



Russian Academy of Sciences
Research Council on Forest
Forest Phytopathology and Mycology Section
Forest Science Institute of RAS
Karelian Research Centre of RAS
Forest Research Institute

FUNGAL COMMUNITIES IN FOREST ECOSYSTEMS

Materials of Coordination Investigations

Volume 3

Moscow – Petrozavodsk
2012

Российская академия наук
Научный совет РАН по лесу
Секция лесной фитопатологии и микологии
Институт лесоведения РАН
Карельский научный центр
Институт леса

ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Материалы координационных исследований

Том 3

Москва – Петрозаводск
2012

УДК 582.28:581.526.42

ББК 28.591

Г 82

Ответственные редакторы:
Доктор биологических наук В. И. Крутов
Доктор биологических наук В. Г. Стороженко

Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. И. Крутова,
Г82 В. Г. Стороженко. Том 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный
центр РАН, 2012. 192 с.
ISBN 978-5-9274-0534-3

В монографии изложены теоретические и прикладные аспекты функционирования грибных сообществ лесных экосистем, эколого-биологические закономерности их формирования и строения. Рассмотрены общие и частные тенденции в распространении, региональные особенности видового разнообразия, структуры и встречаемости афиллофороидных (деревообразующих) и агарикоидных грибов в лесах различных формаций. Обсуждаются проблемы участия грибов в процессах формирования лесных биогеоценозов.

Монография может представлять интерес для лесных фитопатологов, микологов, лесоводов, экологов, специалистов лесного дела и студентов вузов лесобиологического профиля.

Fungal Communities in Forest Ecosystems / Eds. V. I. Krutov, V. G. Storozhenko.
Vol. 3. Moscow; Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS, 2012. 192 p.

The monograph relates the theoretical and applied aspects of functioning of fungal communities in forest ecosystems, the ecological and biological patterns of their formation and structure. General and specific distribution trends, region-specific characteristics of the species diversity, structure and occurrence of aphyllophoroid (wood decay) and agaricoid fungi in forests of different formations are considered. The role of fungi in processes of forest coenosis formation is discussed.

The book would be of interest to specialists in forest phytopathology, mycology, silviculture, ecology, forest management, and to forest biology students.

Авторы:

С. П. Арефьев, Д. К. Диярова, В. Б. Звягинцев, Л. Г. Исаева, В. М. Коткова,
В. И. Крутов, В. А. Мухин, И. Н. Павлов, Л. Г. Переведенцева, О. О. Предтеченская,
А. В. Руоколайнен, А. А. Сазонов, В. Г. Стороженко, Ю. Р. Химич, П. А. Чеботарёв,
В. В. Чеботарёва, Б. П. Чураков, Е. В. Шорохова

УДК 582.28:581.526.42

ББК 28.591

ISBN 978-5-9274-0534-3

© Институт лесоведения РАН, 2012
© Карельский научный центр РАН, 2012
© Институт леса КарНЦ РАН, 2012

Предисловие

Грибы выполняют в генезисе лесов различные функции в соответствии с разной пищевой специализацией, которая им присуща в генезисе лесных сообществ — от облигатного паразитизма до облигатного сапротрофизма. Такое устройство грибной биоты позволяет грибам заполнять все пространство биогеоценоза от верхних горизонтов древостоев до корневых систем и контактировать с растениями фитоценоза на всех этапах их онтогенеза и послезиженного состояния, т. е. от поражения живых растений до разложения отмершей биомассы.

В данном издании значительная часть работ посвящена дереворазрушающим грибам биотрофного и ксилотрофного комплексов, которые в современной трактовке признаются основной гетеротрофной составляющей биогеоценозов, определенной эволюционным развитием биосферы на ослабление и перевод в древесный отпад определенного количества деревьев фитоценоза и разложение отмершей древесной биомассы, и в то же время являются эндогенными «механизмами» формирования устойчивых структур лесных сообществ. Интересные результаты исследований особенностей видового состава, структур и функций грибов приведены в работах, посвященных микотрофным комплексам и макромицетам. Настоящая коллективная монография (том 3) выходит под тем же названием, что и предыдущие издания (Грибные сообщества..., 2000, 2004). В монографии представлены работы ряда ведущих специалистов в области лесной фитопатологии, микологии, ксилобиологии и лесоводства из разных регионов и научных центров России: д. б. н. В. Г. Стороженко (Институт лесоведения РАН, Москва); д. б. н., проф. В. А. Мухина с соавт. (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург; Уральский федеральный университет, Екатеринбург); д. б. н. С. П. Арефьева (Институт проблем освоения Севера СО РАН, Тюмень); д. б. н., проф. Б. П. Чуракова (Ульяновский государственный университет); д. б. н. И. Н. Павлова (Сибирский государственный технологический университет, Красноярск); д. б. н., проф. Л. Г. Переведенцевой (Пермский государственный университет); д. б. н. В. И. Крутова,

к. б. н. О. О. Предтеченской, к. б. н. А. В. Руоколайнен (Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск); к. б. н. В. М. Котковой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова, Санкт-Петербург); к. б. н. Л. Г. Исаевой, к. б. н. Ю. Р. Химич (Институт проблем промышленной экологии Кольского научного центра РАН, Апатиты); к. б. н. Е. В. Шороховой (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, Финский научно-исследовательский институт лесного хозяйства); В. В. Чеботарёвой, П. А. Чеботарёва (Теллермановское опытное лесничество Института лесоведения РАН, Воронежская обл.).

Работа к. б. н. В. Б. Звягинцева (Белорусский государственный технологический университет) и А. А. Сазонова (Республиканское унитарное предприятие «Белгослес») посвящена проблеме усыхания ясеня обыкновенного в Беларуси.

В. И. Крутов, В. Г. Стороженко

I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Дереворазрушающие грибы в формировании баланса накапливаемой и разлагаемой биомассы в лесных биогеоценозах

В. Г. Стороженко

Замкнутое пространство нашей планеты имеет только одну вводную величину, влияющую на всю ее биосферу – солнечную радиацию. Вся жизнь Земли внутри этого замкнутого пространства, включая атмосферу (вплоть до экзосферы), вынуждена была в ходе ее эволюции, не имея возможности выбросить отходы своей деятельности, организовывать собственное безотходное существование. Еще в XVIII веке М. В. Ломоносов (1748 г.) сформулировал этот принцип в виде общего закона сохранения массы и энергии – «что где отнимется, то и прибавится в другом». Вся биосфера Земли подчинена данному закону, особенно это касается замкнутых биосистем. Лесное сообщество как часть биосферы Земли входит в ее замкнутое пространство и в процессах своей жизнедеятельности подчиняется тем же законам химического и физического баланса, что и вся биосфера. Понятно, что именно балансом достигается условие выживания биосферы и именно поэтому в ее составе существуют организмы и консортивные взаимоотношения, выработанные в ходе эволюции, в задачу которых входит поддержание этого баланса и исправление последствий воздействия факторов разрушения устойчивых сбалансированных структур. В этом контексте термины «баланс» и «устойчивость», применяющиеся по отношению к лесным сообществам, можно признать синонимами.

Поддержание баланса в лесном биогеоценозе осуществляется организмами, способными разлагать накапливаемую автотрофами биомассу. В роли таких организмов выступают гетеротрофы, среди которых наиболее заметное место в деструкции биомассы отводится дереворазрушающим грибам биотрофного и особенно ксилотрофного

комплексов. Лесному сообществу в жестких природных условиях достичь идеального баланса процессов накопления и разложения биомассы практически невозможно из-за постоянного воздействия различных дестабилизирующих его структуры и консортивных взаимоотношения природных, преимущественно абиотических факторов. Но теория этого баланса обоснована и принята лесной наукой довольно давно. Понятия «климакс» или «полная выработанность», которые по сути дела и предполагают этот баланс по отношению к лесным сообществам, в теории фитоценологии имеют ясные очертания (Clements, 1936; Воропанов, 1949; Selleck, 1960; Казимиров, 1971; Сукачёв, 1972; Корчагин, 1976; Дыренков, 1984 и др.). В числовом выражении климаксовый биогеоценоз представляет собой разновозрастный лес, имеющий в составе древостоя постепенно убывающее число деревьев в возрастных поколениях от последнего к первому. Кривая, описывающая этот порядок, должна иметь форму волнистой линии с постепенно снижающимися максимумами значений числа деревьев в возрастных поколениях по мере увеличения возраста деревьев (Дыренков, 1984). Н. И. Казимиров образно сравнивает ее с «пилой». В объемном выражении климаксовый лес должен иметь в возрастных поколениях приблизительно равные или постепенно и незначительно повышающиеся объемы деревьев в возрастных поколениях, начиная с предпоследнего поколения. Некоторые авторы считают, однако, что кривая, описывающая объемные показатели деревьев в возрастных поколениях, должна иметь вид нормального распределения (Гусев, 1964). Наши многолетние исследования структур разновозрастных девственных лесов таежной зоны склоняют нас к убеждению, что более близка к истине первая версия, которой мы и придерживаемся.

Одной из составляющих упомянутого выше баланса является древесный отпад, а в его составе валёж. Теоретически в климаксовых лесах числовые и объемные показатели валежа в грациях по стадиям разложения должны иметь характеристики распределения, тенденциозно аналогичные с показателями распределения деревьев в возрастных поколениях. Однако в естественных природных условиях абсолютные значения этих величин всегда изменены, поскольку состояние климакса не может быть долговечным и динамика формирования возрастного состава древостоев разновозрастного леса всегда имеет прерывистый нерегулярный характер, что отражается и на показателях текущего древесного отпада в составе древостоев и валежа по стадиям разложения. Тем не менее, близкие к состоянию баланса показате-

тели вполне могут быть определены и описаны. При этом надо исходить из того, что в непрерывном процессе расходной части баланса накопления и деструкции биомассы в «выработанных» лесах эти показатели должны составлять всегда определенную часть, соизмеримую с другими показателями в каждом конкретном условиях произрастания биогеоценозов.

Краткая методика исследований

Исследования, связанные с накоплением и разложением биомассы лесных сообществ дереворазрушающими грибами, начаты нами в 80-х годах прошлого века. Базовыми для исследований приняты разновозрастные леса коренных формаций на просторах лесной зоны Русской равнины от лесостепей до лесотундры, во многих случаях девственные, эволюционного развития, без признаков воздействия разрушающих эндогенных факторов. Всего заложено около 500 пробных площадей с разной степенью детализации работ. На пробных площадях выполнялся цикл исследований, включающий лесоводственные описания биогеоценозов, определение состояния деревьев (Санитарные правила..., 1998), нумерацию деревьев, сплошное бурение для определения возрастов и присутствия гнилевых фаутов, картирование расположения деревьев и валежа, учет валежа по стадиям разложения по разработанной нами методике (Стороженко, 1990, 1992, 2007), анализ возобновительных структур, определение видов дереворазрушающих грибов (Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1986, 1998; Niemelä, 2005). Получаемый при этом набор данных позволяет определить возрастные структуры древостоев, сукцессионное положение и состояние сообщества, динамику накопления, количественные и качественные параметры древесного отпада, объемы стволовой древесины, состав и структуру грибного дереворазрушающего комплекса биотрофов и ксилотрофов. Перевод объемов стволовой древесины в фитомассу осуществлялся по конвексионным коэффициентам (Замолодчиков и др., 2003).

Результирующая часть

Ранее нами обоснован тезис о том, что в коренных разновозрастных лесах, развивающихся эволюционным путем, без заметного вмешательства эндогенных факторов разрушения их структур, процессы ослабления деревьев фитоценоза, отмирания их определенной части, перевода их в сухостой и валёж, накапливание определенных объемов

сухостоя и валежа, скорость разложения древесного опада и переход его в категорию верхних слоев почвы составляют единый, сбалансированный с процессами накопления биомассы автотрофами, механизм функционирования лесного сообщества (Стороженко, 2007, 2009). В графическом изображении этот тезис может быть представлен в следующем виде (рис. 1).

Дереворазрушающие грибы в этом механизме играют огромную, едва ли не основную роль. Являясь гетеротрофной структурой с составом грибов, обладающих различной пищевой специализацией, в социальном устройстве леса они выполняют две основные функции: функцию ослабления автотрофов через поражение различных органов, перевода определенного количества автотрофов из категории живых в категорию древесного опада и функцию утилизации отмершей биомассы через ее разложение с выделением CO_2 , H_2O и энергии (см. рис. 1). Консортивными взаимоотношениями между автотрофами и грибами, и грибами внутри микоценозов первая функция «дозировует» величины поражения древостоев, состав и соотношение возбудителей гнилей, способствующих отпаду автотрофов в необходимом количестве для движения сообщества в сукцессионном процессе на каждом его этапе. Упомянутое дозирование, как «механизм» регулировки структур фитоценозов, имеет количественные и качественные оценки, которые определены и описаны нами ранее (Стороженко, 2002, 2007 и др.).



Рис. 1. Схематическое изображение факторов и процессов, осуществляющих баланс вещества и энергии в коренных эволюционно формирующихся климаксовых лесных сообществах

Именно эта функция осуществляет регуляцию структур лесного сообщества на пути его сукцессионного движения к состоянию наибольшего баланса всех его консортов и консортивных взаимоотношений и

именно ее можно признать основной в деятельности грибов биотрофного комплекса. Консортивными отношениями с древесными автотрофами фитоценоза в коренных разновозрастных лесах деятельность грибов биотрофного комплекса определяется как закономерно обусловленная.

Проявления закономерностей их поведения на индивидуальном уровне не нуждаются в комментариях, всем известны, определяются индивидуальными особенностями иммунитета растения и трофотопическими приоритетами видов и групп грибов и выражаются в особенностях поражения отдельных деревьев. На уровне биогеоценотического, т. е. на уровне социального сообщества, закономерности определяются (кроме индивидуальной устойчивости отдельных растений) консортивными взаимоотношениями разных уровней и силы. В дальнейшем все выводы будут касаться коренных биогеоценозов еловых формаций. Коренные сосняки, как правило, подвержены пирогенным воздействиям, и обнаружить среди них эволюционно сформированные с ненарушенной структурой древостоев очень трудно. В общем виде основные закономерности функционирования грибов дереворазрушающего комплекса можно охарактеризовать следующим образом.

1. В коренных разновозрастных лесах общие уровни поражения древостоев грибами биотрофного комплекса имеют вполне определенные величины, зависящие от динамических показателей лесного сообщества. Зная структурные особенности фитоценозов таких лесов, их лесоводственные характеристики, легко предсказать количественные и качественные параметры сопутствующей им грибной биотрофной биоты. Величины этих показателей в соизмерении с зональным положением лесов, их динамическими характеристиками имеют некоторые колебания, но вполне сравнимы.

2. В устойчивых коренных лесах видовой состав грибов дереворазрушающего биотрофного комплекса сбалансирован по соотношению видов различной пищевой специализации. Общей для всех лесов климаксовых и близких к ним фаз динамики закономерностью качественных характеристик комплексов биотрофных дереворазрушающих грибов явилось **стремление к балансу возбудителей, вызывающих различные типы гнилевого поражения автотрофов (деструктивные и коррозионные гнили), т. е. к 1.** В количественном выражении в стадии климакса величины поражения древостоев грибами биотрофного комплекса составляют **в ельниках от 20 до 30 %, в сосняках – от**

10 до 20 % от числа деревьев. С продвижением в динамических показателях биогеоценозов в область демутации или дигрессии этот баланс нарушается в сторону преобладания количества деревьев, пораженных одним или несколькими видами грибов, вызывающих коррозионные или деструктивные гнили. При увеличении доли деревьев с коррозионными гнилями в фазах демутации видовой состав возбудителей, вызывающих эти гнили, как правило, состоит из одного или нескольких видов с преобладанием наиболее активных, а общие величины поражения древостоев составляют в ельниках от 15 до 20 %, в сосняках от 5 до 15 %. С углублением в фазу дигрессии возрастает не только количество деревьев с присутствием деструктивных гнилей, но и общий видовой состав различных биотрофных дереворазрушающих грибов, во многих случаях с преобладанием возбудителей, вызывающих деструктивные гнили, общие величины пораженности древостоев возрастают для ельников и сосняков от 30 до 45 %. Причем в первых возрастных поколениях эта величина может достигать 60–80 %. Таким образом, для сохранения баланса в позиции структурного строения лесного сообщества ему необходимо иметь состав грибов биотрофов и объемы поражения ими древостоев в означенных выше величинах (выделено жирным шрифтом).

3. В коренных разновозрастных лесах независимо от величины общего поражения древостоя **деревья, пораженные дереворазрушающими биотрофными грибами, относительно равномерно распределяются по площади сообщества**, что обуславливает равномерную смену поколений на всем его пространстве. Очагового поражения деревьев и активизации распространения какого-то одного вида биотрофа в таких лесах нет. Виды биотрофов, обладающих способностью к увеличению патогенности и агрессивности и, как результат, к очаговому распространению, не могут использовать эту способность и присутствуют в биогеоценозе как рядовые биотрофы, находясь в составе других дереворазрушителей биотрофного поля биогеоценоза.

4. В коренных разновозрастных лесах воздействие ослабляющих факторов (см. рис. 1), **выраженное в относительных величинах числа деревьев в категориях состояния, имеет определенные числовые характеристики, соответствующие условиям сбалансированного лесного сообщества.** Эти характеристики в древостоях различных зон растительности и коренных формаций имеют близкие показатели. В средних значениях они имеют следующие величины (табл. 1).

Таблица 1

Средние значения относительных величин числа деревьев в категориях состояния в коренных сбалансированных ельниках на Русской равнине

Категории состояния	Здоровые	Ослабленные	Сильно ослабленные	Усыхающие	Свежий сухостой	Старый сухостой	Среднее
Относительное число деревьев, %	54,0 ± 1,9	29,3 ± 1,8	7,9 ± 0,8	1,9 ± 0,3	0,6 ± 0,15	6,3 ± 0,9	1,8
Текущий древесный отпад				8,8			

Такая динамика ослабления деревьев характерна и для коренных лесов зон лесостепи, и лиственных лесов. Структуры и состояние коренных сосняков более разнообразны, но пирогенно не нарушенные сообщества также имеют похожее соотношение деревьев в категориях состояния.

Грибы биотрофного комплекса как фактор ослабления деревьев и причина формирования структуры валежа из состава текущего древесного отпада имеют решающее значение (табл. 2).

Таблица 2

Средние значения объемов валежа в коренных ельниках подзон тайги, м³га⁻¹

Подзоны тайги	Граница	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга
Объемы валежа	132 ± 22	134 ± 20	82 ± 12	46 ± 8

Примечание. Граница – переходная зона между северной частью зоны смешанных лесов и подзоной южной тайги.

Данные бурения деревьев текущего древесного отпада на выборке из 20 пробных площадей, заложенных в коренных ельниках тайги, показали, что при средней пораженности древостоев 20,7 % пораженность деревьев текущего отпада колеблется от 60 до 90 %. В большинстве своем это гнили комлевого расположения, являющиеся причиной буреломов.

5. В коренных разновозрастных древостоях с увеличением возраста деревьев от последнего поколения к первому участие дереворазрушающих грибов в ослаблении деревьев, формировании текущего древесного отпада и далее валежа все более возрастает. На рис. 2 показаны средние значения увеличения гнилевого поражения древостоев, вызванного дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Данные графика наглядно иллюстрируют огромное значение дереворазрушающих биотрофных грибов в ослаблении деревьев пер-

вых поколений, что приводит, во-первых, к их ослаблению и накоплению текущего древесного отпада и, во-вторых, к вывалам и образованию валежа. Пораженность ельников (ряд 1) в первых поколениях (от 8 к 1) несколько выше, чем сосняков (ряд 2).

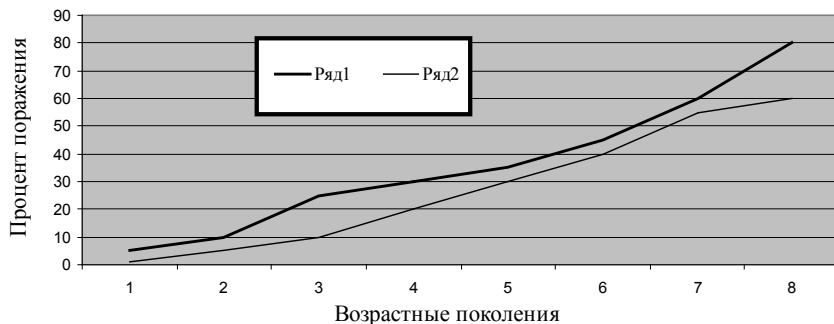


Рис. 2. Средние значения пораженности деревьев дереворазрушающими грибами в возрастных поколениях коренных сбалансированных сообществ

Величины гнилевого поражения увеличиваются не только в числовых показателях, но и в объемных. Так, если интерпретировать часть деревьев древостоя в пределах от 8 до 5 поколений как демутиационную, а часть деревьев в пределах от 4 до 1 поколения как дигрессивную, то объем гнилей увеличивается от 4 до 10 раз, что, конечно, сказывается на значительном снижении механических свойств древесины деревьев и образовании валежа.

6. В общем процессе баланса накопления и разложения биомассы «дозировка» разлагаемой биомассы древостоев фитоценоза, т. е. объемов валежа должна соответствовать динамическим структурным показателям древостоев с наиболее оптимальными значениями в фазе климакса. В табл. 2 представлены средние значения объемов валежа в коренных разновозрастных еловых биогеоценозах по подзонам тайги. Данные по соснякам очень разнообразны из-за почти постоянно присутствующего пирогенного воздействия, нарушающего эволюционную динамику формирования структур древесного отпада.

К изложенному выше можно добавить, что даже в биогеоценозах близких по структуре древостоев к климаксовым фазам динамики, при отсутствии дестабилизирующих эндогенных факторов, объемы структур валежа бывают значительно выше или ниже представленных в табл. до 1,5 раз. Объяснение этому факту заключается в том, что объемы валежа накапливаются за довольно продолжительный временной

период – до 50–60 лет. За этот период структуры древостоев трансформируются быстрее, чем разлагается валёж, который входит в 1–5 стадии, поэтому появляются несоответствия в балансах прихода и расхода древесного опада. В идеальном гипотетическом долготекущем климаксе объемы валежа по стадиям разложения должны быть одинаковыми. В естественных условиях идеального долготекущего климакса не бывает, тем более в структурах древесного опада, но в средних по фактическим величинам в стадиях разложения они приближаются к представленным в табл. 3.

Таблица 3

Средние значения объемов валежа по стадиям разложения в коренных ельниках подзон тайги

Подзона тайги	Объемы валежа по стадиям разложения, м ³ га ⁻¹					Средний объем валежа	Средняя стадия разложения
	1	2	3	4	5		
Граница	9,6 ± 2,1	28,6 ± 3,2	23,4 ± 3,5	42,6 ± 9,2	27,8 ± 3,7	132,0 (26,4)	3,4
Южная тайга	10,7 ± 2,2	37,3 ± 4,0	16,8 ± 3,3	23,3 ± 5,6	45,9 ± 10,5	134,0 (26,8)	4,0
Средняя тайга	12,0 ± 3,5	23,9 ± 4,1	16,4 ± 3,1	12,2 ± 2,8	17,8 ± 4,1	82,0 (16,4)	2,3
Северная тайга	1,1 ± 0,5	14,5 ± 2,5	14,8 ± 2,8	7,5 ± 3,1	8,4 ± 3,3	46,0 (9,2)	1,4

Примечание. В скобках – гипотетически равномерные объемы валежа в стадиях разложения при климаксе длительного периода времени.

Из приведенных данных видно, что наиболее равномерные объемы валежа присущи ельникам средней тайги. В ельниках границы и южной тайги в отдельных стадиях разложения объемы валежа почти в 2 раза больше, нежели гипотетические. Средние значения стадий разложения характеризуют динамику опада – чем они больше, тем древостой ближе или в фазе дигрессии, чем меньше, тем ближе или в фазе демутации.

