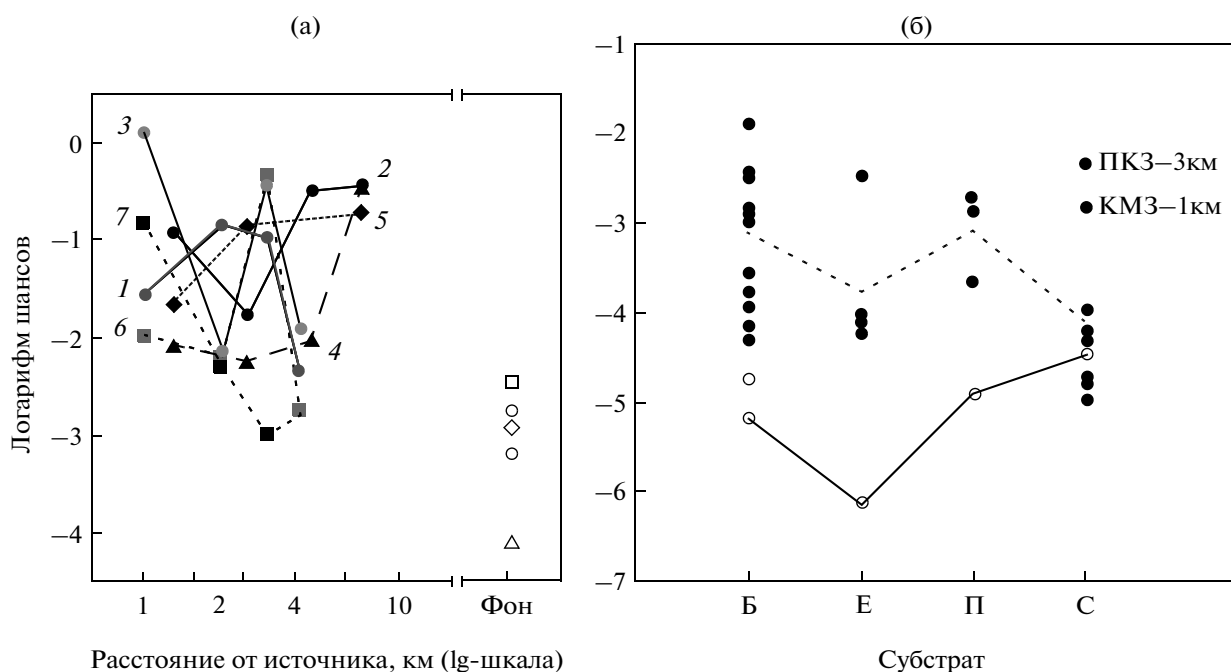


Рис. 6. Фитопатогенная активность ($\log\{(n_{\text{фитопатогенные}} + 0.5)/(n_{\text{сапротрофные}} + 0.5)\}$, логарифм отношения числа учетных единиц патогенных и числа не патогенных видов грибов: а – в зависимости от расстояния от источника загрязнения; б – в консорциях четырех лесообразующих видов, загрязненных (темные точки) и фоновых (светлые) участков. Метки – два участка с аномально высокой фитопатогенной активностью.

личивается в 1.4 (1.1–1.8) раза при удалении от источника загрязнения от 1 до 10 км и несколько выше в консорциях березы и ели, чем в консорциях пихты или сосны. Сравнение коэффициентов регрессий при переменной “расстояние” позволяет заключить, что признак “заселенности” суб-

стратов более чем на порядок (в 14 раз) чувствительнее при оценке эффектов загрязнения, чем признак “среднее число учетных единиц базидиомицетов на единицу заселенного субстрата”.