7. Одним из основных процессов, участвующих в поддержании баланса биомассы и энергии в лесных сообществах, является процесс разложения древесного опада в определенных количествах за определенное время. Количественные параметры древесного опада мы привели выше. Временные параметры зависят от нескольких факторов и также в общем известны и датированы. Нами составлена первая шкала стадий

разложения, основанная на визуальной оценке состояния датированных по времени образования валёжных стволов (Стороженко, 1990, 2007 и др.), которая впоследствии верифицирована рядом авторов, с использованием методики по потере веса образцами (Шорохова, Шорохов, 1999 и др.). Совместная шкала приведена в нашей общей публикации в настоящем сборнике. В средних значениях в ельниках Центрально-лесного биосферного заповедника (северная часть границы смешанных лесов и подзоны южной тайги), по нашим данным (Стороженко, Шорохова, 2012), валёж должен терять ежегодно около $1,5 \text{ т га}^{-1}$ биомассы, с выделением $0,624 \text{ т га}^{-1}\text{CO}_2$, $0,863 \text{ т га}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ и $0,308 \text{ кДж т}^{-1} \cdot 10^6$. В пересчете на запас древостоя это составит $3,3 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. По средним значениям для ельников этого региона примерно такой объем стволовой биомассы должен прирастать ежегодно в климаксовых и близких к ним еловых разновозрастных устойчивых сообществах.

8. Фактические величины прироста и разложения биомассы в конкретных биогеоценозах можно рассматривать с использованием показателей текущего прироста и текущего разложения. Текущий прирост, как известно, — это показатель, на который изменяется запас древостоя за последний год (годовой прирост древесины), выраженный или в объемных единицах ($\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$), или в процентах к запасу древостоя. Термин «текущее разложение» вводится нами впервые и обозначает показатель, на который изменяется объем древесного отпада за единицу времени в процессе его разложения. Измеряется этот показатель, как и текущий прирост, в $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ или в процентах к запасу или фитомассе древостоя.

Несмотря на то, что дефиниции обоих определений схожи, исчисляются они по-разному. Измерение текущего прироста вполне понятно — годовой прирост стволовой древесины. Измерение текущего разложения исчисляется простым делением объема валежа, зафиксированного на площади биогеоценоза, на тот период времени, в течение которого он накапливался. Этот период определяется различным количеством лет для разных лесорастительных зон и пород деревьев (см. шкалу датировок процесса разложения валежа, Стороженко, Шорохова, 2012).

Показатель текущего разложения имеет неоднозначный смысл. Период разложения массы древесного отпада очень растянут во времени и в его течении накапливание валежа идет неравномерно, поэтому значение показателя рассматривается как среднее за длительный промежуток времени, что, конечно, снижает его точность. Тем не менее, пока мы используем этот показатель как общую характеристику балансовых соотношений накапливания и разложения биомассы в лесных

сообществах. Вообще же, текущее разложение можно измерять за любой промежуток времени, в течение которого накапливается определенный объем валежа.

В наших исследованиях мы не вычисляли текущий прирост коренных разновозрастных древостоев. В литературных источниках сведения о нем для лесов такого строения очень скудные. Таблицы хода роста, в которых приводятся величины текущих приростов насаждений, использовать для модальных лесов можно с большой оговоркой, так как они составлены для нормальных древостоев (Третьяков и др., 1952). Но, руководствуясь утверждениями некоторых авторов о том, что в высоких возрастах нормальные древостои по величине текущего прироста практически сравниваются с модальными лесами, мы наряду с другими используем и эти данные (Гортинский, Тарасов, 1969; Гусев, 1978). Для разновозрастных лесов более всего подошли данные И. И. Гусева (1978), для еловых древостоев севера Русской равнины исследования Г. Б. Гортинского и А. И. Тарасова (1969) – для подзоны южной тайги. С использованием этих данных составлена табл. 4.

Таблица 4

Показатели текущего прироста древостоев и текущего разложения валежа на пробных площадях для климаксовых древостоев по зонам растительности

Лесорастительная зона	Запас древесины, м ³ га ⁻¹	Текущий прирост,		V валежа 1–5 стадий разложения, м ³ га ⁻¹	Период разложения, лет	Текущее разложение,	
		м ³ га ⁻¹	%			м ³ га ⁻¹	%
Граница	448,0	9,8	2,2	138,0	45	3,1	2,2
Южная тайга	461,2	10,1	2,2	134,2	50	2,6	2,1
Средняя тайга	289,9	5,2	1,8	123,2	50	2,5	2,0
Северная тайга	138,1	2,2	1,6	45,5	60	0,9	1,6

Из данных табл. 4 видно, что относительные величины текущего древесного отпада и текущего разложения в годичном измерении практически совпадают в принятых для анализа биогеоценозах. В настоящем исследовании мы пока не можем рассчитать ошибки этих величин по причине малого количества объектов для анализа, но тенденции очевидны – в лесах климаксовых фаз динамики существуют консорты и консортивные связи, величины которых могут рассматриваться как характеристики, отражающие балансовые процессы в наиболее «выработанных», климаксовых, устойчивых лесных сообществах.

9. Рассмотренные выше позиции балансовых процессов в фактических величинах консортов в расходной части осуществляются комплексами грибов биотрофов и ксилотрофов. Видовой состав дереворазрушающих грибов для коренных биогеоценозов рассмотрен многими авторами и нами в их числе ранее и в настоящей статье не приводится. Однако можно акцентировать внимание читателя на том факте, что многие биотрофы при переходе пораженных ими деревьев из состава фитоценоза в структуру древесного опада еще долгое время способны участвовать в разложении уже отмершего организма. В составе ксилотрофного комплекса присутствует большая группа видов, проявляющих антагонистические свойства разной степени активности к патогенным видам биотрофов, в определенной степени осуществляющих контроль их распространения по площади лесных сообществ в микогоризонтах подстилочного, корневого, комлевого и стволового слоев микоценоза.

В целом, сбалансированный по видовому составу и пищевой специализации отдельных видов грибов микоценоз устойчивых коренных лесов, соответствует динамическим характеристикам биогеоценозов, имеет вполне определенную структуру и иерархическую подчиненность видов, осуществляя контроль текущего опада нужного количества деревьев из состава древостоя и поддерживая баланс накапливаемой и разлагаемой биомассы лесных сообществ.

Выводы

1. В коренных разновозрастных лесах, развивающихся эволюционным путем, без заметного вмешательства эндогенных факторов разрушения их структур, процессы ослабления деревьев фитоценоза, отмирания их определенной части, перевода их в сухостой и валёж, накопление определенных объемов сухостоя и валежа, скорость разложения древесного опада и переход его в категорию верхних слоев почвы составляют единый, сбалансированный с процессами накопления биомассы автотрофами механизм функционирования лесного сообщества.

2. Консортивными взаимоотношениями между автотрофами и грибами, и грибами внутри микоценозов первая функция «дозировает» величины поражения древостоев, состав и соотношение возбудителей гнилей, способствующих распаду автотрофов в необходимом количестве для движения сообщества в сукцессионном процессе на каждом его этапе.

3. В коренных разновозрастных лесах общие уровни поражения древостоев грибами биотрофного комплекса имеют вполне определенные величины, зависящие от динамических показателей лесного сообщества.

4. В устойчивых коренных лесах видовой состав грибов дереворазрушающего биотрофного комплекса сбалансирован по соотношению видов различной пищевой специализации.

5. В коренных разновозрастных лесах независимо от величины общего поражения древостоя деревья, пораженные дереворазрушающими биотрофными грибами, относительно равномерно распределяются по площади сообщества, что обуславливает равномерную смену поколений на всем его пространстве. Очагового поражения деревьев и активизации распространения какого-то одного вида биотрофа в таких лесах нет.

6. В коренных разновозрастных лесах воздействие ослабляющих факторов, выраженное в относительных величинах числа деревьев в категориях состояния, имеет определенные числовые характеристики, соответствующие условиям сбалансированного лесного сообщества.

7. В коренных разновозрастных древостоях с увеличением возраста деревьев от последнего поколения к первому участие дереворазрушающих грибов в ослаблении деревьев, формировании текущего древесного отпада и далее валежа все более возрастает.

8. В общем процессе баланса накопления и разложения биомассы формирование объемов валежа должно соответствовать динамическим структурным показателям древостоев с наиболее оптимальными значениями в фазе климакса.

9. Одним из основных процессов, участвующих в поддержании баланса биомассы и энергии в лесных сообществах, является процесс разложения древесного отпада в определенных количествах за определенное время.

10. В целом сбалансированный по видовому составу и пищевой специализации отдельных видов грибов микоценоз коренных лесов соответствует динамическим характеристикам биогеоценозов, имеет вполне определенную структуру, осуществляет контроль текущего отпада нужного количества деревьев из состава древостоя и поддерживает баланс накапливаемой и разлагаемой биомассы в лесных сообществах.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ 09-04-00216-а и Программы АН РАН «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1103 с.

Бондарцева М. А., Пармасто Э. К. Определитель грибов СССР. Афилофоровые. Л.: Наука, 1986. Вып. 1. 192 с.

Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Афилофоровые. СПб.: Наука, 1998. Вып. 2. 391 с.

Воропанов П. В. Естественная история ельников Севера и их внутренняя структура // Сб. трудов Поволжского лесотехнического ин-та. Йошкар-Ола, 1949. № 46. С. 3–38.

Гортинский Г. Б., Тарасов А. И. О географической сопряжённости годичного прироста еловых древостоев в подзоне южной тайги // Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. Л., 1969. С. 40–50.

Гусев И. И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 76 с.

Гусев И. И. Продуктивность ельников Севера. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1978. 230 с.

Дыренков С. А. Структура и динамика таёжных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 2003. Вып. 2(32). С. 119–127.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 139 с.

Корчагин А. А. Строение растительных сообществ. М.; Л.: Наука, 1976. Т. 5. 283 с.

Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т. 1. 559 с.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М., 1998. 25 с.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Тип. ВНИИЛМ, 2002. 156 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины // Продукционный процесс и структура биогеоценозов: теория и эксперимент. М.: КМК, 2009. С. 265–286.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Изд-во «Гриф и К», 2007. 190 с.

Стороженко В. Г., Шорохова Е. В. Биогеоценологические и ксилитические параметры устойчивых таёжных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2012. (в печати).

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьёв В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.

Сукачёв В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.

Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. Т. 2. С. 255–282.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // *Ecol.* 1936. Vol. 21, N 1. 462 p.

Niemelä T. Käävät. Puiden sienet. Helsinki, 2005. 320 p.

Selleck G. H. The climax concept // *Botan. Rev.* 1960. Vol. 26, N 4. P. 535–546.

Биогеоэценогическис и ксилолитическис параметрис устойчивых таежных ельничков

В. Г. Стороженко, Е. В. Шорохова

Проблемис устойчивос лесов многообразис, и в научной литературе могут освещаться с разных позиций — биогеоэценогическис, социальних, хозяйственних. В каждой из этих позиций присутствует свой подход в трактовке самого понятия «устойчивос». От того, какая из перечисленных позиций рассматривается, зависит содержание понятия. К сожалению, очень часто даже в научных диспутах на тему об устойчивос лесов их участники не могут прийти к согласованным решениям по трактовке этого термина именно потому, что не делают различий в существующих вариациях понятия «устойчивос лесного сообществ». В свою очередь, это является причиной многих ошибок в теоретическис, а в некоторых случаях и практическис решениях. Рассмотрим в коротком изложении наши представления о содержании этого понятия с перечисленных позиций.

Позиция хозяйственная. Основная цель хозяйственнго использования лесов — получение деловой древесины разного назначения. Для этого в процессе жизни одного поколения леса до рубки главног пользования проводятся хозяйственнис мероприятия, направленные на обеспечение высокис деловых качеств древостоев — различные виды рубок ухода, начиная с осветлений, прореживаний и кончая проходными и санитарными рубками. На общис закономерности эволюционнго развития лесов обращается мало внимания. Например, по утверждению А. А. Рожкова (2003), основным критерием устойчивос является возраст древостоев, при этом «молоднякис и жерднякис — это возрастной период с неопределенной устойчивосью», т. е. в течение жизни одного древостоя культур выделяются различные периоды устойчивос, и они связываются с состоянием и производительностью леса. Такой подход широко распространен среди лесных специалистов. Всякое присутствие в древостоях грибных возбудителей болезней, равно как и энтомовредителей, с хозяйственних позиций признается крайне нежелательным. При этом любые другие структу-

ры, консорты, вообще организмы биогеоценоза, хоть в малейшей степени препятствующие формированию деловых качеств леса, признаются для него вредными, и с ними ведется борьба. Устойчивость в этом случае понимается как наивысшая производительность и максимально здоровое состояние леса от молодого возраста до возраста главной рубки. Налицо типичный антропоцентрический подход к содержанию понятия «устойчивость».

Позиция социальная предполагает подход к понятию устойчивости лесов как к структуре, обеспечивающей санитарно-гигиенические, рекреационные, эстетические запросы населения. В большинстве случаев основными критериями лесов такого назначения является достижение максимальной долговечности в условиях рекреационных и техногенных воздействий, в основном с применением искусственных посадок, создания лесопарков и т. д. При этом далеко не всегда обеспечение этих запросов связывается с оптимальными для функционирования лесных биогеоценозов структурными характеристиками. В большинстве случаев эта позиция также имеет явное антропоцентрическое наполнение. В некоторых случаях эта позиция приближается к биогеоценотической.

Позиция биогеоценотическая связывается с экосистемными принципами формирования структур лесов при их естественном развитии, которые в свою очередь опираются на естественное эволюционно запрограммированное стремление лесных сообществ к постоянному совершенствованию консортивных связей между организмами и выработке наиболее устойчивых структур ценозов и в целом биогеоценозов. При этом в естественном развитии формируются не только оптимальные структуры автотрофов фитоценоза, но и гетеротрофов, составляющих микоценозы и зооценозы, которые необходимы для воспитания качества устойчивости леса. Эти положения сформулированы в теории климакса (Clements, 1936; Сукачѐв, 1972; Дыренков, 1984; Стороженко, 2007 и др.) и признаны научным сообществом. Доказано, что в наибольшей степени качеством устойчивости обладают леса климаксовых фаз динамики. Определены критерии и разработана шкала устойчивости лесов (Стороженко, 2007). Более всего эта позиция применима к лесам экосистемного, природоохранного, защитного назначения, но вполне приемлема и в лесах социального назначения. Она входит в непримиримые противоречия с позицией хозяйственной в изложенной выше трактовке.

В устойчивых коренных, тем более девственных лесных сообществах, процессы формирования и деструкции ценологических структур

сбалансированы и имеют вполне определенные показатели (Стороженко, 2007). Лесной биогеоценоз, как социальное сообщество, выработал эндогенные механизмы управления формированием собственных структур, в том числе и структур древесного опада. Эти механизмы зависят и связаны только с собственными эволюционными динамическими сукцессионными процессами развития самого лесного сообщества. Они представлены внутренними консортивными связями, которые можно рассматривать как «нервную систему» лесного биогеоценоза, чутко реагирующую на любые внешние воздействия, приводящие к сбоям эволюционного развития сообщества. Внешние воздействия чужды эндогенным процессам, протекающим в биогеоценозе. Они нарушают эволюционную сукцессионную динамику развития, и лесное сообщество с помощью этих механизмов «исправляет» последствия таких воздействий.

Основными внутренними эндогенными механизмами формирования структур лесных сообществ в ювенильный период их развития, как известно, являются конкурентные отношения в сфере корневого и светового питания между автотрофами на протяжении всей их жизни. Такие отношения являются особенно напряженными для молодого поколения сообщества, в котором происходит резкое сокращение количества подроста. Эта напряженность постепенно снижается по мере, в прямом смысле, «отвоевывания» ими «места под солнцем». В этот период в процессах ослабления деревьев и образования древесного опада существенное значение могут иметь некоторые представители зооценоза и определенных групп грибов микоценоза, в основном из отдела *Ascomycota*, вызывающих отмирание по большей части органов ассимиляционного аппарата или некрозно-раковые болезни. Однако основные виды биотрофов, способные вызывать отмирание взрослых деревьев, в этом возрасте не играют существенной роли. В дальнейшем по мере ослабления корневой и световой конкуренции в процессах формирования структур эволюционно развивающихся коренных устойчивых лесных биогеоценозов активное участие начинают принимать грибы именно этой группы.

В условиях всевозрастающих антропогенных нагрузок и антропогенной трансформации природных комплексов, в том числе лесных экосистем, в более простые по структуре леса, возникает насущная необходимость в исследованиях структурных параметров коренных естественных, эволюционно сформированных биогеоценозов, как эталонов устойчивых лесных сообществ.

Наиболее важными характеристиками динамического положения устойчивого лесного сообщества являются его возрастная структура и состояние, которое определяется по визуальной оценке состояния кроны деревьев в баллах, выраженных в процентах от стопроцентного количественного и качественного облиствения (охвоения) кроны деревьев (Санитарные правила..., 1992). Кроме того, соотношение деревьев в баллах от здоровых (1) до старого сухостоя (6), также выраженное в процентах, позволяет судить о динамике процессов накопления текущего древесного отпада в каждом конкретном биогеоценозе.

Процессы разложения древесного отпада в естественных условиях функционирования лесных экосистем входят в число наиболее важных звеньев общей цепи круговорота вещества и энергии биосферы. Процессы разложения валежа вошли в сферу внимания лесоводов, фитопатологов и микологов еще в начале прошлого века. Вместе с тем до настоящего времени место древесного отпада в структуре растительного сообщества не определено. Ни в одной из известных систем строения биогеоценоза древесный отпад не находит себе места. По ряду четко выраженных признаков морфологического, экологического и функционального строения мы относим его к структуре ценотического уровня в ряду других ценотических структур лесного биогеоценоза (Стороженко, 2007).

В России первые исследования в этом направлении проведены П. Ф. Еленевым (1923), позднее многими авторами, среди которых можно назвать С. И. Ванина (1931), В. Я. Частухина (1948), Н. Т. Картавина и Б. П. Колесникова (1962), И. М. Вересову (1968), В. А. Мухина (1990), Е. В. Скворцову и др. (1983), В. А. Соловьёва (1992, 2002), О. N. Krankina, M. E. Harmon (1995), M. Yatskov et al. (2003), Е. В. Шорохову и А. А. Шорохова (1999), Е. В. Шорохову, М. И. Гирфанова (2004), Е. В. Шорохову (2005), В. Г. Стороженко и др. (1992), В. Г. Стороженко (1990, 2000, 2001, 2009 и др.). Динамика разложения древесного отпада в естественных условиях природного экотопа тесно связана с рядом условий, определяющих длительность этого разложения. К числу таких условий относятся, например, размер стволов древесного отпада и отношение их к определенной группе пород по плотности древесины, положение их относительно земли, что во многом определяет температурный и влажностный режимы процесса разложения, зона растительности, характеристики древостоя, особенности экотопа и др. (Шорохова и др., 2009).

В настоящем сообщении мы рассмотрим ряд параметров устойчивых коренных ельников в позициях некоторых звеньев цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах: структур фитоценозов,

характеристик накопления ими биомассы, формирования текущего древесного отпада с участием грибов биотрофного комплекса и разложения валежа грибами ксилотрофного комплекса с выделением продуктов ксилолиза.

Методика исследований

Параметры устойчивых ельников рассмотрены на примере различных по динамическому состоянию коренных девственных разновозрастных лесов Центрально-лесного природного биосферного государственного заповедника (ЦЛПБГЗ), расположенного на границе зоны смешанных лесов (северной ее части) и подзоны южной тайги в Тверской области. Пробные площади закладывали в высокобонитетных древостоях в основном кисличных, кислично-черничных и кислично-неморальных типах леса, не испытывавших воздействия никаких абиотических и биотических факторов, дестабилизирующих их структуры. На пробных площадях проводили цикл работ, включающий таксационные описания лесных сообществ, нумерацию деревьев, начиная с диаметра 6 см, определение их состояния по шкале «Санитарных правил в лесах России» (1992), сплошное бурение стволов у шейки корня для определения возраста и гнилевых фаутов деревьев, вызванных дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, картирование расположения деревьев и стволов валежа, пересчет валежа по стадиям разложения по разработанной нами шкале датировок процесса разложения древесного отпада, учет грибов биотрофного комплекса, осуществляющих это разложение. Для настоящей работы из общей базы пробных площадей отобрано 20 наиболее характерных участков. Более частные методики приводятся в процессе изложения материала.

Результаты и их обсуждение

Понятием «текущий древесный отпад» в лесозащите и лесной фитопатологии определяется та часть древесного полога биогеоценоза, которая в результате отмирания некоторой части деревьев выходит из состава автотрофного комплекса биогеоценоза, т. е. его продуцентов. Основным качественным признаком перехода деревьев из категории продуцентов в категорию древесного отпада служит прекращение в них фотосинтезирующих и метаболических процессов. В этом качестве древесный отпад в трофических цепях лесного сообщества переходит в сферу деятельности консументов и далее редуцентов,

т. е. становится субстратной основой гетеротрофного комплекса лесного биогеоценоза.

Древесный отпад по качественным характеристикам подразделяется на свежий и старый. В табл. 1 приведены характеристики отнесения текущего древесного отпада к определенной категории, изложенные в «Санитарных правилах в лесах Российской Федерации» (1992), в некоторых других источниках, а также наши данные. К текущему древесному отпаду мы относим и деревья категории усыхающих. Основанием этому служит тот факт, что деревья этой категории не могут перейти в более высокие категории и обречены, как правило, в течение ближайших лет перейти в категорию свежего сухостоя.

Таблица 1

Признаки отнесения деревьев текущего древесного отпада к определенной категории состояния

Категория состояния	Признаки отнесения
Усыхающие	Изреженность крон и дефолиация более 80 %, хвоя (или листва) желтого или желто-зеленого цвета. Прирост текущего года отсутствует или едва заметен. Возможно заселение стволовыми вредителями – короедами, усачами, златками. В том случае, если дерево имело поражение дереворазрушающими грибами в более высоких категориях, на стволе могут присутствовать плодовые тела трутовиков или видов грибов из рода <i>Armillaria</i>
Свежий сухостой	Остатки хвои (или листвы) желтого или бурого цвета или она отсутствует полностью. Ветки последнего порядка сохранены, кора или сохранена или частично опала в результате деятельности стволовых вредителей и птиц. Как правило, заселено и активно обрабатывается стволовыми вредителями – усачами, короедами, златками, древесинником и др. Входные и вылетные отверстия этих вредителей. В том случае, если дерево имело поражение дереворазрушающими грибами в более высоких категориях, на стволе могут присутствовать плодовые тела трутовиков биотрофного комплекса или видов грибов из рода <i>Armillaria</i> . Начало этапа активного заселения древесиной деревоокрашивающими грибами и грибами ксилотрофного комплекса. Первые 1–3 года после начала усыхания
Старый сухостой	Хвоя отсутствует. Ветки последнего порядка, как правило, не сохранились, и по мере старения деревьев сухостоя не сохраняются ветви последующих порядков. Кора осыпалась полностью или сохранилась небольшими фрагментами. Стволовые вредители вылетели. Появление плодовых тел грибов, характерных для сапротрофного комплекса породы дерева. Более 2–3 лет после начала усыхания

В составе древостоя деревья текущего отпада могут находиться до 10–15 лет, в редких случаях, которые характерны для условий северной тайги, особенно в местообитаниях с незначительным почвенным увлажнением — до 20 лет. За этот период по отдельным фрагментам ствола они могут проходить до двух стадий разложения древесины.

Валежом мы называем ту часть деревьев древесного отпада, которая вышла из состава древостоя и находится в горизонтальном положении на площади лесного биогеоценоза. К нему же относятся и зависшие на соседних деревьях стволы. Необходимым условием перехода деревьев из состава автотрофов в состав валежа, как мы упоминали выше, и для текущего древесного отпада, является прекращение в этих деревьях метаболических процессов. Валеж подразделяется на ветровал, когда в результате ветровых и других воздействий деревья выворачиваются из земли вместе с корневой системой, и бурелом, когда деревья под воздействием различных причин обламываются на разной высоте, оставляя пни разной высоты.

Валёж подразделяется на свежий и старый. В категорию свежего валежа входят деревья фитоценоза любых категорий состояния, перешедшие в валёж в текущем году, за исключением деревьев текущего древесного отпада из категорий старого сухостоя. Деревья старого сухостоя в этом случае будут относиться к категории старого валежа, даже если они перешли в него в текущем году. В табл. 2 приведены признаки отнесения валежа к обозначенным категориям.

Таблица 2

Признаки отнесения валежа к определенной категории состояния

Категория состояния валежа	Признаки отнесения валежа к определенной категории состояния
Свежий	Стволы деревьев фитоценоза любых категорий, кроме старого сухостоя, перешедшие из состава древостоя в категорию валежа в текущем году, находящиеся в горизонтальном или зависшем положении, заселенные или не заселенные стволовыми вредителями, без поселения сапротрофных грибов
Старый	Стволы деревьев старого сухостоя из состава текущего древесного отпада фитоценоза, перешедшие в категорию валежа в текущем году, а также стволы валежа прошлых лет, обработанные стволовыми вредителями, заселенные грибами сапротрофного комплекса и отвечающие условиям отнесения их к валежу, начиная со 2-й стадии разложения

Стволы ветровала и бурелома могут относиться как к свежему, так и старому валежу. Как составляющая общего древесного отпада, валёж имеет в лесном биогеоценозе свое обособленное положение и структурные

характеристики. В коренных лесах естественного происхождения, тем более эволюционного развития, девственных, валёж представляет собой важную консорцию, подчиненную в системе консортивных взаимоотношений биогеоценоза общим закономерностям функционирования лесного сообщества, которые диктуют этой структуре также закономерно выстраивать свои собственные структуры.

Первая шкала датировки разложения валежа по визуальным признакам ели для южной тайги, разработанная в 1990 году, послужила отправным ориентиром для исследований в лесах других зон растительности и формаций (Стороженко, 1990). Позднее она много раз проверена и верифицирована исследованиями других авторов, изучавшими процесс разложения по потере веса образцами разложенной древесины, взятыми в естественных условиях. Шкала опубликована в нескольких изданиях, но мы полагаем, что для полноты обсуждений проблемы древесного отпада не будет лишним привести ее в несколько расширенном варианте, добавив сведения по потере веса разложенной в разной степени древесины по данным Е. В. Шороховой и по датировкам разложения валежа в северной тайге. Понятно, что переходы из подзоны в подзону в таежной зоне весьма условны, поэтому мы приводим средние показатели для южной и северной тайги. Шкалу можно использовать для стволов крупнее 20 см в диаметре (табл. 3).

Можно выделить и 6-ю стадию разложения, когда происходит полный переход древесины в категорию верхних слоев почвы, но контуры бывшего ствола еще можно различить по незначительным микровыщелачиваниям. Такие остатки можно датировать периодом в южной тайге до 60–65 лет, в северной тайге до 70 лет. Для условий ЦЛБГЗ датировку следует сократить от показаний для южной тайги примерно на 3–5 лет, начиная со 2-й стадии.

Для расчета продуктов ксилолиза величины объемов валежа по стадиям разложения пересчитаны в массу с использованием средней плотности древесины по классам разложения (Шорохова, Шорохов, 1999). Для упрощения расчет проводили только по ели. Далее полученные величины умножали на средний процент потери массы, соответствующий каждому классу разложения по экспоненциальной модели (Шорохова и др., 2009). Приняв такие величины за базовые для климаксовых сбалансированных ельников, возможно рассчитать объемы выделяемых при разложении валежа продуктов ксилолиза – CO_2 , H_2O и Q (энергии).

**Шкала стадий разложения крупного древесного отпада
ели и сосны в коренных лесах таежной зоны**

Стадия разложения	Признаки разложения	Датировка стадий разложения, лет		Стадия ксилолиза-% потери веса древесиной
		Южная тайга	Северная тайга	
1	Форма стволов, пней бурелома и кора сохранились. Мхов, растений напочвенного покрова, подрост и плодовых тел дереворазрушающих грибов нет. Ветви всех порядков сохранились, иногда зеленая или бурая хвоя. Изменение окраски древесины фрагментами (1 стадия гнили). Стволовые вредители присутствуют или вылетели	1–3	1–5	Начальная – 0
2	Форма стволов и пней сохранилась, кора опала частично или полностью, моховое покрытие неполное. Плодовые тела дереворазрушающих грибов. Сохранились ветви 1–2 порядков. Гниль древесины от 1 до 3 стадии разложения. Вершина ствола до диаметра 8–10 см разложена полностью	5–20	5–25	Максимальная –12
3	Форма стволов и пней частично изменена из-за полного обрастания стволов мхами. Появление и развитие растений напочвенного покрова, иногда подрост до 5 лет. Плодовые тела дереворазрушающих грибов встречаются редко. Могут сохраняться ветви 1 порядка. Древесина разложена до 3 стадии	25–30	30–35	Затухающая –31
4	Форма стволов и пней сохранилась частично. Полное обрастание мхами и растениями напочвенного покрова, подрост и подлесочные породы до 20 лет. Плодовые тела дереворазрушающих грибов отсутствуют, ветвей нет. Древесина разложена до 3–4 стадии и представляет собой бурую, преимущественно деструктивную гниль	35–40	40–45	Конечная – 53
5	Форма стволов и пней утеряна, угадывается по микроповышениям по контуру ствола, возвышающегося до 1/3 его высоты. Подрост и подлесочные породы до 30 лет. Гумификация продуктов разложения древесины	45–50	50–60	Гумификация –79

Расчеты проводили по формуле ксилолиза, предложенной В. А. Соловьёвым (1992): $C_{4,15}H_{6,20}O_{2,75} + 4,32O_2 \rightarrow 4,15CO_2 + 3,60H_2O + 19,89 \text{ кДж/г}$. В преобразованном варианте формула имеет вид: 100 частей (древесины) + 138,4 (O_2) = 182,6 (CO_2) + 55,8 (H_2O) + 19,89 кДж/г.

Процесс закладки пробных площадей включает в себя значительный элемент субъективности, а относительно небольшие площади

проб – обычно от 0,3 до 0,6 га – некоторую долю случайности в определении динамических и других показателей биогеоценозов. Если объединить все экспериментальные данные, полученные на пробных площадях, входящих в один типологический ряд, в один массив, можно получить усредненные данные по характеристикам биогеоценозов определенного типологического ряда. В нашем случае суммарная площадь составила 8,5 га.

Характеристика древостоя и возрастного ряда устойчивого ельника

Прежде всего необходимо представить себе, как выглядит возрастной ряд устойчивого разновозрастного биогеоценоза с усредненными характеристиками древостоя (табл. 4). Эти характеристики можно считать базовыми для расчетов других величин – запасов древостоев в $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$, фитомассы в т га^{-1} с последующим расчетом объемов CO_2 , H_2O и энергии, состояния древостоев фитоценоза, объемов текущего древесного отпада и валежа по стадиям разложения и их характеристик.

Таблица 4

Средние значения таксационных показателей

Состав древостоя	Тип леса	Возраст, лет	Бонитет	Полнота	Подлесок	Под-рост, тыс. шт. га^{-1}	Напочвенный покров	Древесный отпад, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$	
								Текущий	Валёж
8Е2Б+Лп	Кис.-черн.	148	1	0,75	Рб, Лп, Кл	Е ~ 3	Кис., черн., пап., ртр.	$7,6 \pm 0,5$	$132 \pm 26,8$

Примечание. Кис. – кислица; черн. – черника; пап. – папоротники; ртр. – разнотравье.

Проведя анализ возрастных структур древостоев на всех 20 пробных площадях, мы убедились в том, что каждый биогеоценоз имеет определенные, отличные от других динамические характеристики – от деградационных до климаксовых и дигрессивных. Даже два соседних по площади участка леса имеют различия в динамике развития и различные структуры возрастных поколений. Это также отражено в наших прошлых публикациях (Стороженко, 2002, 2007 и др.). Усредненные возрастные характеристики древостоя представлены в табл. 5.

Распределение деревьев по возрастным поколениям

Запас древостоя, м ³ га ⁻¹	Объем деревьев по возрастным поколениям, % от общего м ³ га ⁻¹						
	До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280
430	<u>0,2</u> 0,86	<u>3,8</u> 16,3	<u>20,1</u> 86,4	<u>23,0</u> 98,9	<u>20,3</u> 87,3	<u>18,5</u> 79,6	<u>14,1</u> 60,6

Представленные в табл. 5 усредненные данные характерны для устойчивых разновозрастных биогеоценозов девственных ельников этого региона. Сравнение этих данных, выраженных в относительных величинах, с аналогичными усредненными параметрами для ельников других подзон тайги при близких величинах площадей участков показало почти аналогичные процентные соотношения в возрастных поколениях (Стороженко, 2007). Объемные соотношения в абсолютных величинах по возрастным поколениям, естественно, будут отличаться. Для большей наглядности приводим графическое изображение полученных данных (рис. 1).

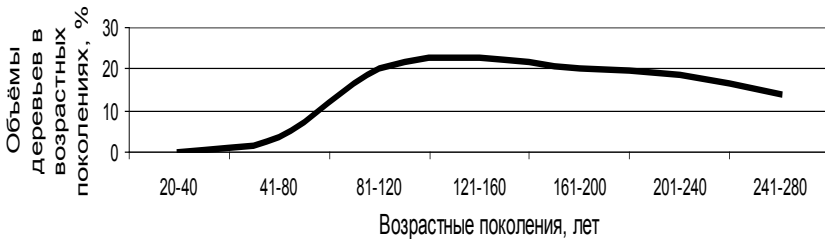


Рис. 1. Распределение деревьев по возрастным поколениям

Допускаем, что для массива ельников большей площади, особенно в средне- и северотаежных ельниках эта кривая может быть более приближенной к обратно-экспоненциальной (Дыренков, 1984).

Показатели состояния и объемов текущего древесного отпада устойчивого ельника

Усредненные характеристики состояния, в том числе и показателей текущего древесного отпада устойчивого климаксового или близкого к нему коренного биогеоценоза представлены в табл. 6.

Таблица 6

Усредненное распределение деревьев по категориям состояния

	Здоровые 1	Ослабленные 2	Сильно ослабленные 3	Усыхаю- щие 4	Свежий сухостой 5	Старый сухостой 6	Средний балл
Доля, %	58,6 ± 1,8	27,5 ± 1,9	6,3 ± 0,5	1,9 ± 0,3	0,4 ± 0,1	5,3 ± 0,9	1,7 ± 0,3
Текущий древесный отпад				7,6 ± 0,5			

Примечание. Выделены показатели текущего древесного отпада.

Показатель среднего значения состояния ельника (средний балл состояния) характеризует древостой как вполне здоровый. Соотношение деревьев различных категорий состояния отражает довольно активную динамику ослабления и перехода определенного количества деревьев в текущий древесный отпад. Можно допустить, что такая динамика ослабления и накопления текущего древесного отпада согласуется по временным параметрам с общей динамикой процессов накопления и разложения биомассы в коренных устойчивых еловых сообществах.

Валёж в устойчивом ельнике

Факторами отпада и образования валежа, как и текущего древесного отпада, в коренных разновозрастных древостоях являются естественное изреживание в результате отмирания деревьев, относящихся к различным возрастным поколениям, конкурентные отношения, осложняющиеся колебаниями гидрометеороусловий, поражение грибными возбудителями, вызывающими гнили стволов и корней. По нашим данным, более 85 % деревьев валежа и бурелома в таких лесах имеют гнили стволов и корней, которые в большинстве случаев являются причинами их усыхания и вывала. В табл. 7 приводятся усредненные для коренных устойчивых ельников значения запасов древостоев и валежа и их статистики.

Таблица 7

Запасы валежа

Объект	Средний объем валежа, м ³ га ⁻¹	% объема валежа от запаса древостоя
8Е2Б+Лп	132 ± 26,8	30,6

Очевидно, что в конкретных коренных устойчивых биогеоценозах объемы валежа могут значительно отличаться от приведенных выше (Стороженко, 1990, 2002, 2004, 2007; Стороженко и др., 1992). По нашим данным, в конечных стадиях дигрессии они могут достигать более $200 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Аналогичные расчеты для коренных ельников других подзон тайги показали величины, близкие к представленным в табл. 6. Этот факт можно рассматривать как показатель близких по динамике процессов накопления древесного отпада в коренных, не затронутых никакими факторами дестабилизации структур биогеоценозов, устойчивых лесных сообществах. В то же время его можно отнести к показателям, характеризующим балансовые процессы накопления и разложения биомассы в устойчивых коренных биогеоценозах тайги.

Разложение древесного отпада в естественных условиях

Применяя вышеописанную шкалу стадий разложения, можно получить усредненные значения объемов валежа по стадиям разложения (табл. 8). Анализируя полученные величины, можно отметить значительное увеличение объемов древесного отпада в четвертой стадии разложения, в то время как в остальных стадиях (кроме первой) эти величины относительно сравнимы.

Таблица 8

Объемы валежа по стадиям разложения

Общий объем валежа, $\text{м}^3 \text{ га}^{-1}$	В том числе по стадиям разложения					Средняя стадия разложения
	1	2	3	4	5	
132,0	$9,6 \pm 2,1$	$28,6 \pm 3,2$	$23,4 \pm 3,5$	$42,6 \pm 9,2$	$27,8 \pm 3,7$	3,4

По логике развития коренного устойчивого биогеоценоза, находящегося в фазе климакса, процессы накопления и разложения его биомассы должны быть сбалансированы по количественным объемным показателям, в том числе и по показателям объемов отпада, который должен постоянно присутствовать в биогеоценозе в количестве, равном в среднем $132 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Этот объем валежа является суммарной величиной, включающей объемы валежа, относящегося к каждой стадии разложения.

Таким образом, произведя перерасчет объемов древесины в массу, можно определить усредненную массу продуктов ксилолиза,

постоянно выделяющуюся при разложении наземной части валежа в коренном устойчивом климаксовом ельнике (табл. 9).

Таблица 9

Усредненные значения массы продуктов ксилолиза валежа ели

Суммарная постоянная масса валежа (132 м ³ или 32,3 т га ⁻¹)		Масса продуктов ксилолиза валежа		
		CO ₂ , т га ⁻¹ год ⁻¹	H ₂ O, т га ⁻¹ год ⁻¹	Q, кДж т *10 ⁶
Стадии разложения	Потеря массы, т га ⁻¹ год ⁻¹			
1	0	0	0	0
2	0,502	0,694	0,280	0,100
3	0,289	0,400	0,161	0,058
4	0,253	0,351	0,141	0,050
5	0,073	0,101	0,041	0,015
Итого:	1,547	0,624	0,863	0,308

Представленные величины отражают постоянно присутствующее в климаксовом ельнике содержание 132 м³ га⁻¹ валежа, неравномерно распределенного по стадиям разложения на протяжении всего периода климаксовой фазы в рассматриваемом конкретном лесном сообществе. Валёж ежегодно теряет около 1,5 т массы. Такой объем фитомассы должен ежегодно прирастать в древостое фитоценоза. В идеальном гипотетическом долговременном климаксе объемные величины фитомассы по стадиям разложения должны быть значительно более выровненными.

Фаза климакса в идеальном ее выражении в естественных условиях практически не фиксируется. Всегда есть отклонения в составе и величинах каких-либо консортов и в некоторых фазах динамики биогеоценозов. Структурные характеристики древостоев, объемы отпада и величины объемов валежа как в суммарном выражении, так и по стадиям разложения могут существенно варьировать. Мы рассмотрели идеальный гипотетический вариант абсолютно устойчивого лесного сообщества как определенную точку отсчета для сравнения с лесами других структур и другой динамики. Добавим, однако, что в массивах коренных таежных лесов довольно часто можно встретить ельники, близкие по структуре к климаксовым.

Грибной дереворазрушающий комплекс устойчивых ельников

В состав консортов, осуществляющих ксилотиз древесины в естественных условиях, входят виды, вызывающие гнили живых деревьев разных категорий состояния (биотрофы), и виды, разлагающие валёж (ксилотрофы). Комплекс дереворазрушающих грибов имеет в устойчивых коренных лесах определенные эволюционно закономерные обусловленные консортивные связями с фитоценозами различных структурных характеристик, как по количественным, так и по качественным параметрам. Состав и описание закономерностей опубликован нами ранее (Стороженко, 2007, 2009 и др.). Дереворазрушающие грибы биотрофного комплекса вызывают гнилевое поражение и ослабление части деревьев фитоценоза, способствуют их отмиранию и переходу во фракцию валежа. Тем самым они выполняют функцию регулятора структур древостоя, поддерживая баланс приходной и расходной части биомассы в лесном сообществе. В то же время они вносят определенный вклад в общий объем ксилотического процесса в лесном биогеоценозе. Объем гнилей в еловых древостоях непосредственно связан с динамикой лесного сообщества и в средних значениях отражен в табл. 10.

Таблица 10

Границы величин объемов гнилей в биогеоценозах различных динамических характеристик

Динамическое положение	Объемы гнилей, % от объема древостоя
Демутация	0,1–0,5
Климатиковые и близкие к ним по структуре биогеоценозы	0,6–1,0
Дигрессия	1,1–2,0

Для устойчивого коренного ельника объем гнилей в контуре 3-й стадии разложения древесины в абсолютных единицах в среднем составляет от 0,8 до 1,3 м³ га⁻¹ или от 0,36 до 0,59 т га⁻¹. Процесс образования и нарастания гнили в приведенных объемах до 3 стадии разложения может занимать различные временные отрезки (обычно несколько десятков лет), что зависит от вида гриба и свойств древесины. В течение этого времени выделяется от 0,66 до 1,08 т га⁻¹ СО₂; от 0,2 до 0,32 т га⁻¹ Н₂О и от 0,071 до 0,2 • 10⁶ кДж т га⁻¹.

Состав грибов биотрофов дереворазрушающей группы на ели не слишком обширен (табл. 11). Систематика грибов приведена по NORDIC MACROMYCETES. Vol. 3.

Таблица 11

Наиболее распространенные виды дереворазрушающих биотрофов на ели

Вид гриба	Расположение гнили в стволе		Встречаемость
	По высоте	По диаметру	
<i>Armillaria borealis</i> Marxm. & Korhonen. и <i>ostoyae</i> (Rom.) Herink.	Комель	Периферическая	Редко
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. et Pouzar	Комель	Эксцентрическая	Часто
<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref.	Ствол-комель-корни	Центральная	Очень часто
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.: Fr.) P. Karst.	Ствол-комель	Эксцентрическая, раневая	Редко
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.: Fr.) Murrill	Комель	Эксцентрическая	Редко
<i>Onnia triquetra</i> (Lenz) Imazeki	Комель	Эксцентрическая	Очень часто
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (Fr.) Pat.	Комель	Эксцентрическая	Периодически
<i>Porodaedalea chrysoloma</i> (Fr.) Fiasson & Niemelä (<i>Phellinus chrysoloma</i>)	Ствол-комель-крупные ветви	Эксцентрическая	Очень часто
<i>Ph. hartigii</i> (Allesch. et Schn.) Bond.	Ствол-комель	Эксцентрическая	Редко
<i>Fomitopsis cajandery</i> (P.Karst.) Kotl. et Pouz. = <i>F. subrosea</i> (Weir.) Bond. et Sing	Комель	Эксцентрическая	Редко

Многие виды грибов-биотрофов, поражающих живые деревья, после их перехода в древесный отпад меняют способ питания, становясь ксилофагами. Например, плодоносящие карпофоры *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. мы встречали на валеже ели 3 стадии разложения.

Состав грибов комплекса ксилотрофов значительно обширнее, чем грибов факультативной группы, и многие из них проявляют антагонистические свойства к активным биотрофам (табл. 12).

Полный перечень видов как биотрофов, так и ксилотрофов на ели значительно более обширен, многие грибы трофо- и топоспецифичны, вызывают гнили разных типов и обладают различной степенью активности при разложении древесины.

Наиболее распространенные виды ксилотрофов на валеже ели

Вид гриба	Встречаемость
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.: Fr.) Karst.	Очень часто
<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.: Fr.)	Очень часто
<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. et Schw.) Karst.	Часто
<i>Antrodia seriales</i> (Fr.) Donk.	Часто
<i>Armillaria</i> sp.	Периодически
<i>Sceletocutis amorpha</i> (Fr.) Kotl. et Pouz.	Периодически
<i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Rom.) Bourd. et Galz.	Периодически
<i>Oligoporus stipticus</i> (Pers.: Fr.) Gilb. et Ryv.	Периодически
<i>Antrodia seriales</i> (Fr.) Donk.	Периодически
<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk.	Редко
<i>Inonotus weirii</i> (Murr.) Kotl. et Pouz.	Периодически
<i>Onnia leporina</i> (Fr.) Jahn.	Редко
<i>Phellinus microporus</i> (Pil.) Parm.	Периодически
<i>Oligoporus tephroleucus</i> (Fr.) Gilb. et Ryv.	Редко
<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.	Часто
<i>Gl. odoratum</i> (Wulfen: Fr.) Imaz.	Периодически
<i>Gl. sepiarium</i> (Wulfen: Fr.) P. Karst.	Редко
<i>Phellinus isabelinus</i> (Fr.) Bourd. et Galz.	Редко
<i>Sceletocutis stellae</i> (Pil.) Kell.	Редко
<i>Sceletocutis amorpha</i> (Fr.) Kotl. et Pouz.	Периодически
<i>Junghuhnia separabelina</i> (Pouz.) Ryv.	Редко
<i>Junghuhnia collabens</i> (Fr.) Ryv.	Редко
<i>Junghuhnia luteo-alba</i> (Karst.) Ryv.	Редко
<i>Ischnoderma bensoinum</i> (Wahl.: Fr.) P. Karst.	Редко
<i>I. resinotum</i> (Schrad.: Fr.) P. Karst.	Редко

Выводы

Различные подходы к трактовке понятия устойчивости (хозяйственный, социальный, биогеоценотический) определяют стратегию использования лесных экосистем.

Рассчитаны средние значения структурных показателей для коренных устойчивых разновозрастных ельников кисличного ряда на границе северной части зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги.

Определены усредненные показатели состояния древостоев, текущего древесного отпада и валежа для изучаемых ельников.

Приведена расширенная шкала стадий разложения древесного отпада для ельников по критериям визуальной оценки стволов и показателям потери веса древесины.

Рассчитана постоянная величина массы продуктов ксилолиза, выделяющихся при разложении древесного отпада в климаксовом ельнике.

Приведен состав основных видов биотрофов и сапротрофов на живых деревьях и валеже ели.

Исследование выполнено при финансовой поддержке: В. Г. Стороженко – грант РФФИ 09-04-00216-а и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие»;

Е. В. Шорохова – грант РФФИ (09-04-00209-а), а также проекта ЕС FP7, Marie-Curie International Incoming Fellowships (236030).

ЛИТЕРАТУРА

Ванин С. И. Гниль дерева, ее причины и меры борьбы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 160 с.

Вересова И. М. Исследования микрофлоры измельченной древесины в естественных условиях // Труды ЛТА. 1968. № 110. С. 35.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Еленев П. Ф. Попытка дифференциации различных растительных остатков в связи с их микрофлорой // Труды секции микологии и фитопатологии Русского ботан. сада. 1923. Т. 1. С. 81–100.

Картавенко Н. Т., Колесников Б. П. К вопросу о скорости разложения порубочных остатков на сплошных вырубках // Труды Ин-та биол. Ур. филиала АН СССР. 1962. Вып. 28. С. 23.

Мухин В. А. Экологические закономерности формирования и структуры биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М., 1990. 32 с.

Рожков А. А. Оценка устойчивости и состояния лесов // Лесоведение. 2003. № 1. С. 66–72.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М., 1992. 18 с.

Скворцова Е. В., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровала. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 187 с.

Соловьёв В. А. Ксилобиология: основные проблемы и концепции // Материалы 5-й Междунар. конф. «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». М., 2002. С. 216–219.

Соловьёв В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–172.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Изд-во ВНИИЛМ, 2002. 156 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г. Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон // Лесоведение. 2001. № 1. С. 49–53.

Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины // Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов. 2009. С. 265–286.

Стороженко В. Г. Показатели древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. С. 221–239.

Стороженко В. Г. Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 37–42.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 220 с.

Сукачёв В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

Частухин В. Я. Распад растительных остатков в еловых лесах // Биология почв. 1948. Вып. 1. С. 13–91.

Шорохова Е. В. Потеря массы в результате ксилолиза после сплошных ветровалов в ельниках Центрально-лесного биосферного государственного заповедника // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-й Междунар. конф. М., 2005. С. 361–367.

Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. Т. 2. С. 255–282.

Шорохова Е. В., Капица Е. А., Кузнецов А. А. Микогенный ксилолиз пней и валежа в таежных ельниках // Лесоведение. 2009. № 4. С. 24–33.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. СПб., 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. Vol. 21, N 1. 462 p.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northern-western Russian boreal forests // Water, Air and Soil Pollution. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Yatskov M., Harmon M., Krankina O. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forest of Russia // Can. J. For. Res. 2003. Vol. 33. P. 1211–1226.

Сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов

В. А. Мухин, Д. К. Диярова

Одной из актуальных проблем современной экологии является оценка потоков диоксида углерода в лесных экосистемах, особенно в той их части, которая связана с окислительной конверсией углерода, аккумулированного в надземной древесной массе. В основе этого глобально значимого процесса лежит дыхательная активность дереворазрушающих грибов и, прежде всего, трутовых грибов, являющихся важнейшей группой дереворазрушающих организмов бореальных экосистем (Бондарцев, 1953; Мухин, 1993; Бондарцева, 1998). Однако физиологии газообмена дереворазрушающих грибов посвящены буквально единичные публикации (Соловьев, 1983, 2002; Кузнецов, 1998; Соловьев, Малышева, 2004). В настоящей работе, которая продолжает цикл наших работ по микогенной эмиссии диоксида углерода в лесных экосистемах (Мухин, Воронин, 2007; Мухин, 2009; Мухин и др., 2009, 2010), представлены и обсуждаются экспериментальные данные по сезонной динамике конверсионной активности трутовых грибов.

Объекты и методика исследований

Работы проведены в период с октября 2010 по май 2011 года в предлесостепных сосново-березовых лесах Среднего Урала: Сысертский район Свердловской области. В качестве тест-объектов в октябре были взяты образцы древесины с плодовыми телами 5 видов трутовых грибов: *Daedaleopsis tricolor* (Pers.) Bondartsev et Singer, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. (береза), *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst. (сосна), *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (береза), *Trichaptum parganenum* (Fr.) G. Cunn. (береза). Размер образцов составлял 18–23 см в длину и 6–8 см в диаметре, влажная масса 500–750 г, абсолютно сухая масса 190–500 г. Относительная влажность образцов составляла 34–49 %: *Daedaleopsis tricolor* 34 %, *Fomes fomentarius* 49 %, *Fomitopsis pinicola* 44 %, *Piptoporus betulinus* 48 %, *Trichaptum parganenum* 34 %.

Для оценки дыхательного газообмена 24 октября 2010 года образцы были помещены в герметичные стеклянные камеры объемом 9,0 л, ко-

торы были поставлены в закрытое от солнечных лучей и осадков место и с октября по май находились при температуре окружающей среды. В камерах были установлены термохроны ThCh_R, записывающие температуру каждые 3 часа. Один электронный регистратор с той же периодичностью фиксировал температуру окружающего воздуха на высоте 40 см над уровнем почвы.

С интервалом в 1–2–3 недели (осенью и весной интервал составлял 1 неделю, зимой 2–3) проводили замеры на содержание в камерах кислорода и диоксида углерода с использованием газоанализатора CO_2/O_2 (Россия, «Микросенсорная техника»), представляющего из себя прибор комбинированного инфракрасного и электрохимического принципа действия. Газоанализатор снабжен автоматизированной системой проточного отбора проб, а управление и обработка информации осуществляется встроенной микро-ЭВМ. Содержание CO_2 в камере измеряли в об. % в диапазоне высокой (> 1000 ppm) или в ppm при низкой концентрации (0–1000 ppm). Погрешность измерений ± 20 ppm. Содержание O_2 определяли в единицах объемных %. В диапазоне от 0 до 5 об. % погрешность измерений $\pm 0,2$ об. %. В диапазоне свыше 5 об. % относительная погрешность составляет ± 3 %.

В зимний период при отсутствии газообмена промывка камер воздухом не проводилась вплоть до начала активного газообмена. Осенью и весной, когда наблюдался относительно высокий газообмен, для того чтобы избежать ингибирования дыхательной активности грибов за счет снижения концентрации кислорода в камерах, после измерения содержания CO_2 и O_2 проводили замену газовой среды, прокачивая воздух через камеры в течение 5 минут со скоростью 20 л/мин. По завершении этой процедуры измеряли содержание исследуемых газов в камерах и вновь выставляли их на экспонирование.

В мае 2011 года, по завершении работ, образцы были извлечены из камер и после определения их влажной массы высушены при 105°C до абсолютно сухого состояния. Дыхательную активность рассчитывали в мг CO_2 и O_2 на г сухой массы образца в сутки. При расчетах учитывался объем образцов – объем камеры уменьшали на объем находившегося в ней образца.

По данным регистраторов были рассчитаны среднесуточные температуры за весь период наблюдений и за каждый конкретный экспозиционный период (табл. 1). Как можно видеть из табл., среднесуточные температуры внутри экспозиционных камер не отличались существенно друг от друга и от температуры окружаю-

щего воздуха. Поэтому при анализе и обсуждении данных использована усредненная для воздуха и камер кривая среднесуточных температур. Кроме того, для каждого периода были рассчитаны сумма положительных температур (если таковые были в данное время), средняя положительная температура за экспозиционный период, а также средняя продолжительность положительных температур в течение суток.

Таблица 1

Среднесуточная температура воздуха и в экспозиционных камерах с образцами древесины, разлагаемой трутовыми грибами, °С

№	Дата	Воздуха	Daedaleopsis tricolor	Fomes fometarius	Fomitopsis pinicola	Piptoporus betulinus	Trichaptum pargamentum
1	31.10.	1,5	—	1,5	1,5	1,5	1,4
2	07.11.	0,1	0,7	0,2	0,4	0,2	0,3
3	14.11.	3,0	3,0	2,7	2,9	2,9	2,7
4	21.11.	0,3	0,4	0,5	0,4	0,6	0,4
5	05.12.	−15,5	−15,2	−15,4	−15,0	−15,2	−15,4
6	26.12.	−13,7	−13,5	−13,6	−13,4	−13,6	−13,7
7	06.01.	−19,7	−19,5	−19,6	−19,5	−19,6	−19,7
8	16.01.	−16,6	−16,3	−16,4	−16,2	−16,3	−16,4
9	30.01.	−19,3	−19,2	−19,4	−19,2	−19,4	−19,3
10	27.02.	−16,7	−16,6	−16,6	−16,6	−16,6	−16,7
11	20.03.	−8,8	−8,6	−8,6	−8,6	−8,4	−8,5
12	27.03.	−3,4	−3,0	−3,0	−3,1	−3,0	−3,1
13	03.04.	−4,8	−4,4	−4,7	−4,3	−4,7	−4,7
14	10.04.	3,6	3,5	3,4	3,4	3,3	3,5
15	17.04.	5,0	5,1	5,1	5,0	5,0	4,9
16	24.04.	4,2	4,6	4,6	4,2	4,3	4,2
17	01.05.	6,4	6,6	6,4	6,5	6,6	6,3
18	08.05.	9,5	9,8	9,8	9,6	9,9	9,5
В среднем		−4,7	−4,9	−4,6	−4,6	−4,6	−4,7

Результаты и обсуждение

Как свидетельствуют результаты исследований, представленные на рис. 1, в сезонной динамике дыхательной активности трутовых грибов четко просматриваются три периода. Первый – осенний, заканчивающийся у всех исследуемых грибов в начале третьей декады ноября 2010 года, второй – зимний, продолжавшийся до конца февраля 2011 года и третий – весенний, начало которого приходится на март.

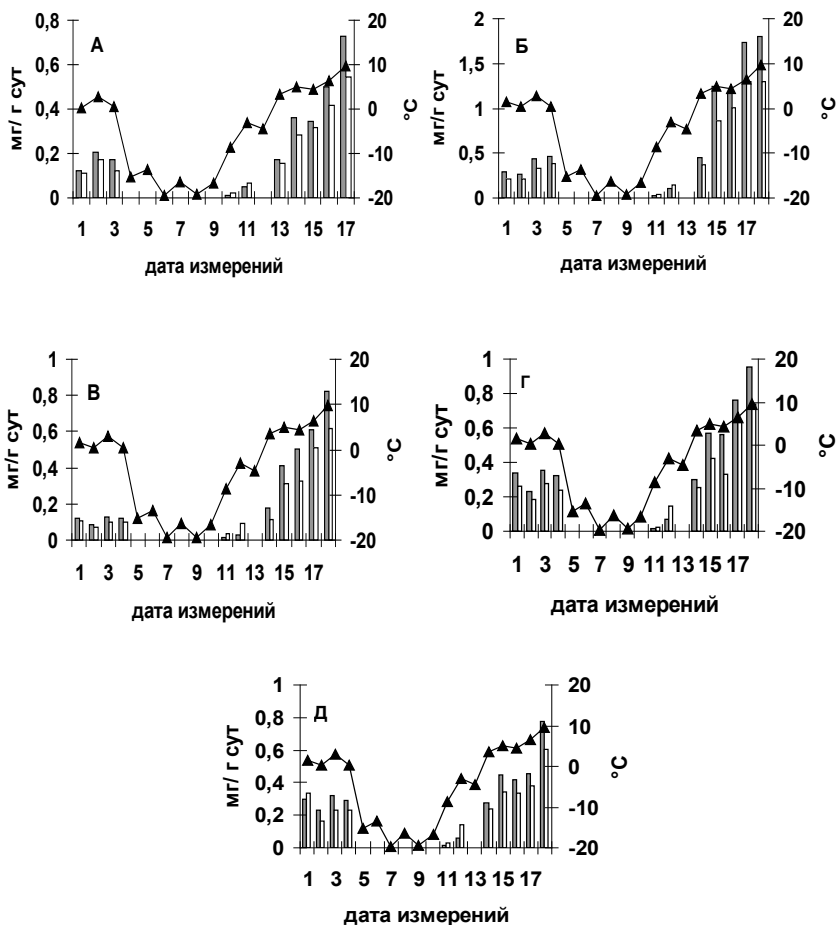


Рис. 1. Сезонная динамика дыхательной активности *Daedaleopsis tricolor* (А), *Fomes fomentarius* (Б), *Fomitopsis pinicola* (В), *Piptoporus betulinus* (Г), *Trichaptum pargamentum* (Д) в предлесостепных лесах Среднего Урала

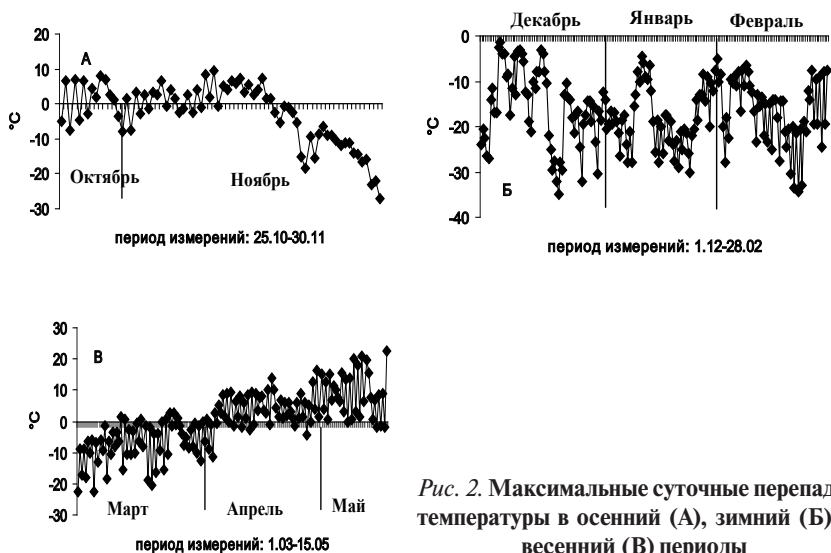
Гистограмма: серая колонка – выделение CO_2 , светлая колонка – поглощение O_2 , график – среднесуточная температура в течение каждого из экспозиционных периодов.

Даты измерений приведены в табл. 1

В осенний период дыхательный газообмен грибов регистрировался вплоть до 21 ноября и, в зависимости от вида гриба, его активность

составляла 0,09–0,46 мг CO_2 /г сухой массы · сут, 0,07–0,38 мг O_2 /г сухой массы · сут, а в среднем для всех видов 0,25 мг CO_2 , 0,2 мг O_2 /г сухой массы · сут. Среднесуточная температура в этот период составляла 1,3 °С, однако, в дневные часы достигала 10 °С; средние дневные положительные температуры находились на уровне 3,9 °С, а их продолжительность составляла 12–18 часов в сутки. В ночные часы температура часто опускалась ниже нуля: до –8 °С (рис. 2, А).

В конце ноября, с наступлением устойчивых отрицательных температур, выделение CO_2 и потребление O_2 прекратилось, что свидетельствует об остановке физиологической активности грибов. Среднесуточная температура в течение зимнего периода была 16,8 °С и в своей суточной ритмике никогда не поднималась выше нулевых значений (рис. 2, Б). В состоянии зимнего физиологического покоя грибы пребывали до 20 марта 2011 года, когда у всех них была зарегистрирована слабая дыхательная активность (см. рис. 1).



Первые признаки дыхательной активности были зарегистрированы при среднесуточной температуре 5,8 °С (см. рис. 1). Однако в дневные часы температура поднималась выше нуля и достигала 0,7–1,3 °С. Дыхательная активность в этот период была исключительно низкой: 0,01–0,03 мг CO_2 и 0,02–0,15 мг O_2 на грамм сухой массы в сутки в зависимости от вида гриба (см. рис. 1), что объясняется не только

низкими температурами, но и крайне малой продолжительностью положительных дневных температур — около 3 часов в сутки.

В апреле—мае, когда среднесуточная температура достигла 5–8 °С, а продолжительность положительных температур составила 22–24 часа, дыхательная активность грибов существенно возросла (см. рис. 1). Если в начале весеннего периода (10.04) она в среднем составляла 0,27 мг CO₂ и 0,23 мг O₂/г сухой массы · сут, то к его концу (8.05) уже 1 мг CO₂ и 0,76 мг O₂/г сухой массы · сут или, другими словами, возросла в среднем более чем в 3 раза. Повышение активности газообмена корреспондировало с ростом среднесуточных температур: коэффициент корреляции для *Fomes fomentarius* по CO₂ составляет 0,92, *Fomitopsis pinicola* 0,91, *Piptoporus betulinus* 0,94, *Daedaleopsis tricolor* 0,92, *Trichaptum pargamentum* 0,95. Столь же сильная связь существует между потреблением O₂ и среднесуточными температурами: у *Fomes fomentarius* коэффициент корреляции равен 0,92, *Fomitopsis pinicola* 0,88, *Piptoporus betulinus* 0,92, *Daedaleopsis tricolor* 0,93, *Trichaptum pargamentum* 0,95.

Одинаково высокая температурная зависимость выделения диоксида углерода и потребления кислорода свидетельствует об аэробном или дыхательном происхождении CO₂. Действительно, потоки кислорода и диоксида углерода связаны функциональной связью: коэффициент корреляции для этих процессов в газообмене *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Piptoporus betulinus*, *Daedaleopsis tricolor* равен 0,99, а *Trichaptum pargamentum* 0,98. Соотношение потоков CO₂ и O₂ — дыхательный коэффициент — у всех исследуемых видов обладает одной и той же сезонной особенностью: весной и осенью в среднем составляет 0,91–0,94, а при переходе от зимнего периода к весеннему при отрицательных среднесуточных температурах 0,42 (рис. 3). Это, скорее всего, связано с тем, что в качестве дыхательных субстратов грибы используют различные соединения: преимущественно углеводы, а при переходе от зимнего периода к весеннему — жиры и белки.

Изложенные выше результаты показывают, что температура является важнейшим фактором, определяющим сезонную динамику и интенсивность жизнедеятельности трутовых грибов: интенсивность дыхания, а соответственно и конверсии органического углерода в CO₂, прямо пропорциональна температуре окружающей среды. Это полностью соответствует нашим ранее опубликованным результатам работ по экспериментальному изучению температурной зависимости дыхания трутовых грибов (Мухин и др., 2009, 2010).

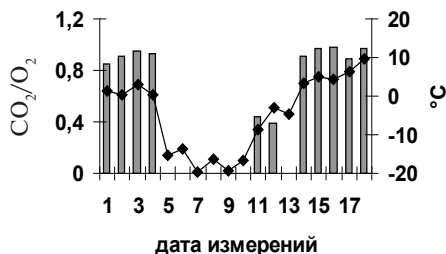


Рис. 3. Сезонная динамика соотношения CO₂/O₂ (гистограмма) в газообмене трютовых грибов. График – среднесуточная температура

В соответствии с годовым циклом температур на Среднем Урале, в сезонной динамике конверсионной активности трютовых грибов выделяется 4 разных по продолжительности периода: весенний, летний, осенний, зимний. В осенний и весенний периоды конверсионная активность грибов не носит круглосуточного характера, что является принципиальным отличием от летнего периода, когда данный процесс протекает непрерывно. Переход к круглосуточной активности следует рассматривать как начало летнего периода в жизнедеятельности грибов, а появление температурно-обусловленных физиологических пауз в суточном ритме – как начало осеннего. Весенний период также диагностируется по наличию температурно-обусловленных физиологических пауз в суточной активности грибов, а начинается он, когда в суточной ритмике появляются непродолжительные периоды с положительными дневными температурами 1–4 °С. Используя эти критерии, по динамике среднесуточной температуры можно охарактеризовать годовую динамику конверсионной активности грибов, не прибегая к инструментальной оценке их газообмена.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 09-04-00638), Президиума УрО РАН (проект 09-С-4-1009), Программы развития научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Трютовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.

Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые; Вып. 2. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с

трубчатый гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые. СПб.: Наука, 1998. 391 с.

Кузнецов Л. М. Дыхательный газообмен древесного детрита в таежном лесу: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб., 1998. 19 с.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 230 с.

Мухин В. А. Объемы микогенной продукции и эмиссии диоксида углерода в лесных экосистемах // *Аграрная Россия*. 2009. Спец. выпуск. С. 161–162.

Мухин В. А., Воронин П. Ю. Микогенное разложение древесины и эмиссия углерода в лесных экосистемах // *Экология*. 2007. № 1. С. 24–29.

Мухин В. А., Воронин П. Ю., Сухарева А. В. Температурная шкала CO₂ эмиссионной активности трутовых грибов // *Проблемы лесной фитопатологии и микологии: сборник материалов VII Междунар. конф. (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.)* / Науч. ред. Л. Г. Переведенцева, В. Г. Стороженко, Т. Л. Егошина. Пермь: Перм. гос. Пед. ун-т, 2009. С. 138–141.

Мухин В. А., Воронин П. Ю., Сухарева А. В., Кузнецов Вл. В. Грибное разложение древесины при потеплении климата в бореально-гумидной лесорастительной зоне // *Докл. Академии наук*. 2010. Т. 431, № 3. С. 423–425.

Соловьев В. А. Дыхательный газообмен древесины. Л., 1983. 300 с.

Соловьев В. А. Ксилобиология: основные проблемы и концепции // *Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 5-й Междунар. конф. 7–10 (14) октября 2002 г., Москва* / Под ред. В. Г. Стороженко, Н. Н. Селочник. М., 2002. С. 216–219.

Соловьев В. А., Малышева О. Н. Дереворазрушающая способность грибов: меры определения, эскизные модели и их параметры // *Грибные сообщества лесных экосистем* / Под ред. В. Г. Стороженко, В. И. Крутова. Т. 2. М.; Петро-заводск: Карельский НЦ РАН, 2004. С. 197–220.

Оценка видового разнообразия и численности дереворазрушающих грибов по параметрам древостоя

С. П. Арефьев

Системный подход к изучению биоты предполагает взаимообусловленность различных ее компонентов, а это, в свою очередь, дает основание для прогностической оценки того или иного неизвестного параметра по совокупности известных. В качестве неизвестного может выступать такой ключевой с современных позиций показатель, как биологическое разнообразие, прямая оценка которого обычно требует трудоемких специальных исследований, не всегда возможных. Оценка разнообразия различных биотических групп по совокупности косвенных данных, широко используемых при картировании и устройстве ресурсов, представляется весьма перспективной, кроме того, она позволяет выявить некоторые закономерности формирования биоразнообразия, имеющие фундаментальное значение. Известны, например, подобные разработки новосибирских зоологов (Равкин и др., 2004) по оценке разнообразия позвоночных животных. Не менее важны при экологических оценках дереворазрушающие грибы, в частности, афиллофороидные макромицеты, в условиях бореальных лесов являющиеся чуткими регуляторами и индикаторами состояния древостоев, играющие решающую роль при разложении древесного детрита в ходе биологического кругооборота и имеющие в своем составе ряд хозяйственно значимых, а также редких уязвимых видов.

По мере развития микофлористических исследований и выхода их на экологический уровень связи разнообразия дереворазрушающих грибов с зональными, типологическими и другими характеристиками леса выяснялись все более детально (Стороженко и др., 1992; Грибные сообщества..., 2004 и др.). Проведенные В. А. Мухиным (1993) ширококомасштабные системные исследования биоты дереворазрушающих грибов Западно-Сибирской равнины на высоком биомном уровне убедительно выявили закономерные связи разнообразия микобиоты с широтно-зональной и формационной

структурой лесного покрова. Однако возможности расчета и моделирования установленных закономерностей качественного и количественного изменения микобиоты посредством стандартных математических методов до настоящего времени не были исследованы.

Цель настоящей работы состоит в оценке видового разнообразия и численности видов афиллофороидных грибов по данным лесной таксации и материалам лесоустройства. В качестве полигона для ее достижения использована обширная территория Западно-Сибирской равнины, включающая диапазон древесной растительности от лесотундры до лесостепи с ее различными топическими, онтоценогенетическими и антропогенными вариациями. В качестве модельной группы ксиломикобиоты использован комплекс афиллофороидных макромицетов, развивающихся на древесине березы (р. *Betula* L.) – *Betula*- (ксиломико)комплекс. Такой синтаксономический объект по своей экологической сути является консортивным мероценозом, при обобщении – мероценоном, он не меняет своих свойств при масштабировании от микоценоячейки к биому, что характеризует его как фрактал (Mandelbrot, 1975).

В этом плане настоящая работа во многом основывается на наших недавних исследованиях (Арефьев, 2007, 2010), в ходе которых решалась задача декодирования таксационных параметров древостоя при матричном анализе количественной структуры *Betula*-комплекса афиллофороидных макромицетов. Сопоставление рассчитанных по предложенным формулам параметров древостоев с данными измерительной таксации на исследованных участках показало, что разность по бонитету, высоте и возрасту не превышает 3 %, по сомкнутости – 7 %, по запасу древесины – 13 %; во всех случаях разность при сравнении попарно связанных вариантов была недостоверна. Зафиксирован высокий уровень связи между расчетными и измерительными значениями всех основных параметров древостоя (коэффициент корреляции от 0,92 до 0,98). В табл. 1 показаны результаты расчетов таксационных характеристик для зональных березовых лесов Западной Сибири.

Настоящая же задача является в значительной мере обратной и решается на том же исходном материале методом расчета параметров множественной регрессии в стандартном пакете Statistica for Windows. То есть от индуктивной задачи движения от частного (грибной мероценоз) к общему (древостой) мы логически переходим к дедуктивной задаче движения от общего (древостой) к частному (грибной мероценоз).

Расчетные характеристики зональных березовых лесов Западной Сибири по данным матричного анализа зональных *Betula*-комплексов [по: Арефьев, 2010]

Показатели	Лесная зона								
	ЛТ*	РЛ	СВТ	СРТС	СРТ	СРТЮ	ЮТ	ПТ	ЛС
Бонитет, класс	Vб	Vа	V	IV	IV,5	III	II	II	II
Бонитет, м	8,3	11,2	15,6	20,4	22,8	24,7	30,2	28,6	28,4
Высота, м	5,6	6,7	10,2	13,7	15,8	17,0	20,2	18,0	18,5
Диаметр, см	8,8	9,8	14,1	17,7	19,7	20,4	21,3	19,1	20,0
Возраст, лет	79	65	69	68	69	67	61	57	60
Сомкнутость: нормальная фактическая	0,52	0,63	0,74	0,84	0,87	0,89	0,94	0,93	0,93
	0,42	0,48	0,56	0,72	0,64	0,57	0,57	0,60	0,54
Запас, м ³ /га: нормальный фактический	30	44	86	134	160	175	208	183	190
	24	34	65	115	119	112	125	118	110
Число видов	29	27	37	32	43	42	48	50	38

Примечание. *Природные зоны: ЛТ – лесотундра, РЛ – гипоарктические редколесья, СВТ – северная тайга, СРТС – средняя тайга севернее широтного участка р. Оби, 4 – средняя тайга в целом, СРТЮ – средняя тайга южнее широтного участка р. Оби, ЮТ – южная тайга, ПТ – подтайга, ЛС – лесостепь.