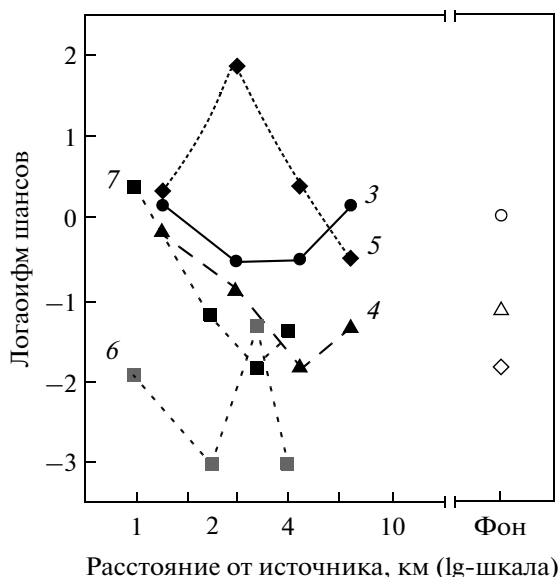


Рис. 7. Фауность (логарифм отношения числа стволов живых деревьев с наличием гнилей и без них) в зависимости от расстояния от источника загрязнения.

Визуализация состояния деструкции отпада (рис. 4а) демонстрирует явное сходство двух районов (КМК и ВГПЗ), подвергшихся анемогенному вывалу леса в 1995 г.: здесь наблюдается избыток отпада со слабой степенью деструкции (в 4.0 (3.2–5.3) раза выше, чем в остальных). На участках вблизи источников загрязнения (≤ 7 км) не обнаружено явной зависимости степени разложения отпада от расстояния (рис. 4б). Очевидно, что к накоплению древесины ранних стадий деструкции (I–III шкалы Гордиенко) могут приводить не только низкая микогенная активность, но и влияние других поставляющих/изымающих свежую древесину и гораздо более сильных природных (ветровал, гибель деревьев) или антропогенных факторов (рубки ухода, очистка леса от порубочных остатков, сбор валежа). Именно вывал леса (табл. 2) оказывается наиболее важным предиктором наблюдаемой степени деструкции отпада ($w^+ \approx 0.61$), тип древесного субстрата ($w^+ = 0.51$) и район исследования ($w^+ = 0.38$) также важны, а эффект фактора “загрязнение” незначителен ($w^+ = 0.014$).

Следствием подавления генеративной активности грибов на участках леса в зоне аэротехногенных загрязнений является снижение конкурен-

ции за субстрат и уменьшение вероятности формирования многовидовых микоценозеек (рис. 5а, б). Наблюдаемые изменения конкурентной активности ксилотрофных грибов адекватно описываются двумя моделями (с суммарным “весом” 0.999) с двумя предикторами каждая (табл. 1). Первая модель ($ER_{1/2} = 4.2$) в отличие от второй учитывает неоднородность, связанную не только с различными субстратами, но и с особенностями источников (рис. 5в). Так, в консорциях березы в окрестностях КМК конкурентная активность выше, чем в окрестностях СУМЗ, а в консорциях сосны в районе КМК она выше, чем в районе ПКЗ (рис. 5в). Взвешенная по двум моделям оценка коэффициента при переменной “расстояние” предсказывает рост конкурентной активности в 3.7 (“безусловный” 95%-ный доверительный интервал 2.2–6.4) раза при удалении от источника загрязнения от 1 до 10 км.

Не обнаружено монотонной зависимости фитопатогенной активности от расстояния в пределах исследованных участков вблизи источников промышленного загрязнения (табл. 1, рис. 6а). Но на загрязненных участках (табл. 2) шансы развития фитопатогенных и факультативных сапротрофных видов в среднем в 7.2 (2.8–18.6) выше, чем на фоновых участках (рис. 6б), а на растущих деревьях березы или пихты выше в 2 (1.1–3.6) раза, чем на ели или сосне (рис. 6б). На стволах живых деревьев лесообразующих видов были обнаружены: *Armillaria borealis* Marxm. et Korhonen, *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill, *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilöt, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *P. hartigii* (Allesch. et Schnabl) Pat., *P. nigricans* (Fr.) P. Karst., *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Porodaedalea pini* (Brot.) Murrill.