Вместе с тем эти задачи не симметричны. Рассматривая процесс формирования разнообразия древесных грибов по ходу потока вещества и энергии, мы видим, что древостой с его характеристиками является исходной структурой для ряда производных структур древесной микобиоты с различным видовым разнообразием, проявляющимся с той или иной вероятностью. То есть решение поставленной задачи носит вероятностный характер, если мы попытаемся иметь на выходе конкретный видовой список. Оно становится более определенным, если на выходе иметь интегральную характеристику биоразнообразия – общее число видов или индексы биоразнообразия. Хотя такое решение и менее информативно, оно является осязательным шагом на пути к поставленной цели, тем более что полученным формальным характеристикам биоразнообразия можно придать и качественное наполнение, исходя из перечня грибов в соответствии с зонально-типологической принадлежностью леса. Вместе с тем должны быть уяснены возможности использования множественной регрессии и для непосредственно расчета численности отдельных видов афиллофородных грибов.

Нами проанализирован массив данных по 203 лесным участкам, равномерно охватывающим территорию Западно-Сибирской равнины (рис. 1).

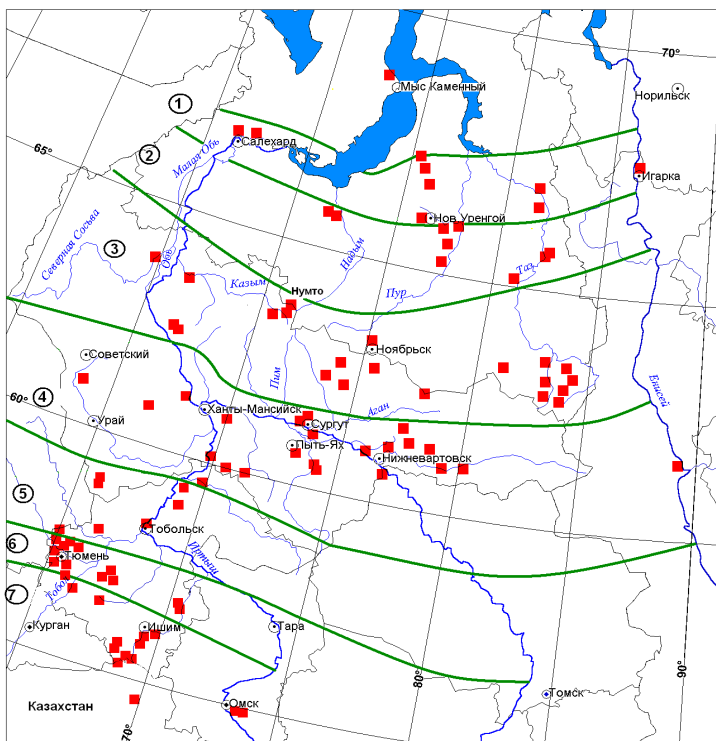


Рис. 1. Пункты проведения количественных исследований ксилмикобиоты на территории Западно-Сибирской равнины

Природные зоны: 1 – лесотундра, 2 – гипоарктические редколесья, 3 – северная тайга, 4 – средняя тайга, 5 – южная тайга, 6 – подтайга, 7 – лесостепь

Массив дифференцирован на четыре соразмерных блока, объединяющих участки в пределах зональных полос: 1) лесотундры и гипоарктических редколесий, 2) северной тайги, 3) средней и южной тайги, 4) подтайги и лесостепи. При расчете параметров множественной регрессии в качестве зависимых переменных брали абсолютное число видов (N) на участке, включающем около 100 заселенных грибами древесных субстратов, и информационный индекс разнообразия Шеннона (S). В качестве независимых – средний возраст (A , лет), высоту (H , м), диаметр растущих (Dg , см) и отпавших (Dm , см) деревьев в древостое, бонитет леса, т. е. максимально достижимую высоту древостоя в данных условиях (B , м), сомкнутость (C , доля 1), удельный запас растущей

древесины фактический (Vg , м³/га) и максимальный для данных условий при полноте 1 (Vmx , м³/га), а также разность между ними (дефицит запаса) $\Delta V = ((Vmx - Vg)/Vmx) \times 100$ %, – всего 9 параметров. Анализ показал, что более тесную корреляцию с этими параметрами обнаруживает индекс Шеннона, для числа видов корреляция обычно ниже (например, коэффициент множественной корреляции $R_{ми}$ для лесной зоны составил 0,70 и 0,65, соответственно), очевидно, вследствие его зависимости от объема учетов на участках. Ниже рассмотрим параметры регрессии для индекса Шеннона.

Итак, множественный коэффициент корреляции видового разнообразия древесных грибов с указанными 9 параметрами древостоя по всей совокупности участков лесной зоны Западной Сибири составил 0,70 (табл. 2), что соответствует коэффициенту детерминации 0,5 и среднему уровню связи, достаточному для расчета регрессии.

Таблица 2

Связь видового разнообразия древесных грибов с параметрами древостоев

Природные зоны	Частные коэффициенты корреляции (r) индекса Шеннона ($-S$) с параметрами древостоя									$R_{ми}$	$R^2_{ми}$
	Dm^*	B	ΔV	Vmx	H	Vg	C	Dg	A		
Гипоарктика	-0,03	0,24	-0,11	0,12	0,17	0,09	0,26	0,16	-0,05	0,71	0,50
Северная тайга	0,26	-0,18	0,08	-0,36	-0,32	-0,42	-0,23	-0,30	-0,27	0,79	0,62
Ср. и юж. тайга	0,67	0,11	0,67	-0,04	-0,08	-0,38	-0,63	-0,57	-0,31	0,76	0,58
Подтайга и л/ст	0,25	0,09	0,19	0,28	0,28	0,05	-0,17	-0,09	0,36	0,45	0,20
Вся лесная зона	0,56	0,49	0,40	0,35	0,34	0,04	-0,10	-0,13	-0,28	0,70	0,49

Примечание. Расшировку см. выше в тексте.

Судя по частным коэффициентам, в целом для лесной зоны региона наиболее тесная положительная связь разнообразия древесных грибов отмечается с диаметром отпавших деревьев (0,56), далее – с бонитетом (0,49), с дефицитом запаса (0,40), с запасом растущих деревьев (0,35) и с высотой древостоя (0,34). Существует невысокая отрицательная корреляция с возрастом (-0,28). Связь с запасом растущих деревьев, их диаметром и сомкнутостью древостоя в целом по лесной зоне региона оказалась незначительной.

Однако на уровне отдельных широтно-зональных полос картина меняется (см. табл. 2). Так, в таежных подзонах множественный коэффициент корреляции достигает наивысших значений (порядка 0,8), в ту

пору как по маргиналиям лесной зоны он закономерно уменьшается до 0,7 на севере и 0,5 на юге. Уменьшение уровня связи разнообразия грибов с совокупностью рассмотренных факторов на юге лесной зоны, очевидно, обусловлено возрастанием роли других, неучтенных экологических факторов, их существенными местными вариациями и общим уменьшением уровня экологического лимитирования. Это видно и по частным коэффициентам корреляции, которые на юге не превышают 0,4 и иногда противоположны общерегиональным по знаку. Например, связь с возрастом в целом по региону отрицательная ($-0,28$), а в лесостепи и подтайге — положительная ($0,36$).

Для многих факторов показателен характер изменения величины коэффициента корреляции с разнообразием грибов от подзоны к подзоне на широтно-зональном градиенте «север-юг» (рис. 2).



Рис. 2. Нелинейное изменение величины корреляции таксационных показателей древостоя с видовым разнообразием грибов ($-S$) на широтно-зональном градиенте

Так, величина связи видового разнообразия грибов $-S$ с высотой древостоя на крайнем юге лесной зоны максимальна ($0,28$), уменьшается в таежной зоне до $-0,08$ — $-0,32$ и вновь увеличивается на северной маргиналии (до $0,17$). Противоположную вогнутость имеет соответствующая кривая связи разнообразия грибов с диаметром отпада: ее минимумы приходятся на маргиналии лесной зоны региона, где крупномерный отпад прижизненно поражается немногими видами стволовых паразитов. Такое нелинейное изменение связи разнообразия грибов с таксационными параметрами зональных древостоев характерно для большинства рассмотренных случаев, причем на срединные таеж-

ные полосы приходится минимум или, напротив, максимум связи в соответствии с законом экологического оптимума. Некоторые параметры древостоя, в целом по лесной зоне региона не проявлявшие существенной связи с разнообразием грибов, в отдельных подзонах проявляют значительный ее уровень (порядка $-0,6$ для сомкнутости и диаметра растущих деревьев в южной полосе тайги). И, напротив, например, диаметр отпада в целом для лесной зоны имеющий наибольшую связь с разнообразием грибов, на северной ее маргиналии такой связи не обнаруживает.

Таблица 3

Нормированные коэффициенты регрессии видового разнообразия афиллофоридных макромицетов по таксационным параметрам древостоя

Природные зоны	Нормированные коэффициенты регрессии (β) индекса Шеннона ($-S$) по параметрам древостоя								
	Dm	C	Vmx	H	A	Vg	ΔV	Dg	B
Гипоарктика	0,08	1,97	-0,20	4,02	-1,02	-1,40	-0,50	-3,21	-0,65
Сев. тайга	2,54	2,12	3,14	-1,03	-0,04	-1,96	-1,46	-0,64	-1,89
Ср. и юж. тайга	-0,66	0,83	0,31	2,39	-0,67	-2,00	2,62	1,40	-1,54
Подтайга, л/степь	-1,14	-1,33	0,64	0,75	-0,05	-1,42	0,69	1,67	-0,20
Вся лесная зона	1,49	1,37	0,64	0,20	-0,32	-0,40	-0,56	-0,73	-0,89

Примечание. Выделены главные компоненты регрессии.

Переходя непосредственно к параметрам множественной регрессии, сразу отметим, что эта картина отличается от предыдущей, что обусловлено наличием связей между отдельными параметрами древостоев и их сложной комбинаторикой в процессе регрессии. В табл. 3 представлены не собственно параметры регрессионного уравнения, а их нормированные величины β , нивелирующие различия абсолютных значений факторов. В целом для лесной зоны Западной Сибири наибольший (и при том положительный) вес в регрессионной зависимости разнообразия грибов сохраняет диаметр отпавших деревьев (1,49), за ним следует сомкнутость древостоя (1,37), корреляция с которой была низкой и противоположной по знаку. Главными компонентами регрессии являются также бонитет ($-0,89$) и дефицит запаса ($-0,56$), имеющие меньший и при этом отрицательный вес в регрессии. Приближаются к ним по весу диаметр растущих деревьев ($-0,73$) и максимально возможный запас древесины (0,64). Иные параметры регрессии обнаруживаются при ее расчете для отдель-

ных широтно-зональных полос региона (см. табл. 3). При этом закономерного нелинейного перехода значений параметров регрессии от подзоны к подзоне по градиенту «север-юг», как в случае с коэффициентами корреляции, может и не просматриваться, что обусловлено сложной комбинаторикой взаимозависимых факторов, задействованных в расчете регрессии.

Таблица 4

Коэффициенты уравнения регрессии видового разнообразия афиллофороидных макромицетов по таксационным параметрам древостоя

Природные зоны	Коэффициенты регрессии (<i>b</i>) индекса Шеннона (<i>S</i>) по параметрам древостоя									
	<i>Dm</i>	<i>C</i>	<i>Vmx</i>	<i>H</i>	<i>A</i>	<i>Vg</i>	ΔV	<i>Dg</i>	<i>B</i>	<i>Const</i>
Гипоарктика	-0,037	-4,542	0,002	-0,497	0,015	0,018	0,010	0,554	0,069	-2,90
Сев. тайга	-0,821	-4,112	-0,020	0,076	0,001	0,013	0,025	0,087	0,149	-2,68
Ср. и юж. тайга	0,178	-2,577	-0,003	-0,250	0,022	0,018	-0,069	-0,371	0,147	-0,20
Подтайга, л/степь	0,192	2,442	-0,004	-0,053	0,001	0,010	-0,011	-0,274	0,015	-3,30
Вся лесная зона	-0,371	-3,557	-0,005	-0,017	0,007	0,003	0,012	0,152	0,057	-2,48

В табл. 4 представлены параметры регрессии для расчета уравнения видового разнообразия грибов (индекс Шеннона *S*) по таксационным параметрам древостоя в общепринятых единицах их измерения. Наиболее универсально уравнение для всей лесной зоны Западной Сибири (нижняя строка табл.):

$$S = -2,48 + 0,007A + 0,057B - 0,017H - 3,56C + 0,003Vg - 0,005Vmx + 0,012\Delta V + 0,152Dg - 0,37Dm \text{ (стандартная ошибка } \pm 0,37).$$

Аналогичное уравнение можно привести для расчета абсолютного числа видов на участке, включающем около 100 субстратов, несущих базидиомы афиллофороидных макромицетов:

$$N = 8,38 - 0,04A - 0,32B - 0,21H + 21,2C - 0,01Vg + 0,05Vmx - 0,02\Delta V - 0,43Dg + 2,51Dm \text{ (стандартная ошибка } \pm 4,1).$$

На рисунках 3 и 4 проиллюстрировано соотношение эмпирических и расчетных показателей видового разнообразия грибов соответственно двум приведенным выше уравнениям.

Таким образом, как для отдельных широтно-зональных полос Западно-Сибирской равнины, так и для всей лесной зоны региона характерны достаточно высокие коэффициенты множественной корреляции видового разнообразия афиллофороидных макромицетов с основным параметром древостоев, что дает возможность его расчетной оценки по уравнениям регрессии с использованием таксационных описаний.

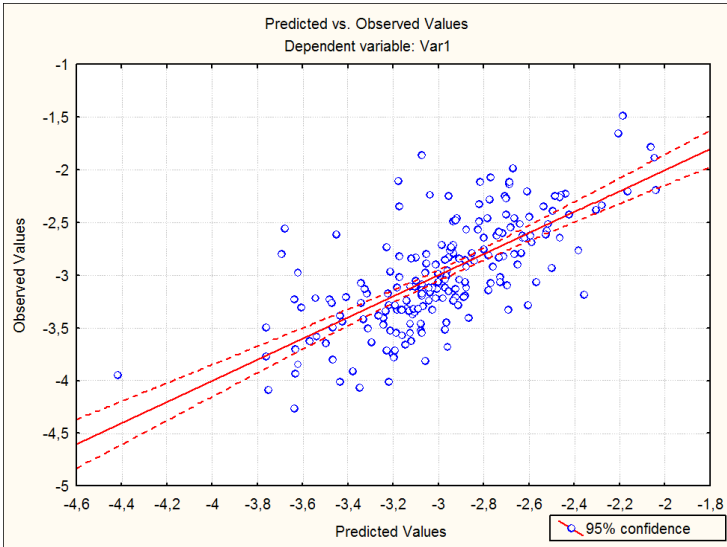


Рис. 3. Соотношение наблюдаемого и расчетного разнообразия афиллофороидных макромицетов *Betula*-комплекса (индекс Шеннона S) на лесных участках в Западной Сибири

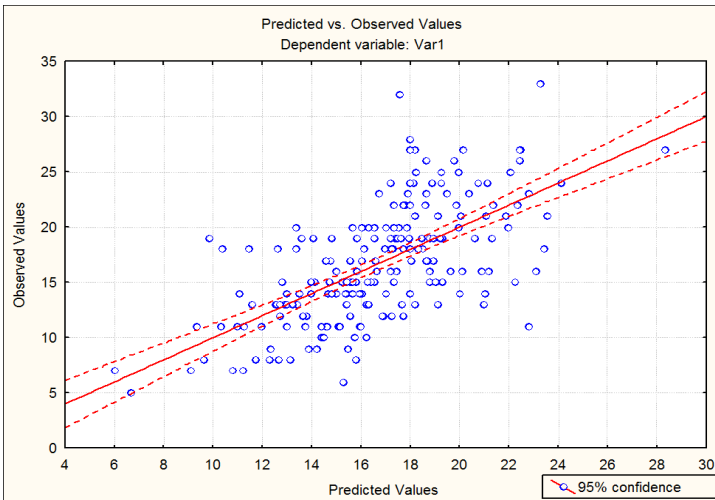


Рис. 4. Соотношение наблюдаемого и расчетного разнообразия афиллофороидных макромицетов *Betula*-комплекса (абсолютное число видов N) на лесных участках в Западной Сибири

Возможности расчета численности грибов также рассмотрены в рамках задачи оценки их видового разнообразия при тех или иных характеристиках древостоя, но уже в виде конкретных списков видов, отражающих также структуру доминирования. Данные табл. 5 показывают, что разные виды афиллофороидных макромицетов неодинаково пригодны для таких расчетов. Высокая детерминированность численности таксационными характеристиками древостоя отмечается, прежде всего, у многочисленных в регионе видов, особенно для стволовых паразитов березы *Inonotus obliquus* и *Phellinus igniarius* s.l., для которых коэффициент множественной корреляции R_{mn} достигает 0,89 (коэффициент детерминации R_{mn}^2 , соответственно, 0,79).

Таблица 5

Множественная и частная корреляция численности афиллофороидных макромицетов *Betula*-комплекса Западной Сибири с параметрами древостоев

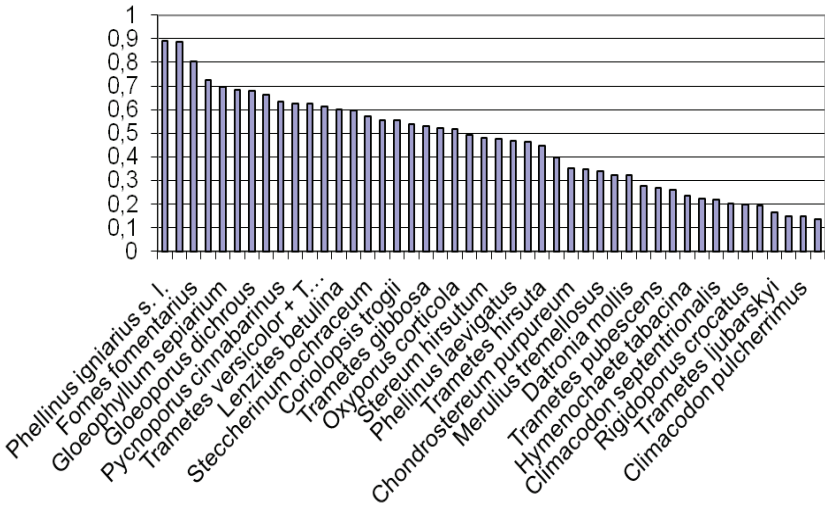
Виды грибов	Доля вида, %	R_{mn}	Частные коэффициенты корреляции (r) по параметрам древостоя								
			A	B	H	C	Vg	Vm	ΔV	Dg	Dm
<i>Phellinus igniarius</i> s. l.	7,02	0,89	0,73	-0,52	-0,20	0,24	0,04	-0,24	-0,54	0,33	-0,57
<i>Inonotus obliquus</i>	4,34	0,89	0,47	-0,62	-0,42	-0,20	-0,29	-0,44	-0,35	-0,16	-0,40
<i>Fomes fomentarius</i>	28,86	0,80	0,23	0,47	0,57	0,73	0,71	0,57	-0,35	0,74	-0,21
<i>Piptoporus betulinus</i>	11,35	0,73	-0,28	-0,48	-0,53	-0,10	-0,33	-0,52	-0,11	-0,14	-0,33
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	0,08	0,70	-0,18	-0,19	-0,22	-0,33	-0,20	-0,20	0,35	-0,30	0,11
<i>Inonotus radiatus</i>	0,52	0,68	0,19	-0,41	-0,33	-0,23	-0,26	-0,33	-0,21	-0,22	-0,23
<i>Gloeoporus dichrous</i>	0,94	0,68	0,38	-0,52	-0,35	-0,13	-0,25	-0,38	-0,26	-0,10	-0,33
<i>Bjerkandera adusta</i>	4,93	0,66	-0,22	0,53	0,39	-0,17	0,07	0,40	0,46	-0,17	0,59
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>	0,07	0,63	-0,24	-0,14	-0,22	-0,32	-0,20	-0,19	0,35	-0,29	0,14
<i>Ganoderma lipiense</i>	0,43	0,63	0,07	0,28	0,34	-0,11	0,11	0,36	0,27	-0,08	0,37
<i>Trametes versicolor</i> + <i>T. ochracea</i>	6,00	0,63	-0,26	0,22	0,09	-0,45	-0,22	0,09	0,57	-0,43	0,60
<i>Schizophyllum commune</i>	0,19	0,61	-0,03	0,23	0,21	-0,29	-0,09	0,22	0,40	-0,25	0,50
<i>Lenzites betulina</i>	1,30	0,60	-0,22	0,22	0,06	-0,31	-0,15	0,07	0,45	-0,30	0,49
<i>Irpex lacteus</i>	0,45	0,60	-0,31	-0,03	-0,19	-0,39	-0,28	-0,17	0,46	-0,38	0,34
<i>Steccherinum ochraceum</i>	1,84	0,57	-0,18	0,51	0,39	0,23	0,31	0,39	0,06	0,18	0,16
<i>Daedaleopsis confragosa</i> s. l.	5,68	0,56	-0,43	0,19	-0,03	0,01	-0,07	-0,01	0,10	-0,10	0,11
<i>Corioloopsis trogii</i>	0,08	0,55	-0,02	0,07	0,07	-0,33	-0,16	0,07	0,38	-0,29	0,43

<i>Fomitopsis pinicola</i>	3,68	0,54	0,07	0,39	0,46	0,33	0,48	0,46	-0,07	0,32	0,00
<i>Trametes gibbosa</i>	0,36	0,53	-0,04	0,26	0,25	-0,14	0,02	0,26	0,28	-0,13	0,37
<i>Trichaptum biforme</i>	6,02	0,52	-0,28	0,41	0,25	0,21	0,20	0,26	0,07	0,15	0,15
<i>Oxyporus corticola</i>	1,99	0,52	-0,16	0,40	0,32	0,02	0,15	0,34	0,21	0,00	0,31
<i>Plicaturopsis crispa</i>	0,51	0,49	-0,36	0,20	-0,02	-0,14	-0,12	-0,01	0,27	-0,20	0,27
<i>Stereum hirsutum</i>	2,41	0,48	-0,27	-0,05	-0,17	-0,42	-0,30	-0,15	0,42	-0,41	0,33
<i>Stereum subtomentosum</i>	2,18	0,48	-0,23	0,39	0,23	-0,08	0,05	0,24	0,29	-0,10	0,36
<i>Phellinus laevigatus</i>	0,94	0,47	0,11	-0,32	-0,20	0,07	-0,06	-0,20	-0,31	0,07	-0,32
<i>Cerrena unicolor</i>	3,79	0,46	-0,11	-0,25	-0,26	-0,41	-0,33	-0,25	0,20	-0,40	0,14
<i>Trametes hirsuta</i>	0,08	0,45	-0,09	0,17	0,08	-0,27	-0,15	0,08	0,34	-0,26	0,39
<i>Hapalopilus rutilans</i>	0,43	0,40	-0,24	-0,06	-0,20	0,03	-0,14	-0,21	-0,05	-0,04	-0,09
<i>Chondrostereum purpureum</i>	0,56	0,35	-0,26	-0,07	-0,17	-0,16	-0,19	-0,16	0,14	-0,21	0,09
<i>Steccherinum murashkinskyi</i>	0,41	0,35	-0,11	0,31	0,25	0,15	0,22	0,25	0,03	0,12	0,08
<i>Merulius tremellosus</i>	0,72	0,34	-0,17	0,07	0,00	-0,24	-0,14	0,02	0,22	-0,24	0,25
<i>Fomitopsis rosea</i>	0,01	0,32	-0,03	0,08	0,06	-0,21	-0,10	0,06	0,24	-0,19	0,28
<i>Datronia mollis</i>	0,27	0,32	-0,13	0,21	0,13	-0,09	-0,03	0,13	0,22	-0,10	0,28
<i>Laxitextum bicolor</i>	0,11	0,28	-0,14	0,11	0,04	-0,19	-0,11	0,04	0,24	-0,19	0,26
<i>Trametes pubescens</i>	0,23	0,27	0,04	-0,12	-0,12	-0,17	-0,13	-0,11	0,08	-0,14	0,05
<i>Pycnoporellus fulgens</i>	0,03	0,26	-0,02	0,14	0,13	-0,06	0,02	0,14	0,13	-0,06	0,17
<i>Hymenochaete tabacina</i>	0,03	0,24	-0,11	-0,01	-0,07	-0,06	-0,05	-0,07	0,10	-0,07	0,04
<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	0,75	0,22	-0,12	-0,01	-0,05	-0,17	-0,10	-0,04	0,12	-0,18	0,11
<i>Climacodon septentrionalis</i>	0,02	0,22	0,00	0,10	0,11	-0,07	0,02	0,12	0,11	-0,05	0,15
<i>Ischnoderma resinoseum</i>	0,02	0,20	-0,02	0,09	0,09	-0,07	0,00	0,09	0,12	-0,06	0,16
<i>Rigidoporus crocatus</i>	0,01	0,20	0,01	0,12	0,14	0,07	0,14	0,15	0,00	0,06	0,02
<i>Plicatura nivea</i>	0,01	0,19	0,13	-0,14	-0,08	0,00	-0,04	-0,09	-0,08	0,02	-0,10
<i>Trametes ljubarskyi</i>	0,01	0,17	-0,03	0,08	0,07	-0,07	-0,02	0,07	0,10	-0,06	0,13
<i>Tyromyces chioneus</i>	0,10	0,15	-0,12	0,05	-0,02	-0,01	-0,03	-0,02	0,05	-0,03	0,04
<i>Climacodon pulcherrimus</i>	0,01	0,15	-0,04	0,12	0,10	-0,04	0,03	0,10	0,10	-0,04	0,12
<i>Trametes cervina</i>	0,05	0,14	0,07	0,07	0,09	0,00	0,05	0,09	0,03	0,02	0,06

Близок к ним наиболее многочисленный разрушитель стволовой древесины погибших берез *Fomes fomentarius* ($R_{mn} = 0,80$). Всего около 20 видов имеют средний уровень коэффициента множественной корреляции ($R_{mn} \geq 0,50$). Численность большинства этих видов характеризуется довольно высокими частными коэффициентами корреляции с одним или несколькими из 9 рассмотренных параметров древостоя. Так, численность *Inonotus obliquus* определяется главным образом бонитетом, причем связь отрицательная, $R(B) = -0,62$. Численность *Phellinus igniarius* s.l. на березе помимо этого связана с высоким возрастом древостоя (0,73), с относительно малой толщиной стволового отпада (-0,57), с дефицитом запаса древесины (-0,54). Численность *Fomes fomentarius* тесно связана с наибольшим числом параметров древостоя, прежде всего с высокой сомкнутостью (0,73), запасом и толщиной растущих деревьев (0,71 и 0,74). Численность некоторых видов, характеризующихся довольно высоким коэффициентом множественной корреляции, не проявляет существенного уровня связи ни с одним из отдельных параметров древостоя. Таковы, в частности, немногочисленные, но характерные для березы на гарях *Gloeophyllum sepiarium* ($R_{mn} = 0,70$) и *Picnoporus cinnabarinus* ($R_{mn} = 0,63$). В целом же по мере уменьшения численности вида уровень ее множественной и частной связи с параметрами древостоя снижается и для редких видов (*Climacodon pulcherrimus*, *Trametes cervina* и др.) становится несущественным ($R_{mn} = 0,1-0,2$). Существенной связи между численностью и параметрами древостоя не выявлено и для некоторых довольно обычных видов (*Cylindrobasidium evolvens*, *Merulius tremellosus* и др.). В целом связь между численностью вида и степенью ее множественной детерминированности параметрами древостоя оценивается коэффициентом корреляции 0,50 (рис. 5).

Для исследованных разностей выявлен широкий диапазон связи численности грибов с параметрами древостоя. Так, в целом по региону наибольшую положительную связь с возрастом древостоя ($R = 0,74$) проявляет стволовой паразит *Phellinus igniarius* (ложный трутовик), наибольшую отрицательную связь (-0,44) — веточно-вершинный гриб *Daedaleopsis confragosa* s.l. Между ними, образуя экологический континуум, выстраивается ряд видов грибов с промежуточными значениями связи (рис. 6).

Множественный коэффициент корреляции



Относительная численность грибов

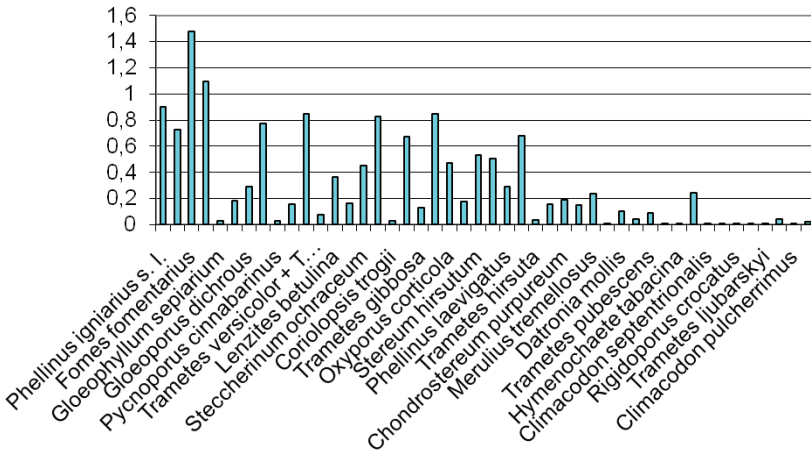


Рис. 5. Соотношение численности видов в *Betula*-комплексе и ее скоррелированности с характеристиками древостоя

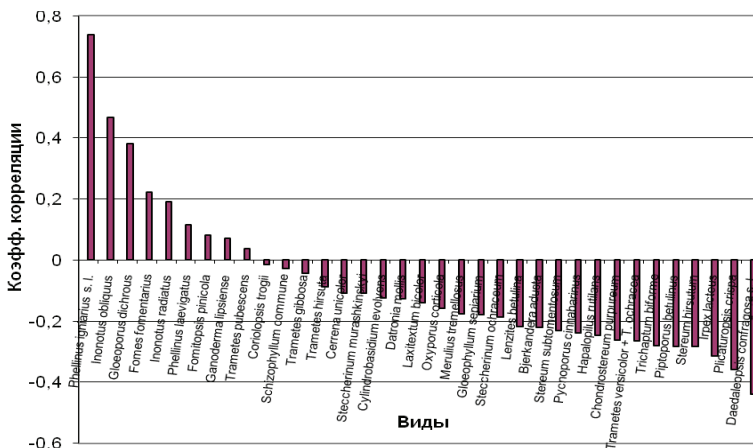


Рис. 6. Ранжированный ряд афиллофороидных грибов западносибирского *Betula*-комплекса по корреляции численности вида и возраста древостоя А

Аналогичный ранжированный ряд афиллофороидных грибов выстраивается по каждому частному коэффициенту корреляции. На рис. 7 представлен ряд, характеризующий корреляцию численности видов с диаметром стволового отпада. Существенным отличием двух представленных рядов является преобладание правого плеча (отрицательных связей) в первом случае, и преобладание левого плеча (положительных связей) во втором.

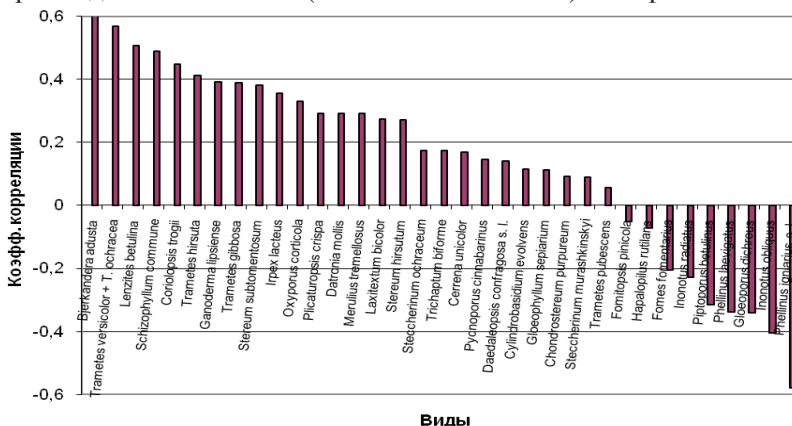


Рис. 7. Ранжированный ряд афиллофороидных грибов западносибирского *Betula*-комплекса по корреляции численности вида и диаметра стволового отпада

То есть численность лишь немногих грибов, прежде всего стволовых паразитов и разрушителей мертвой стволовой древесины, положительно связана с возрастом древостоя. Численность же большинства видов положительно связана с диаметром стволового отпада, при этом немногочисленные виды левого плеча с рис. 6 попадают в небольшое правое плечо рис. 7, а стволовые паразиты в этих двух рядах занимают противоположное положение. Таким образом, возраст древостоя и диаметр стволового отпада во многом одинаково, но разнонаправленно определяют численность афиллофороидных грибов, вследствие чего эти показатели частично перекрывают друг друга при расчете уравнения множественной регрессии.

Представленные выше примеры распределения грибов включают материалы, собранные по всей лесной зоне Западной Сибири и имеют в себе наложение закономерностей разных биотических уровней: регионального, широтно-зонального, локально-ценотического (биоценоз), элементарно-ценотического (микоценоз). Дифференциация региональных данных по широтно-зональным компонентам соответствует более низкому уровню обобщения, и составленные в их рамках ряды грибов имеют несколько другой порядок видов, определяемый их закономерно меняющимися экологическими связями от подзоны к подзоне (рис. 8, 9).

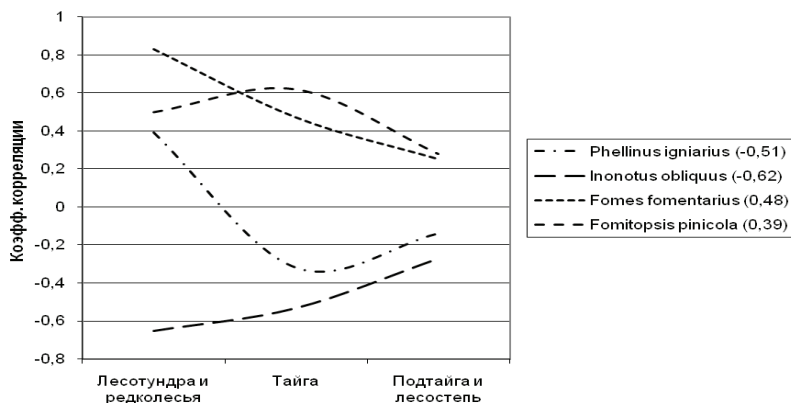
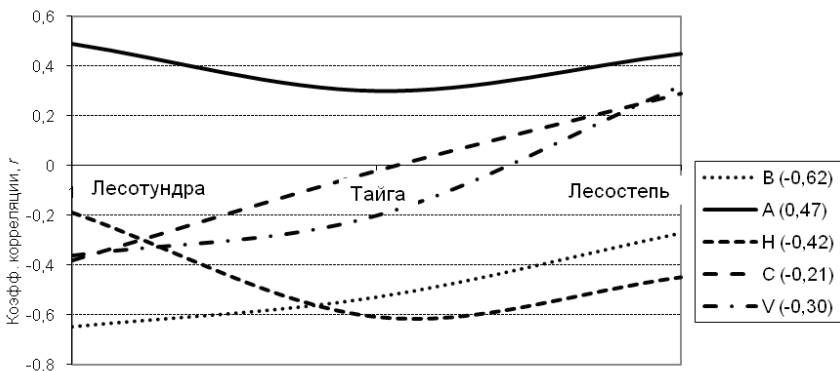
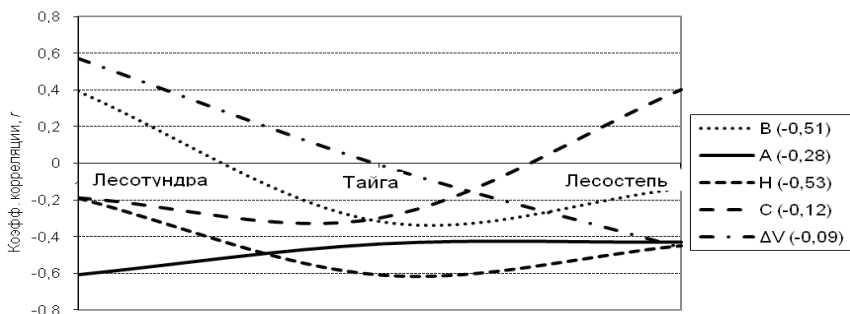


Рис. 8. Изменение связи численности афиллофороидных грибов *Betula*-комплекса с бонитетом леса на широтно-зональном градиенте Западной Сибири (в скобках указана величина связи на уровне всего региона)



Inonotus obliquus



Piptoporus betulinus

Рис. 9. Изменение связи численности стволового паразита *Inonotus obliquus* и характерного для молодяков *Piptoporus betulinus* с параметрами березовых древостоев на широтно-зональном градиенте Западной Сибири (в скобках указана величина связи на уровне всего региона)

На рис. 8 показано изменение связи численности стволовых паразитов (*Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius* s. l.) и основных разрушителей стволовой древесины мертвых берез (*Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*) с бонитетом леса в диапазоне от лесотундры до лесостепи Западной Сибири. Несмотря на значительную функциональную близость видов, каждому из них соответствует уникальная кривая изменения величины и знака связи на широтно-зональном градиенте лесной зоны региона.

В целом уровень связи уменьшается в направлении к югу лесной зоны, что объясняется увеличением числа экологических факторов, определяющих развитие грибов. Вместе с тем для *Phellinus igniarius* s.l. и *Fomes fomentarius* отмечается параболический характер кривых, сближающий уровень связи в их маргинальных зонах.

На рис. 9 показано изменение связи численности *Inonotus obliquus*, характерного для старых березняков, и *Piptoporus betulinus*, характерного для молодняков с рядом таксационных параметров в том же диапазоне. По всем параметрам (за исключением высоты древостоя H) линии изменения величины и знака связи на широтно-зональном градиенте для этих видов различны, они могут иметь форму, близкую к параболической или к прямой, но никогда не параллельны оси абсцисс.

Рассмотренные выше примеры показывают, что закономерности расчета численности видов, установленные в рамках одной лесной подзоны региона, как правило, нельзя распространять на другие его подзоны, однако возможно установление единых общерегиональных закономерностей более высокого уровня, сопровождающихся высокими показателями связи.

Проведенный анализ позволяет составить уравнения множественной регрессии для оценки численности активных видов *Betula*-комплекса Западной Сибири по параметрам древостоя; соответствующие коэффициенты представлены в табл. 6.

Таблица 6

Параметры множественной регрессии для расчета численности видов древесных грибов по характеристикам древостоя

Вид	Rm	Коэффициент регрессии по параметрам древостоя*									
		A	B	H	C	Vg	Vmx	ΔV	Dg	Dm	Const
<i>Phellinus igniarius</i>	0,89	0,34	0,31	2,53	-43,50	-0,06	-0,28	0,17	4,34	-3,23	-11,57
<i>Inonotus obliquus</i>	0,89	0,44	1,31	-3,50	3,51	-0,03	0,21	-0,05	-4,32	-3,69	8,00
<i>Fomes fomentarius</i>	0,80	-0,22	-0,81	1,31	9,80	0,04	-0,04	-0,06	4026	2,93	4,39
<i>Piptoporus betulinus</i>	0,73	-0,54	-1,15	5,31	-91,84	-0,23	-0,18	0,45	8,84	-9,84	52,73
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	0,70	-0,00	0,02	0,11	-3,74	-0,01	-0,00	0,07	0,29	-0,94	-0,14
<i>Bjerkandera adusta</i>	0,66	-0,03	0,22	0,28	-11,40	-0,06	0,03	-0,04	0,70	0,19	2,20
<i>Ganoderma lipsiense</i>	0,63	0,02	-0,14	-0,41	12,27	-0,03	0,08	0,03	-071	0,12	-1,63
<i>Schizophyllum commune</i>	0,61	0,01	-0,08	-0,17	6,53	-0,02	0,03	0,00	-0,38	0,19	-0,96

Примечание. * Обозначения см. выше по тексту.

В частности, для *Phellinus igniarius* s.l. ($R_{mn} = 0,89$) уравнение имеет вид:

$$N(\%) = 0,34A + 0,31B + 2,53H - 43,49C - 0,06Vg - 0,28Vm + 0,17\Delta V + 4,34Dg - 3,23Dm - 11,57.$$

Такая множественная регрессия в отличие от частных связей подразумевает, что экологическая роль большинства видов древесных грибов изменяется в зависимости от зонально-типических условий в рамках фундаментальной ниши. Отмеченные закономерности существенны для охраны и практического использования грибов.

ЛИТЕРАТУРА

Арефьев С. П. Сообщество дереворазрушающих грибов как отражение структуры и состояния леса // Сиб. экол. журн. 2007. № 2. С. 235–249.

Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск: Наука, 2010. 260 с.

Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. Г. Стороженко, В. И. Крутова. Т. 2. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. 311 с.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.

Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Вартапетов Л. Г. и др. Многомерный анализ животного населения (на примере земноводных, птиц и мелких млекопитающих равнинной части Ханты-Мансийского автономного округа) // Сиб. экол. журн. 2004. № 5. С. 671–686.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.

Mandelbrot B. B. Les Objets Fractals: Forme, Hasard et Dimension. Paris: Flammarion, 1975. 412 p.

II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состояние и биологическая продуктивность осиновых древостоев в связи с поражением их сердцевинной гнилью

Б. П. Чураков

Осина, тополь дрожащий, *Populus tremula* L., встречается почти повсеместно в европейской и азиатской частях нашей страны. Площадь осиновых лесов составляет около 2 % площади всех лесов РФ. В малоосвоенных лесах осина редко образует чистые древостои. Она чаще всего растет вместе с другими лесообразующими породами. В лесах с высоким объемом лесозаготовок осина занимает большие площади, активно участвуя в процессе смены пород. Там, где проводятся сплошные рубки леса, площадь осинников непрерывно увеличивается. Вполне допустимо, что и после лесных пожаров на горях развиваются осинники. Это связано с тем, что осина очень активно и быстро размножается корневыми отпрысками. Не менее важным ее качеством явилось и то, что многочисленные боковые поверхностные корни осины, несущие огромное количество придаточных почек, отходят от дерева иногда на 30–35 м. Поэтому для появления осинового леса на вырубке достаточно небольшой примеси осины в составе древостоя. По свидетельству С. С. Пятницкого (1963), если на 1 га леса имеется всего 10–12 деревьев осины, то после рубки может образоваться густой осинный молодняк корнеотпрыскового происхождения. Таким образом, осина становится неременным спутником хозяйственной деятельности человека.

Осина — дерево первой величины, достигающее 30 м высоты и диаметра до 1 м. Долговечность осины, по сравнению с другими древесными породами, невелика. Считается, что осина живет лет 60–80, хотя есть данные о продолжительности ее жизни до 120 лет (Ванин, 1960). Вследствие очень быстрого роста осина достигает больших размеров.

В возрасте 50–60 лет деревья могут иметь высоту до 24 м и диаметр на высоте груди 60 см. Более старые осины при благоприятных условиях достигают 30 и более метров высоты и диаметра у комля в 1,5–1,8 м (Кайгородов, 1931). Осина обладает высокими почвоулучшающими свойствами. Наибольших размеров осиновые деревья достигают у нас в лесах между 50° и 60° с.ш. В наибольших же количествах осина встречается в лесах средней и северной части России.

Большой распространенностью в лесах осина обязана главным образом своей малой прихотливостью к условиям местопроизрастания. Она встречается на самых разнообразных почвах, избегая слишком болотистых мест. Особенно благоприятны ей свежие, даже сырые (но только не мокрые), богатые перегноем низменные местности, называемые в народе «раменья» (Кайгородов, 1931). Переносит некоторую солонцеватость почвы. Основные местообитания осины – это серые лесные, иногда темно-серые лесные суглинистые или тяжело-супесчаные почвы. На сухих каменистых и песчаных, а также заболоченных почвах осина довольно быстро отмирает. Порода светолюбива и зимостойка.

Ствол у осины гладкий, ровный, колоннообразный, даже у деревьев, выросших на свободе. Ствол сравнительно мало разрастается в сучья и начинает разветвляться лишь высоко над землей. У осины, выросшей в лесу между другими деревьями, ствол очень высоко очищается от сучьев.

Кора у молодых осин желтовато-серая, у взрослых деревьев в нижней части ствола темно-серая, с продольными трещинами, в верхней части серовато-зеленая или зеленовато-серая, более или менее гладкая. Цветет осина рано весной до распускания листьев. Плодоносит почти ежегодно, начиная с 20 лет. Плоды созревают в мае–июне. Всхожесть свежесобранных семян 85–100 %, но быстро теряют всхожесть: через 2–3 месяца, а иногда и через 2 недели они становятся полностью невсхожими.

Корневая система осины состоит из довольно мощных боковых корней, расходящихся от дерева в стороны на 20–30 м. Стержневой корень вскоре прекращает свой рост. Возобновление осины в основном происходит корневыми отпрысками, которые в массе образуются после рубки дерева. Д. Н. Кайгородов (1931) считает, что корни осины могут в течение многих лет находиться в почве без признаков жизни, но при наступлении благоприятных условий (при доступе света к почве и др.) корни как бы оживают и дают многочисленные отпрыски.

Возобновление пневой порослью наблюдается очень редко у молодых деревьев. Семенное возобновление возможно лишь при благоприятной влажности почвы и отсутствии густой травянистой растительности. С первых лет жизни осина растет очень быстро, давая иногда годовой прирост по высоте более 1 м, к 20–25 годам она достигает возраста возмужалости, т. е. начинает ежегодно цвести и плодоносить.

Весной осина распускается одной из последних, почти одновременно с липой. «Как осина задрожит, так и скот в поле сыт», — говорится в народной поговорке. Листья у осины бывают разнообразной формы и величины. У взрослых и старых деревьев они большей частью имеют округлую форму, на конце слегка заострены, а по краям очень неправильно и тупо зазубрены — выямчато-зубчатые, вначале опушенные, позднее голые, с верхней стороны темно-зеленые, с нижней серовато-зеленые. Листья молодых осин имеют обычно сердцевидную форму (как у липы), вытянуты в длину, заострены на конце, покрыты волосками и нередко бывают очень большими. Черешок листа очень длинный, часто длиннее листовой пластинки и широко сплюснут с боков. Вследствие такой своеобразной формы черешка жесткий и довольно тяжелый лист осины имеет очень неустойчивое положение и, при малейшем дуновении ветерка, быстро колеблется — дрожит.

Древесина осины безъядерная, имеет желтовато-белый цвет, нередко с ложным красновато-бурым ядром, которое образуется в начальной стадии заражения ее ложным трутовиком. Древесина легкая, мягкая и рыхлая, легко раскалывается топором, хорошо режется, мало коробится и трескается. При эксплуатации в сухих условиях древесина осины довольно прочная, при использовании ее во влажных условиях быстро гнивает. Древесина осины применяется в строительстве, в целлюлозно-бумажной промышленности, в спичечном производстве, для устройства срубов домов, бань, колодцев, изготовления различных щепных товаров, фанеры, клепки, лопат и других товаров широкого потребления. Из коры осины получают деготь точно так же, как и из бересты березы. Но в чистом виде осиновый деготь редко употребляется. Обычно его примешивают к березовому дегтю. В некоторых местностях осиновое корье употребляют также и на дубление кож, хотя оно и намного уступает в этом отношении дубовому и ивовому корью.

В лесистых и бедных кормовыми травами северных областях осиновый лист служит хорошим кормом домашнему скоту, особенно овцам. По данным Д. Н. Кайгородова (1931), 800 г осиновых листьев по питательности приравняются к 1 кг хорошего лугового сена.

Часто осиновые дрова пережигают на уголь, который находит применение в быту и промышленности. Как вид топлива осина значительно уступает березе, сосне и даже ели. Осиновые дрова горят очень быстро, с большим пламенем, но, обладая малой теплотворной способностью, слабо нагревают печь. В отличие от дров из других пород, осиновые дрова обладают одним положительным свойством: при сгорании они очищают печные трубы от сажи.

В настоящее время существующие естественные осиновые древостои имеют в основном порослевое происхождение. По В. Г. Стороженко и др. (1987), для этих древостоев характерна клоновая структура. При этом каждый клон состоит из генетически однородных деревьев, появившихся вегетативным путем от родительского дерева. Занимаемая одним клоном площадь может быть различной — от нескольких десятков квадратных метров до сотен гектаров. Осинники семенного происхождения по генетической структуре более разнородны, поскольку на одну и ту же площадь попадают семена с различными генетическими характеристиками.