Под воздействием аэрополлютантов рост многих паразитических грибов подавляется и базидиомы на стволах живых деревьев могут не развиваться. Однако изучение наличия скрытых стволовых и комлевых гнилей растущих деревьев лесообразующих видов в районах промышленного загрязнения позволило выявить умеренное снижение фауности древостоя – в 3.6 (1.2–11, экстремально широкий доверительный интервал) раза при удалении от источника загрязнения от 1 до 10 км (рис. 7, табл. 1). Наибольшая представленность фауных деревьев характерна для пихты в окрестностях СУМЗ (рис. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование лесных сообществ ксилотрофных базидиальных грибов, испытывающих воздействие промышленных аэрополлютантов, позволило количественно оценить изменения их ведущих ценотических параметров в зависимости

от расстояния от источника техногенного загрязнения с учетом особенностей видов – консортообразователей (древесных субстратов) и источников загрязнения. Показано, что при приближении к источнику аэрополлютантов существенно снижаются видовое богатство, генеративная и конкурентная активность базидиальных грибов, умеренно растет фауность древостоя. Выявлена несколько более высокая активность фитопатогенного компонента микобиоты на загрязненных участках по сравнению с таковой на фоновых. Обнаружен избыток субстратов со слабой степенью деструкции древесины на участках анемогенного вывала леса. Полученные результаты позволяют рекомендовать для использования в задачах биоиндикации и мониторинга состояния лесных фитоценозов следующие параметры ксиломикокомплексов (упорядочены по чувствительности и доступности для наблюдения): генеративную активность (“заселенность”/“незаселенность” субстрата), конкурентную активность, видовое богатство. Остальные параметры характеризуются либо трудоемкостью в процессе их получения (фауность), либо значительной неопределенностью их оценки: в большей степени отражают эффекты мешающих факторов (степень деструкции древесины), слабо реагируют на эффекты загрязнения (фитопатогенная активность). В качестве унифицированного и гибкого метода статистического анализа можно рекомендовать аппарат теории GLM, реализованный в большинстве современного коммерческого и некоммерческого программного обеспечения, и мультимодельный вывод как современную альтернативу проверки нулевой гипотезы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 02–04–96425, 10–04–01657).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арефьев С.П. Консортивная структура сообщества ксилотрофных грибов г. Тюмени // Микология и фитопатология. 1997. Т. 21. Вып. 5. С. 1–8.
- Арефьев С.П. Экологическая координация дереворазрушающих грибов (на примере консорций березы) // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 5. С. 1–14.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. С. 118–122.
- Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем: Матер. координац. исследований. М.; Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 9–25.