В. Г. Стороженко и др. (1987) отмечают, что клоновое строение естественных осинников имеет как положительные, так и отрицательные стороны. К положительным сторонам относится то, что генетически однородные осинники обладают наследственно обусловленными свойствами устойчивости и производительности и поэтому могут быть использованы для получения качественного сырья для промышленности или выделены как генетические резерваты для маточных плантаций. К отрицательным сторонам относится то, что клоновая структура при плохих наследственных характеристиках осинников обуславливает наличие больших площадей древостоев, неустойчивых к гнилевым болезням, что резко снижает их производительность, приводит к расстройству осиновых древостоев и накоплению в них ветровала и бурелома.

Накопление спелых и перестойных осинников, которые часто приходят на смену высокопроизводительным древостоям, приводит к снижению общей продуктивности насаждений. Поэтому с практической точки зрения очень интересен вопрос определения общей фитомассы древостоев осины и депонированного в них углерода. Поскольку спелые и перестойные древостои осины в основном поражены сердцевинной гнилью и имеют вегетативное происхождение, биологическая продуктивность определялась именно для таких древостоев.

Определен запас на 1 га валежной, сухостойной и сырораствующей древесины, общая фитомасса и депонированный углерод в осиновых древостоях Ульяновской области V и VI классов возраста, III класса бонитета с полнотой 0,7 (табл. 1).

Таблица 1

Общий запас, фитомасса и депонированный углерод в валежной, сухостойной и сырораствующей древесине в осиновых древостоях

	V класс возраста			VI класс возраста		
	Запас древесины м ³ /га	Общая фитомасса, т/га	Содержание углерода, т/га	Запас древесины м ³ /га	Общая фитомасса, т/га	Содержание углерода, т/га
Осинник осоково-сньгтьевый	152,4	75,5	37,8	159,9	79,3	39,7
Осинник сньгтьево-осоковый	158,8	78,7	39,3	164,6	81,6	40,8
Осинник сньгтьевый	163,3	81,0	40,5	172,4	85,5	42,7
Среднее	158,2	78,4	39,2	165,6	82,1	41,0

Данные табл. 1 показывают, что в осиновых древостоях V класса возраста на 1 га накапливается 78,4 т фитомассы, в которой депонировано 39,2 т углерода, в древостоях VI класса возраста на 1 га накапливается 82,1 т фитомассы, в которой содержится 41,0 т углерода. Наблюдается небольшое увеличение фитомассы и депонированного углерода по мере увеличения возраста древостоев и улучшения лесорастительных условий.

Осиновые леса европейской России имеют вторичное происхождение. Как отмечает В. В. Благовещенский (2005), они сменили коренные, а нередко и вторичные леса после рубок, особенно сплошных. Но, несомненно и то, что в коренном растительном покрове европейской России осина имела, но в виде небольшой примеси. Следовательно, осина, как считает В. В. Благовещенский, никогда не была основной лесообразующей породой. Отсутствие доминирования осины в первичных лесах связано с биологическими и экологическими особенностями этой древесной породы. Она очень светолюбива, поэтому под пологом ненарушенных лесов, характеризующихся большой сомкнутостью полога и густым подлеском, осина не могла сколько-нибудь успешно развиваться. По сравнению с другими древесными породами (сосной, дубом, березой, липой) осина очень недолговечна, что также ограничивает

возможности ее распространения. Способность осины успешно размножаться корневыми отпрысками не могла быть реализована в ненарушенных лесах, поскольку обильные корневые отпрыски у осины появляются только после рубки дерева.

Занимая огромный ареал и произрастая в различных лесорастительных условиях, осина отличается большим разнообразием, имеет многочисленные географические, экологические, морфологические и другие формы. Но нужно отметить, что все это внутривидовое разнообразие осины до сих пор изучено недостаточно. Наиболее обстоятельно изучены морфологические формы в связи с их хозяйственным значением. На наличие таких форм осины еще в XIX веке обратили внимание известные ученые Ф. Майер, Н. С. Нестеров, В. М. Черняев (Молотков и др., 1982).

Более или менее четко в лесах выделяются имеющие важное хозяйственное значение формы осины по цвету и строению коры. Е. Г. Орленко и В. Д. Арещенко (Молотков и др., 1982) выделили в Белоруссии 4 формы осины по цвету коры: серокорую, зеленокорую, светлокорую и темнокорую; на Среднем Урале — зеленокорую, темно-серокорую и темнокорую; в Новосибирской области — зеленокорую, зеленовато-серокорую, серокорую и светлокорую; в Латвии — зеленокорую, светло-серокорую и темно-серокорую. Во всех этих местах зеленокорые формы осины отличались лучшим ростом, высокой устойчивостью к гнилям и лучшим качеством древесины. В Латвии такими же высокими показателями отличается светло-серокорая форма.

Особого внимания в лесном хозяйстве заслуживает гигантская форма осины, впервые обнаруженная и описанная Нильсоном-Эле в 1935 году в Швеции (Молотков и др., 1982). Гигантская осина является триплоидной формой. От типичной формы осины она отличается более крупными размерами всех частей ствола, вдвое более сильным ростом и устойчивостью к гнили. В лесах России также обнаружены исполинские быстрорастущие формы осины. В Костромской области А. С. Яблоковым (1963) был выделен мужской клон триплоидной осины. В Курской области триплоидный женский клон был обнаружен и описан С. П. Иванниковым (1958).

В разных частях ареала были выявлены фенологические формы осины. Рано- и позднезапускающиеся формы осины выявлены в Поволжье, Заилийском Алатау и других местах (Молотков и др., 1982). Отмечается, что позднезапускающаяся форма осины имеет более высокие физико-механические свойства древесины и более высокую производительность.

Осина, произрастающая в лесах Ульяновской области, по ряду внешних морфологических признаков и, прежде всего, по цвету коры может быть отнесена к трем основным внутривидовым формам: серокорой, зеленокорой и серо-зеленой (переходная между названными формами). Хотя необходимо отметить, что в лесах области можно встретить деревья белокорой и темнокорой форм, причем темнокорая осина встречается чаще, чем белокорая, но несколько реже, чем серокорая и зеленокорая формы.

По нашим наблюдениям, в более влажных и пониженных местообитаниях чаще встречаются серокорая и темнокорая формы осины. Белокорая и зеленокорая формы характерны для менее влажных и повышенных местообитаний. Серо-зеленая осина занимает между ними промежуточное положение. Причем если белокорая, темнокорая, серокорая и серо-зеленая формы чаще всего формируют чистые осиновые древостои, то зеленокорая осина часто растет в смеси с другими лиственными и хвойными породами, например, с березой и сосной.

Изучено соотношение 3-х основных внутривидовых форм осины (серокорая, серо-зеленая и зеленокорая) в осиновых древостоях Ульяновской области. Исследования проводились в трех типах леса: осинниках осоковом, осоково-снытьевом и снытьево-осоковом, V класса возраста, III класса бонитета с полнотой 0,8 (табл. 2).

Таблица 2

Распределение внутривидовых форм осины в осиновых древостоях

Пр. пл.	Тип леса: осинник	Число деревьев, шт.	В том числе		
			серокорые, шт.	зеленокорые, шт.	серо-зеленые, шт.
1.	Осоковый	100	35,3 ± 1,0	12,6 ± 0,8	52,0 ± 1,1
2.	Осоково-снытьевый	100	38,1 ± 1,0	19,1 ± 0,9	42,8 ± 0,9
3.	Снытьево-осоковый	100	39,0 ± 1,1	24,2 ± 0,8	36,7 ± 0,8
	Среднее	100	37,5	18,6	43,9

В обследованных древостоях преобладающей внутривидовой формой осины является серо-зеленая форма, которая в среднем составляет 43,9 % от общего количества учтенных деревьев, меньшее распространение имеют серокорая (37,5 %) и особенно зеленокорая (18,6 %) формы. Поскольку белокорая и темнокорая формы осины встречаются редко, при исследовании они не учитывались.

Многолетний опыт отечественного практического лесоводства показывает, что осина очень страдает от поражения сердцевинной гнилью. Еще Н. С. Нестеров (1933) отмечал, что «Самая важная болезнь осины есть сердцевинная гниль, она немало препятствует употреблению осины для разных хозяйственных потребностей, понижая ценность осиновых насаждений». Особенно часто осина заражается ложным осиновым трутовиком в сырых и мокрых местообитаниях. Иногда по наружному виду дерево кажется совершенно здоровым, после же рубки оказывается совершенно гнилым и часто дуплистым. По данным Т. Н. Барсуковой, О. П. Мамедовой (2001), начальное заражение деревьев осины ложным осиновым трутовиком *Phellinus tremulae* (Bond.) Bond. et Boriss. в виде серовато-буроватой или красновато-бурой окраски центральной части ствола можно наблюдать у деревьев уже в возрасте 10–15 лет, при этом под корой хорошо видна черная сеть ризоморф и гниль распространяется вниз и вверх по стволу на значительное расстояние. К 30–40 годам зараженность деревьев ложным осиновым трутовиком может достигать 90 %. В литературе встречаются сведения о том, что гниль от осинового трутовика может переходить через корни на молодые корневые отпрыски. Например, Н. С. Нестеров (1993) причиной заражения деревьев ложным осиновым трутовиком считал разрыв корней при раскачивании деревьев и проникновение гиф гриба через оборванные или пораненные корни в ствол. Однако С. И. Ванин (1960), А. С. Яблоков (1963), С. В. Шевченко и А. В. Цилюрик (1986) не поддерживают эту точку зрения. Дело в том, что гниль в стволе от этого трутовика не достигает поверхности земли и не переходит в корни. Проведенная нами разделка модельных деревьев осины подтвердила это положение.

Заражение деревьев происходит чаще всего через отмершие сучья и обломанные ветви, реже — через сухобочины и механические повреждения ствола и ветвей. Заражение осуществляется споровой инфекцией, которая попадает в пазухи сучьев в местах их прикрепления к стволу и затем проникает внутрь ствола. При этом в зоне вставания сучьев в ствол вначале появляются и развиваются грибы, создающие благоприятные условия для роста, развития и внедрения в древесину ствола возбудителя стволовой гнили. В. А. Соловьев (по: Стороженко и др., 1987) провел детальные исследования состава грибов, обитающих в зоне мертвых сучьев. Он выделил два этапа в процессе заражения дерева. На первом этапе сучья заселяются деревоокрашивающими грибами, которые создают условия для дальнейшей колонизации сучьев. На

втором этапе (примерно через 25 лет после отмирания ветвей) сучья могут заселяться дереворазрушающими грибами, в том числе и ложным осиновым трутовиком. Необходимо отметить, что общая устойчивость корнеотпрысковых древостоев ниже семенных, и они поражаются сердцевинной гнилью чаще и интенсивнее.

Гриб вызывает гниль коррозийно-деструктивного типа. В первой стадии гниения древесина приобретает бледно-розовый цвет с красновато-бурой окраской периферической части. Во второй стадии древесина становится буровато-красной, а в третьей – белой или желтоватой. На последней стадии гниения гнилая древесина отделена от здоровой древесины темно-серой каймой шириной 2–3 мм, вокруг которой на свежих поперечных срезах хорошо видна зеленоватая полоса раневого ядра шириной около 1 см. В трещинах разрушенной древесины видны скопления рыжевато-бурой грибницы. Гнилая древесина имеет волокнистую структуру.

Плодовые тела ложного осинового трутовика многолетние, деревянистые, по форме – от полукопытообразных на стволах до распростертых на ветвях. Число плодовых тел на стволе одного дерева может быть очень значительным, в среднем от 5 до 15 штук. Определенный практический интерес представляет картина расположения плодовых тел на различных частях дерева и относительно сторон света. Нами изучено распределение плодовых тел с южной, северной, западной и восточной сторон дерева в осинниках Ульяновской области. Исследования проводились в осиннике снытьево-осоковом (табл. 3).

Таблица 3

Распределение плодовых тел по сторонам света

№ п/п	Форма осины	Число деревьев, шт.	Всего плодовых тел, шт./дер.	Южная сторона, шт./дер.	Северная сторона, шт.	Восточная	Западная
1.	Серокорая	10	28,25 ± 0,73	7,43 ± 0,68	8,67 ± 0,56	6,48 ± 0,71	5,67 ± 0,62
2.	Зеленокорая	10	16,43 ± 0,65	4,12 ± 0,68	6,21 ± 0,62	3,67 ± 0,66	2,43 ± 0,60
3.	Переходная	10	21,16 ± 0,67	5,76 ± 0,60	7,16 ± 0,71	4,64 ± 0,64	3,60 ± 0,66
Среднее		10	21,95	5,77	7,35	4,93	3,90

В среднем на одном дереве в осиннике снытьево-осоковом насчитывается 21,95 плодовых тел трутовика. На северной стороне дерева отмечено наибольшее количество плодовых тел, в среднем 7,35 штук, наименьшее количество – на западной стороне 3,90 штук.

Такая же закономерность наблюдается во всех внутривидовых формах осины.

Плодовые тела осинового трутовика располагаются на разных частях дерева. Изучено распределение плодовых тел по отдельным частям дерева в осиннике снытьево-осоковом (табл. 4).

Таблица 4

Распределение плодовых тел по дереву

№ п/п	Форма осины	Число деревьев, шт.	Всего плодовых тел, шт./дер.	На стволе, шт./дер.	На отмерших ветвях, шт./дер.	На живых ветвях, шт./дер.
1.	Серокорая	10	28,25 ± 0,73	18,51 ± 0,69	8,16 ± 0,72	1,58 ± 0,73
2.	Зеленокорая	10	16,43 ± 0,65	9,86 ± 0,71	5,23 ± 0,67	1,34 ± 0,69
3.	Переходная	10	21,16 ± 0,67	12,47 ± 0,74	7,26 ± 0,70	1,43 ± 0,66
	Среднее	10	21,95	13,62	6,88	1,45

В среднем по всем внутривидовым формам осины наибольшее число плодовых тел располагается на стволе (13,62 %), меньше всего – на живых ветвях (1,45 %). Это связано, по-видимому, с тем, что мицелий гриба локализуется в основном в спелой древесине стволовой части дерева, где получает наибольшее количество питательных веществ.

В зависимости от места образования плодовые тела приобретают различную форму: копытообразную, желвакообразную, подушковидную, полураспростертую и полностью распростертую. Изучено распределение форм плодовых тел осинового трутовика на деревьях осины различных внутривидовых форм в осиннике снытьево-осоковом (табл. 5).

Таблица 5

Распределение форм плодовых тел осинового трутовика на деревьях в осиннике снытьево-осоковом

Форма осины	Число деревьев, шт.	Всего плодовых тел, шт./дер.	Копытообразные, шт./дер.	Желвакообразные, шт./дер.	Подушковидные, шт./дер.	Полураспростертые, шт./дер.	Распростертые, шт./дер.
Серокорая	10	28,25 ± 0,73	6,54 ± 0,76	5,64 ± 0,69	4,31 ± 0,82	5,32 ± 0,67	6,44 ± 0,71
Зеленокорая	10	16,43 ± 0,65	4,83 ± 0,70	3,74 ± 0,62	1,29 ± 0,59	3,83 ± 0,71	2,74 ± 0,61
Переходная	10	21,16 ± 0,67	5,86 ± 0,68	4,21 ± 0,74	2,40 ± 0,71	4,22 ± 0,73	4,47 ± 0,72
Среднее	10	21,95	5,74	4,53	2,67	4,46	4,55

В обследованных древостоях на стволах осины больше всего встречаются плодовые тела осинового трутовика копытообразной формы (в среднем 5,74 плодового тела на 1 дерево) и меньше всего – подушковидной формы (2,67 шт./дер.). На боковых ветвях полураспростертая и распростертая формы плодовых тел встречаются примерно одинаково (соответственно 4,46 и 4,55 шт./дер.). Такая же закономерность выявлена и для отдельных внутривидовых форм осины.

Академик А. С. Яблоков (1963) приводит данные о динамике грибного поражения осинников, сравнивая наблюдения Варгаса де Бедемара с данными П. Н. Борисова и Н. Е. Декатова для осинников Ленинградской области. Столетняя эксплуатация осинников привела к возрастанию пораженности с 6–15 % в возрасте 50 лет и 20–30 % в возрасте 80 лет в середине XIX столетия до почти сплошной пораженности в середине XX столетия. По данным Н. Н. Гаврицковой и И. И. Алексеева (1991), пораженность осинников в Среднем Поволжье составляет в 30–35 лет – 30,8 %, 45–50 лет – 30,2 %, 65–80 лет – 82 %. А. М. Жуков (1978) отмечает высокую степень фаутиности производных осинников в Присалаирье (40,2 % в VI классе возраста и 80,4 % в VII классе возраста). По его данным в осинниках младших классов возраста (III–IV) грибными заболеваниями поражены в основном деревья, отставшие в росте и развитии. В старших насаждениях гнилями поражены деревья всех ступеней толщины. Образование плодовых тел трутовиков в массовом количестве происходит в V классе возраста. По нашим данным (табл. 6), средняя зараженность обследованных осиновых древостоев по трем типам леса Ульяновской области составляет 91,09 % (Чураков, Белоногов, 2008).

Наблюдается небольшое увеличение степени зараженности деревьев всех форм осины трутовиком по мере улучшения лесорастительных условий от осинника осокового к осиннику снытьево-осоковому (соответственно в среднем от 88,5 к 93,6 %). Во всех типах леса отмечена более высокая зараженность трутовиком деревьев серокорой формы (в среднем 96,3 %). Зеленокорая форма осины заражена трутовиком меньше, зараженность ее в среднем составляет 86,3 %. Серо-зеленая форма осины поражена трутовиком в среднем на 90,6 %.

По свидетельству А. С. Яблокова (1963) и Л. И. Михайлова (1985), самая здоровая осина произрастает на богатых и влажных почвах. Т. Н. Барсукова, О. В. Мамедова (2001) отмечают, что зараженность деревьев ложным осиновым трутовиком зависит от состояния дерева.

Таблица 6

Зараженность внутривидовых форм осины ложным осиновым трутовиком

Форма осины	Число деревьев, шт.	В том числе		Среднее
		здоровых	зараженных	
1. Осинник снытьево-осоковый				
Серокорая	100	1,7 ± 0,7	98,3 ± 0,7	98,3
Зеленокорая	100	10,4 ± 0,8	89,6 ± 0,8	89,6
Серо-зеленая	100	7,1 ± 0,8	92,9 ± 0,8	92,9
Средняя	100	6,4	93,6	93,6
2. Осинник осоково-снытьевый				
Серокорая	100	3,5 ± 0,9	96,5 ± 0,9	96,5
Зеленокорая	100	13,5 ± 0,9	86,5 ± 0,9	86,5
Серо-зеленая	100	9,4 ± 0,8	90,6 ± 0,8	90,6
Средняя	100	8,8	91,2	91,2
3. Осинник осоковый				
Серокорая	100	5,7 ± 0,8	94,3 ± 0,8	94,3
Зеленокорая	100	17,1 ± 0,9	82,9 ± 0,9	82,9
Серо-зеленая	100	11,7 ± 0,8	88,3 ± 0,8	88,3
Средняя	100	11,5	88,5	88,5
4. Среднее по типам леса				
Серокорая	100	3,6	96,3	96,3
Зеленокорая	100	13,7	86,3	86,3
Серо-зеленая	100	9,4	90,6	90,6
Средняя	100	8,9	91,1	91,1

Осина обладает очень низкой устойчивостью к ложному осиновому трутовiku, что профессор А. Т. Вакин (1964) объясняет наличием у этой древесной породы хорошо выраженной и резко выделяющейся спелой древесины, влажность которой и содержание воздуха благоприятствуют деятельности дереворазрушающего гриба.

Различные формы осины имеют неодинаковую устойчивость к сердцевинной гнили. Высокую устойчивость к ложному осиновому трутовiku зеленокорой формы осины в Черниговской области отмечал А. В. Цилюрик, а в лесах Белоруссии — Е. Г. Орленко (Шевченко, Цилюрик, 1986). Н. И. Федоров (2004) и Н. Н. Гаврицкова (1998) также отмечают, что зеленокорая форма осины более устойчива к ложному осиновому трутовiku, чем серокорая и темнокорая. Имеются данные (Федоров, 2004) о более высокой устойчивости деревьев женского пола к ядровой гнили. Однако эти различия в устойчивости деревьев проявляются только до 40-летнего возраста. Старшие мужские и женские деревья поражаются гнилью в равной степени. При этом чаще страдают деревья средних диаметров. Академиком А. С. Яблоковым (1963) обнаружена исполинская форма осины, отличающаяся особенно быстрым ростом и устойчивостью против осинового трутовика. Он отмечает, что более устойчивые к поражению сердцевинной гнилью деревья осины обладают

некоторыми особенностями по сравнению с менее устойчивыми. Они должны обладать малой суковатостью, тонкими сучьями, равномерно развитыми и редко сидящими по стволу дерева. Деревья должны иметь очень сильный рост в высоту и толщину. Стволы должны хорошо очищаться от отмирающих сучьев и не должны иметь следов от отмерших сучьев. Различные механические повреждения и раны (от насекомых, животных или раковых заболеваний) должны отсутствовать. Крона должна быть хорошо и равномерно развита и нормально облиствена.

По данным Н. Н. Гаврицковой (1998), зеленокорые формы осины поражаются гнилью от 0 до 13 м по высоте, серокорые несколько больше – до 15 м. Кроме того, она отмечает, что протяженность ядровой гнили от осинового трутовика зависит от наличия не только плодовых тел, но и таких пороков, как заросшие с наростом сучки – «слепаки» и табачные сучки.

Определен расчетный и фактический выход деловой древесины в древостоях, пораженных ложным осиновым трутовиком. Расчет производился как в абсолютных показателях (в м³), так в относительных единицах (в %) (табл. 7).

Таблица 7

Линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины для зараженных осиновым трутовиком стволов осины разного возраста

Тип леса	Класс возраста	Средняя высота, м	Абсолютная и относительная протяженность гнили, м (%)	Объем стволов, м ³	Расчетный выход, м ³ (%)	Фактический выход, м ³ (%)
Осинник осоковый	IV	19,3	9,8±0,3 (50,8)	0,3±0,06	0,1±0,03 (33,3)	0,01 (3,3)
	V	20,8	11,7±0,4 (56,3)	0,4±0,08	0,2±0,05 (50,0)	0,01 (2,5)
	VI	21,7	11,9±0,4 (54,8)	0,5±0,09	0,3±0,05 (60,0)	0,02 (4,0)
Среднее		20,6	11,1 (53,9)	0,4	0,2 (50,0)	0,01 (2,5)
Осинник осоково-снетьевый	IV	20,2	10,8±0,3 (53,5)	0,3±0,05	0,2±0,02 (66,6)	0,01 (3,3)
	V	21,3	11,4±0,3 (53,5)	0,4±0,07	0,2±0,04 (50,0)	0,01 (2,5)
	VI	21,9	11,7±0,4 (53,4)	0,6±0,09	0,3±0,06 (50,0)	0,01 (1,7)
Среднее		21,1	11,3 (53,5)	0,4	0,2 (50,0)	0,01 (2,5)
Осинник снетьево-осоковый	IV	20,5	10,7±0,2 (52,2)	0,3±0,04	0,2±0,03 (66,7)	0,01 (3,4)
	V	21,6	11,4±0,3 (52,8)	0,5±0,07	0,3±0,05 (60,0)	0,02 (6,7)
	VI	22,7	12,2±0,4 (53,7)	0,6±0,11	0,4±0,06 (66,7)	0,02 (3,4)
Среднее		21,6	11,4 (52,9)	0,5	0,3 (60,0)	0,02 (4,0)
Среднее по классам возраста	IV	20,0	10,4 (52,1)	0,3	0,2 (66,7)	0,01 (3,3)
	V	21,2	11,5 (54,2)	0,4	0,2 (50,0)	0,01 (2,5)
	VI	22,1	11,9 (53,8)	0,6	0,3 (50,0)	0,02 (3,4)
Среднее по типам леса		21,1	11,3 (53,4)	0,4	0,2 (50,0)	0,01 (2,5)

Средняя линейная протяженность гнили в обследованных осиновых древостоях Ульяновской области составляет 11,3 м или 53,4 %. Заметного влияния типа леса на линейную протяженность гнили в изученных лесорастительных условиях не обнаружено.

Гниль от осинового трутовика резко снижает выход деловой древесины по сравнению со здоровой древесиной. Если в среднем по всем исследованным типам леса в здоровых древостоях выход деловой древесины составляет 50,0 %, то в пораженных сердцевинной гнилью всего лишь 2,5 %. Тип леса заметного влияния на выход деловой древесины, как в здоровых, так и в пораженных гнилью древостоях по полученным результатам не оказывает.