- Бондарцева М.А., Свищ Л.Г.* Изменение видового состава трутовых грибов в условиях антропогенного воздействия // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Петрозаводск: КарНЦ АН СССР, 1991. С. 9–11.
- Брындина Е.В.* Действие выбросов медеплавильного завода на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Сиб. экол. журн. 2000. № 6. С. 679–683.
- Бурова Л.Г.* Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Воробейчик Е.Л., Давыдова Ю.А., Кайгородова С.Ю., Мухачева С.В.* Исследование мелких млекопитающих Висимского заповедника: вклад в популяционную экотоксикологию? // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике: Матер. конф., посвященной 35-летию Висимского заповедника / Под ред. Марина Ю.Ф. Екатеринбург, 2–3 октября 2006. Екатеринбург, 2006. С. 108–129.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 279 с.
- Гордиенко П.В., Горленко М.В.* Антропогенное воздействие на развитие грибных болезней леса // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21. Вып. 4. С. 377–387.
- Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с.
- Жуков А.М.* Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.
- Крутов В.И.* Антропогенное воздействие на лесные сообщества и развитие микоценозов // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 172–195.
- Кшнясев И.А.* Информационные критерии и их приложения в анализе экологических данных // Уч. Зап. НТГСПА.: Естествов. науки / Отв. ред. Жуйкова Т.В. Нижний Тагил: НТГСПА, 2009. С. 157–166.
- Кшнясев И.А.* Анализ обилия организмов: мультимодельный вывод как альтернатива проверки нулевой гипотезы // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: Сб. матер. III Всерос. науч.-практ. конф. Ч. 1. Нижний Тагил, 2010. С. 348–353.
- Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 230 с.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В., Брындина Е.В. и др.* Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем: Матер. координац. Исследований. М.; Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 26–36.
- ОСТ 56–69–83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: Изд-во стандартов, 1983. 60 с.
- Ставишенко И.В.* Функциональная структура комплексов ксилотрофных грибов в заповедных лесных экосистемах Северного и Среднего Урала // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию начала работы проф. А.С. Бондарцева в Ботаническом ин-те им. В.Л. Комарова РАН. СПб., 2005. Т. 2. С. 210–213.
- Ставишенко И.В.* Мониторинг сообществ дереворазрушающих грибов природного парка “Кондинские озера” // Сиб. экол. журн. 2008. № 4. С. 645–654.
- Ставишенко И.В.* Состояние лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием промышленных аэрополлютантов // Экология. 2010. № 3. С. 397–400.
- Ставишенко И.В., Залесов С.В., Луганский Н.А. и др.* Состояние сообществ дереворазрушающих грибов в районе нефтегазодобычи // Экология. 2002. № 3. С. 175–184.
- Степанова Н.Т., Мухин В.А.* Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.
- Трубина М.Р.* Анализ состояния травянистой растительности в условиях хронического загрязнения кислыми газами: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1996. 24 с.
- Anderson D.R.* Model based inference in the life sciences. A primer on evidence. N.Y.: Springer, 2008. 184 p.
- Anderson D.R., Burnham K.P., White G.C.* AIC model selection in overdispersed capture-recapture data // Ecology. 1994. V. 75. № 6. P. 1780–1793.
- Bozdogan H.* Model selection and akaike’s information criterion (AIC): the general theory and its analytical extensions // Psychometrika. 1987. V. 52. № 3. P. 345–370.
- Burnham K.P., Anderson D.R.* Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretical approach. N.Y.: Springer-Verlag, 2002. 488 p.
- Donk M.A.* A conspectus of the families of Aphyllophorales // Persoonia. 1964. V. 3. Pt 2. P. 199–324.
- Ghosh S.K., Mukhopadhyay P., Lu J.C.* Bayesian analysis of zero-inflated regression models // J. Stat. Plan. Inference. 2006. № 136. P. 1360–1375.
- Grywacz A., Wazny J.* The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland // Forest Pathol. 1973. V. 3. № 3. P. 129–141.
- Hilborn R., Mangel M.* The ecological detective: confronting models with data. Princeton: Princeton Univ. Press, 1997. 294 p.
- Hurlbert S.H., Lombardi C.M.* Final collapse of the Neyman-Pearson decision theoretic framework and rise of the neoFisherian // Ann. Zool. Fennici. 2009. V. 46. № 5. P. 311–349.
- McCullagh P., Nelder J.A.* Generalized liner models. L.: Chapman & Hall., 1989. 511 p.
- O’Hara R.B.* How to make models add up – a primer on GLMMs // Ann. Zool. Fennici. 2009. V. 46. № 2. P. 124–137.
- Parfitt D., Hunt J., Rogers H.J., Boddy L.* Do all trees carry the seeds of their own destruction? PRS reveals numerous wood decay fungi latently present in sapwood of a wide range of angiosperm trees // Fungal Ecol. 2010. № 3. P. 338–346.
- Tyler G.* The impact of heavy metals pollution on forests: a case study of Gusum, Sweden // Ambio. 1984. V. 13. № 1. P. 18–24.

РЕАКЦИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ НА АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ: МУЛЬТИМОДЕЛЬНЫЙ ВЫВОД

© 2013 г. **И. В. Ставишенко, И. А. Кшнясев**

Институт экологии растений и животных УрО РАН,

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: stavishenko@bk.ru

Поступила в редакцию 01.12.2011 г.

Исследованы сообщества ксилотрофных базидиальных грибов южно-таежной подзоны Среднего Урала, испытывающие влияние точечных источников промышленных аэрополлютантов. Количественно оценены зависимости основных ценологических параметров ксиломикокомплексов от расстояния до источника техногенного загрязнения и особенностей древесных субстратов. Отмечено, что при приближении к источнику аэрополлютантов существенно снижаются видовое богатство, генеративная и конкурентная активность базидиальных грибов, умеренно растёт фаунистичность древесного сообщества. Показана более высокая активность фитопатогенного компонента на загрязнённых участках по сравнению с фоновыми. Анализ данных проведен с помощью унифицированного аппарата теории обобщённых линейных моделей. Для отбора оптимальных моделей использован состоятельный критерий Акаике.