Изучена линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины в древостоях осины разных ступеней толщины, пораженных ложным осиновым трутовиком в различных типах леса (табл. 8).

Таблица 8

Линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины для зараженных осиновым трутовиком стволов осины (V класс возраста, III класс высоты)

Тип леса	Диаметр, см	Высота, м	Объем ствола, м ³	Абсолютная и относительная протяженность гнили, м (%)	Расчетный выход, м ³ (%)	Фактический выход, м ³ (%)
Осинник осоковый	20	18	0,3	9,6±0,2 (53,3)	0,2±0,01 (66,7)	0,01 (3,3)
	24	20	0,4	10,3±0,2 (51,5)	0,2±0,03 (50,0)	0,01 (2,5)
	28	21	0,6	11,6±0,4 (55,2)	0,3±0,03 (50,0)	0,01 (1,7)
	32	23	0,8	12,9±0,4 (56,1)	0,5±0,04 (62,5)	0,01 (1,3)
Среднее	26	20,5	0,5	11,1 (54,1)	0,3 (60,0)	0,01 (2,0)
Осинник осоково-снытьевый	20	19	0,3	9,8±0,3 (51,6)	0,2±0,02 (66,7)	0,01 (3,3)
	24	20	0,4	11,6±0,3 (58,0)	0,3±0,03 (75,0)	0,01 (2,5)
	28	21	0,6	12,2±0,4 (58,1)	0,4±0,04 (66,7)	0,01 (1,7)
	32	22	0,9	12,3±0,8 (55,9)	0,5±0,03 (55,6)	0,01 (1,2)
Среднее	26	20,5	0,6	11,5 (56,1)	0,4 (66,7)	0,01 (1,7)

Осинник снытьвево- осоковый	20	19	0,3	9,8±0,2 (51,6)	0,2±0,03 (66,7)	0,01 (3,3)
	24	21	0,4	10,8±0,3 (51,4)	0,3±0,04 (75,0)	0,01 (2,5)
	28	22	0,6	11,8±0,3 (53,6)	0,4±0,05 (66,7)	0,01 (1,7)
	32	23	0,9	12,6±0,4 (54,8)	0,6±0,04 (66,7)	0,02 (2,2)
Среднее	26	21,3	0,6	11,2 (52,6)	0,4 (66,7)	0,01 (1,7)
Среднее по диаметрам	20	18,7	0,3	9,7 (51,9)	0,2 (66,7)	0,01 (3,3)
	24	20,3	0,4	10,6 (52,2)	0,2 (50,0)	0,01 (2,5)
	28	21,3	0,6	11,7 (54,9)	0,4 (66,7)	0,01 (1,7)
	32	22,7	0,9	12,6 (55,5)	0,5 (55,6)	0,01 (1,2)
Среднее по типам леса	26	20,7	0,6	11,2 (54,1)	0,3 (50,0)	0,01 (1,8)

Средняя линейная протяженность гнили в исследованных осиновых древостоях равна 11,2 м, что составляет 54,1 % от длины ствола. Полученные данные позволяют также говорить о том, что при увеличении диаметра дерева намечается тенденция к увеличению линейной протяженности сердцевинной гнили в стволах зараженных грибом деревьев. Усредненные по ступеням толщины данные в исследованных типах леса следующие: при среднем диаметре деревьев 20 см линейная протяженность гнили составляет в абсолютном выражении 9,7 м, в относительном 51,9 %, при диаметре 24 см соответственно 10,6 м и 52,2 %, при диаметре 28 см — 11,7 м и 54,9 %, при диаметре 32 см — 12,6 м и 55,5 %.

Определены расчетный и фактический выходы деловой древесины из деревьев разных ступеней толщины.

Расчетный выход деловой древесины в среднем по обследованным типам леса составляет 0,3 м³ или 50,0 %, фактический, т. е. с учетом гнилой части ствола составляет всего 0,01 м³ или 1,8 %. Таким образом, выход деловой древесины при поражении осиновых древостоев осиновым трутовиком снижается в 30 раз, т. е. практически сводится к нулю.

Кроме того, полученные данные показывают, что фактический выход деловой древесины в относительных единицах несколько уменьшается при увеличении диаметра дерева. Например, при среднем диаметре дерева 20 см фактический выход деловой древесины составил 3,2 %, при 24 см — 2,2 %, при 28 см — 1,4 % и при 32 см — 1,2 %.

Изучена встречаемость следующих пороков древесины в стволах осины разных форм: табачные сучки, закомелистость, прорость (закрытая и открытая), пасынок, механические повреждения, сухобокость и

гипоксилиновый (черный) рак. В обследованных древостоях из изученных пороков древесины чаще всего встречаются табачные сучки, в среднем 55,3 %. Причем больше всего табачных сучков на деревьях серокорой формы осины (58,6 %), меньше всего на деревьях зеленокорой формы (50,8 %). Переходная форма по встречаемости табачных сучков занимает промежуточное положение (56,3 %). Второе место среди пороков древесины по встречаемости занимает гипоксилиновый (черный рак) – в среднем 12,6 %. Больше всего его отмечено на деревьях зеленокорой формы – 14,8 %. На серокорой и переходной формах черный рак встречается примерно одинаково – 11,3 % и 11,7 % соответственно.

Выводы

- Обследованные осиновые древостои обладают низкой биологической продуктивностью, что проявляется в небольшом запасе древесины и общей фитомассы древостоя.
- В обследованных осиновых древостоях отмечается незначительное увеличение общего запаса древесины, фитомассы и депонированного углерода по мере увеличения возраста и улучшения лесорастительных условий.
- В обследованных древостоях осины выделены пять внутривидовых форм осины по цвету коры: серокорая, серо-зеленая, зеленокорая, белокорая и темнокорая. Наибольшее распространение имеют три основные формы: серокорая, серо-зеленая и зеленокорая.
- Среди основных форм осины серокорая форма составляет 37,5 %, серо-зеленая – 43,9 %, зеленокорая – 18,6 % от общего числа деревьев в обследованных древостоях.
- Средняя зараженность деревьев в обследованных древостоях осины составляет 91,1 %. При этом наиболее сильно заражены ложным осиновым трутовиком деревья серокорой формы – 96,4 %. Зеленокорая форма осины заражена на 86,3 %, серо-зеленая – на 90,6 %.
- Среднее число плодовых тел на 1 дерево в обследованных древостоях осины составляет 21,9 шт./дер. Наибольшее число плодовых тел осинового трутовика сосредоточено на северной стороне дерева – 7,4 шт./дер., наименьшее – на западной стороне – 3,9 шт./дер., на южной стороне – 5,8, на восточной – 4,9 шт./дер.
- Из общего числа обнаруженных на дереве плодовых тел гриба 13,6 шт./дер. (62,1 %) располагалось на стволе, 6,9 шт./дер. (31,3 %) на отмерших ветвях и 1,5 шт./дер. (6,6 %) на живых ветвях.

- В обследованных древостоях из общего числа обнаруженных плодовых тел 26,2 % имели копытообразную форму, 20,6 % желвакообразную, 12,2 % подушковидную, 20,3 % полураспростертую и 20,7 % распростертую форму.
- Средняя линейная протяженность гнили в стволах осины обследованных древостоев составила 11,3 м или 53,4 %.
- По классам возраста линейная протяженность гнили следующая: в IV классе возраста 10,4 м (52,1 %), в V классе возраста 11,5 м (54,2 %), в VI классе возраста 11,6 м (53,8 %).
- Из пороков древесины на стволах осины больше всего встречаются табачные сучья (55,3 %) и гипоксилиновый рак (12,6 %).

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова Т. Н., Мамедова О. В. Ксилопаразитные трутовые грибы на территории Звенигородской биологической станции // Тр. Звенигородской биологической станции. М.: Лагос, 2001. С. 17–23.

Благовещенский В. В. Растительность Приволжской растительности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: Изд.-во Центр УлГУ, 2005. 715 с.

Вакин А. Т. Хранение круглого леса. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 367 с.

Ванин С. И. Дендрология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. 247 с.

Гаврицкова Н. Н. Болезни осины в Волжско-Камском регионе и их хозяйственная оценка: Автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 1998. 20 с.

Гаврицкова Н. Н., Алексеев И. А. Лесопатологический мониторинг в осиновых лесах Среднего Поволжья // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах Европейской части СССР: тез. докл. I Всесоюз. конф. Петрозаводск, 1991. С. 5–7.

Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.

Иванников С. П. Селекция осины в условиях центральной лесостепи по быстрому росту и устойчивости против гнили // Быстрорастущие и хозяйственно ценные породы. М.: Изд.-во МСХ СССР, 1958. С. 53–74.

Кайгородов Д. Н. Беседы о лесе. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 247 с.

Молотков П. И., Патлай И. Н., Давыдова Н. И. и др. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с.

Михайлов Л. Е. Осина. М.: Агропромиздат, 1985. 175 с.

Нестеров Н. С. Очерки по лесоведению. М.: Гослесбумиздат, 1933. 237 с.

Пятицкий С. С. и др. Вегетативный лес. М.: Гослесбумиздат, 1963. 139 с.

Стороженко В. Г., Михайлов Л. Е., Багаев С. Н. Ведение хозяйства в осинниках. М.: Агропромиздат, 1987. 145 с.

Федоров Н. И. Лесная фитопатология. Минск: Изд.-во БГТУ, 2004. 462 с.

Шевченко С. В., Цилюрик А. В. Лесная фитопатология. Киев: Вища школа, 1986. 384 с.

Чураков Б. П., Белоногов А. А. Зараженность внутривидовых форм осины ложным осиновым трутовиком в осиновых древостоях Ульяновской области // Сб. науч. тр. регионального науч. семинара «Геоэкологические проблемы Среднего Поволжья». Ульяновск, 2008. С. 189–191.

Яблоков А. С. Воспитание и разведение здоровой осины. М.: Гослесбумиздат, 1963. 486 с.

Роль корневых патогенов в усыхании хвойных лесов юга Сибири

И. Н. Павлов

Ухудшение санитарного состояния лесов бореальной зоны привлекает все большее внимание исследователей и общественности. Неблагоприятное изменение климата, интенсификация антропогенного воздействия, межрегиональное перемещение болезней и вредителей являются основными причинами современной дигрессии лесов (Nuorteva, 1996; Donaubauer, 1998; Verturi, Tagliaferro, 1998; Rigling et al., 1999; Стороженко, 2001; Hogg et al., 2002; Woodward, 2006; Павлов, 2007).

Исследованиями воздействия корневых патогенов на хвойные биоценозы была охвачена обширная территория юга Сибири (рис. 1). При этом наиболее масштабное комплексное изучение проведено в трех районах, отличающихся по климату и лесорастительным условиям: в подтаежных сосновых лесах, непосредственно примыкающих к г. Красноярску (№ 8, рис. 1); на юго-западном склоне Восточного Саяна (№ 11); в ленточных борах Минусинской котловины (№ 6). Именно эти районы лучше всего отражают роль корневых патогенов в состоянии хвойных лесов Сибири и позволяют использовать полученные данные для лесопатологической оценки региона. Для изучаемых очагов куртинного усыхания характерно различное соотношение патологического воздействия корневых патогенов.

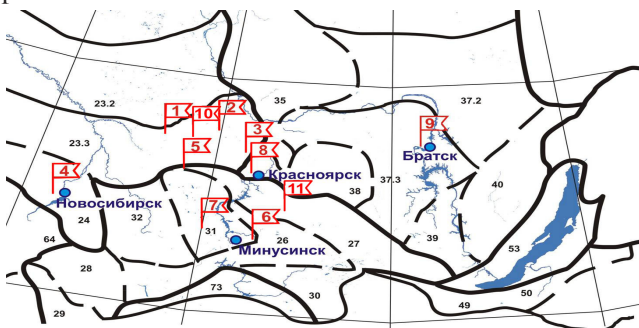


Рис. 1. Районы исследований на картосхеме лесорастительного районирования (по: Коротков, 1994)

В исследовании использовались общепринятые в фитопатологии, лесоведении, дендрохронологии, лесной таксации апробированные методические подходы и положения. Идентификация вида осуществлялась по морфологическим особенностям плодовых тел и микропризнакам чистых культур гриба. Выделение видов грибов, входящих в комплексы *Armillaria mellea* s.l. и *Heterobasidion annosum* s.l., было проведено как собственными силами, так и К. Корхоненом (метод, основанный на сексуальной несовместимости различных видов).

Биологические и экологические свойства корневых патогенов (*A. mellea* s.l.; *H. annosum* s.l.; *Phellinus weirii* s.l.) определяют их достаточно высокую отзвучивость на любые изменения климата. Роль паразитов, хищников и болезней наименее существенна в формировании структуры сообществ, функционирующих в относительно суровых, изменчивых или непредсказуемых условиях (Connel, 1975). Но, по мере изменения условий произрастания к оптимальным для патогенных организмов, следует ожидать роста их вредоносного воздействия. Возможно, из-за отсутствия естественных врагов и антагонистов, даже в больших масштабах.

Смена коренных типов леса и антропогенное воздействие являются первичными факторами снижения общей устойчивости лесных ценозов. Изменение климата, в свою очередь, создавая более благоприятные условия для развития болезней и вредителей, способствует росту поражающего биотического воздействия на растения.

Подтаежные сосновые леса (зеленая зона г. Красноярск)

Патологический отпад за счет *A. mellea* s.l.

В нижнем течении р. Караульной (зеленая зона г. Красноярск, Западно-Сибирский континентальный сектор, Алтае-Саянской горной лесорастительной области, Восточно-Саянской лесорастительной провинции, подтаежные сосновые леса) (Коротков, 1994) на прилегающих сопках в последнее десятилетие наблюдается интенсивная куртинная гибель сосны обыкновенной, ели сибирской, пихты сибирской. Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Погибают экземпляры, не испытывающие каких-либо признаков угнетения, с хорошо развитой кроной. Продолжительность жизни хвои, ее размеры, прирост побегов не отличаются от средних значений по древостою. При этом гибель наступает очень быстро. В ряде случаев отмечена гибель после образования текущего прироста с несформировавшейся хвоей. По комплексу диагностических признаков к основной причине гибели отнесены виды, входящие в комплекс *A. mellea* s.l.

Сухостой, образовавшийся за достаточно короткий период (5–8 лет), по круговым пробным площадям составляет от 5 до 33 % (рис. 2). По степени очагового поражения сосновые древостои на исследуемых полигонах имеют 3–4 балла по шестибальной шкале (по: Стороженко, 2001).

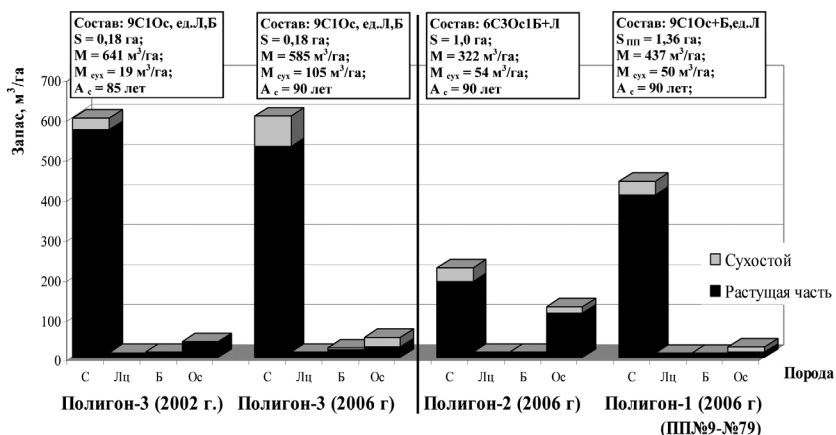


Рис. 2. Таксационная характеристика сосновых древостоев, имеющих очаговое поражение

В очагах развития армилляриоза установлена значительная гибель подроста (при наличии мицелия на корнях, редко — базидиом) (рис. 3). Несмотря на то, что световой режим и отсутствие корневой конкуренции на месте выпавших деревьев — оптимальны для роста естественного возобновления, его смертность значительно превышает контроль. С удалением от центра количество жизнеспособного подроста увеличивается.

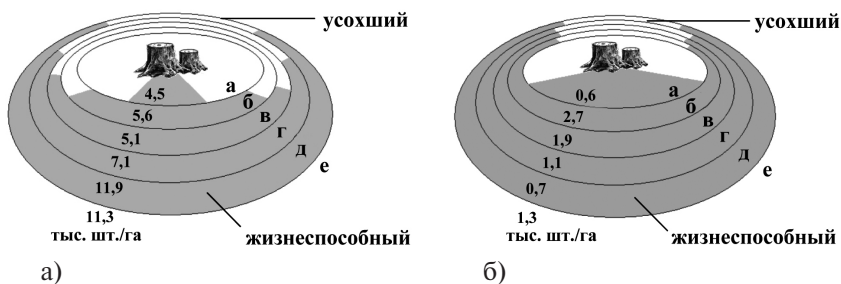


Рис. 3. Количество (тыс. шт./га) подроста сосны обыкновенной (а); березы и осины (б) (в пересчете на крупный) на различном удалении (м) от очага инфекции (а — 0–2; б — 2–4; в — 4–6; г — 6–8; д — 8–10; е — контроль)

При анализе появления очагов усыхания сосны на различных элементах рельефа в сочетании с исследованием глубины корнеобитаемого слоя установлена устойчивая закономерность. Наиболее неблагоприятные для сосны условия складываются на неглубоких почвах (корнеобитаемый слой до 30 см), подстилаемых твердыми горными породами, недоступными для корневой системы (рис. 4).

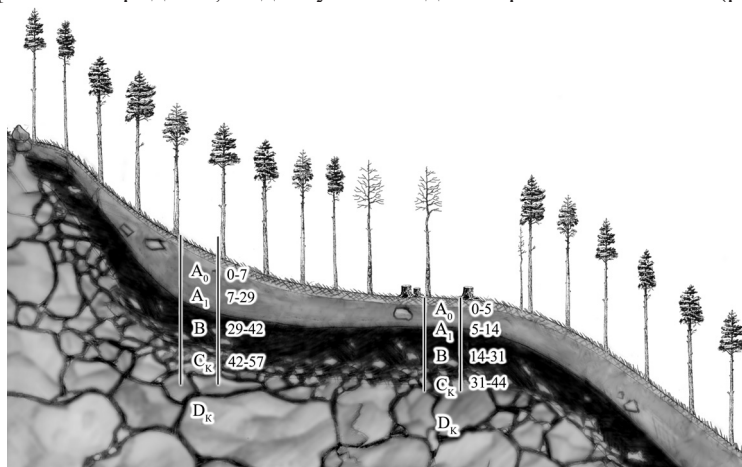


Рис. 4. Эдафические закономерности образования очагов усыхания

В данном случае сосна образует корневую систему с редуцированным стержневым корнем (установлено при многочисленной корчевке пней при строительстве дороги). В молодом возрасте насаждение развивается как высокопродуктивное. Далее, при превышении эдафического потенциала, наступают стрессовые условия, снижающие устойчивость к *A. mellea* s.l. Дополнительным необходимым условием развития болезни является умеренная влажность почвы. Очаги усыхания отсутствуют в местах, где осадки быстро уходят вниз по склону. Безусловно, первичными факторами снижения устойчивости являются смена коренных типов леса и антропогенное воздействие.

Патологический отпад за счет *H. annosum* (Fr.) Bref. s. str.

Корневая губка (*H. annosum* (Fr.) Bref. s. str.) встречается на более чем 200 видах древесных растений и считается опасным возбудителем корневой гнили, особенно в насаждениях сосны и ели северных умеренных широт (Heterobasidion..., 1998; Heydeck, 2000). Особую

опасность корневая губка представляет на площадях, вышедших из-под длительного сельскохозяйственного пользования. В большей степени это проявляется на старопашотных землях с нарушенной структурой почвы и сформированной подплужной подошвой.

По характерным симптомам поражения деревьев сосны (куртинное усыхание, засмоление и ямчато-волокнустая гниль корней, изреженная крона, бледная укороченная хвоя) в качестве рабочей гипотезы причины усыхания было принято воздействие корневой губки, что в дальнейшем было подтверждено выделением чистых культур гриба.

Перед нами стояла задача не только установить причину куртинного усыхания сосновых древостоев, но и выявить климатические, орографические, эдафические закономерности их образования. Для выявления климатической составляющей изменчивости хода роста сосны были рассмотрены метеорологические аномалии мая – сентября текущего и предыдущих годов. Безусловно, определяющими могут быть также вступление древостоя в определенную возрастную стадию, рост вирулентности и агрессивности корневого патогена на естественном отпаде в течение предыдущего времени. Распределение сухостоя по времени усыхания показано в табл. 1.

Таблица 1

Распределение сухостоя по времени усыхания (м³)

№ п/п	Площадь очага, м ²	Период времени					Всего
		до 5 лет	5–10 лет	10–15 лет	15–20 лет	20–25 лет и более	
1	422	1,6	0,9	0,5	0,8	0,9	3,89
2	353	1,7	1	0,7	0,89	0,25	4,54
3	831	1,5	3,5	0,7	1,3	0,66	7,66

На стволах погибших деревьев в исследуемых очагах имелись в большом количестве семейные ходы *Tomicus minor* и *Tomicus piniperda*, представляющие наибольшую опасность для сосновых лесов. Значительно ослабленные корневыми патогенами деревья не могут обеспечить успешную защиту от насекомых и в период их массового размножения погибают.

На обследуемой площади преобладают дерново-карбонатные почвы. При исследовании мощности почвенных горизонтов и их гранулометрического состава установлено, что очаги куртинного усыхания формируются в менее плодородных условиях на более легких почвах (рис. 5) с частично смытым темногумусовым

горизонтом АУ (11 см) (рис. 6). ДревоСТОИ сосны без признаков поражения корневыми патогенами произрастают на средних или тяжелых суглинках и на глинистых почвах с глубиной АУ 24 см.

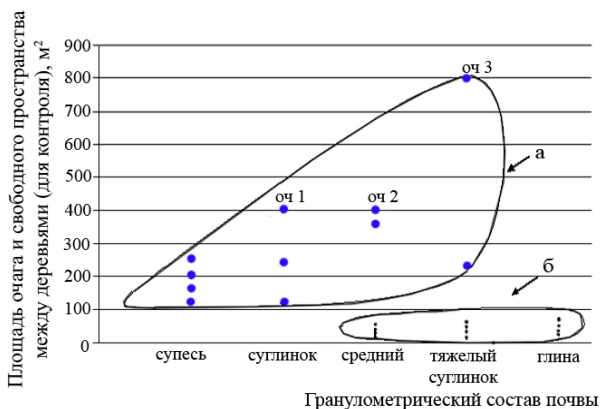


Рис. 5. Связь гранулометрического состава почвы (горизонт АУ) с образованием очагов куртинного усыхания:
(а – очаги усыхания, б – контроль, древоСТОИ без патологического отпада)

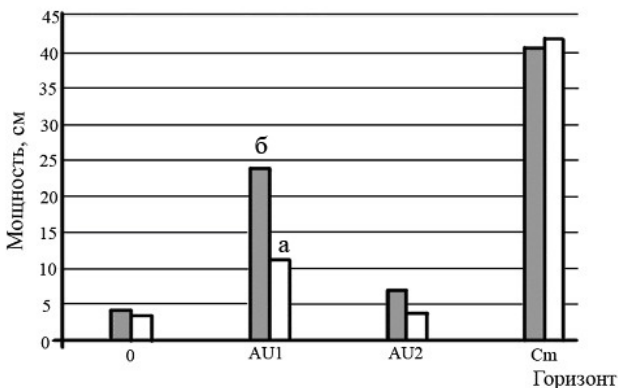


Рис. 6. Связь глубины почвенных горизонтов с образованием очагов куртинного усыхания:
(см. обозначения на рис. 5)

Для поиска закономерностей влияния климата на рост сосны обыкновенной предварительно было проведено индексирование прироста. Наиболее чувствительны ($r = 0,70$) к выпадающим осадкам в июне текущего

года оказались погибшие на данный момент деревья I–III классов Крафта в очагах усыхания. Для деревьев за пределами очагов усыхания на тяжелых суглинистых и глинистых почвах было характерно меньшее влияние осадков июня ($r = 0,50$), но большее влияние осадков за период с мая по август.

Для разновозрастного сосняка (контроль) характерно отсутствие достоверного влияния июньских осадков текущего года. В то же время при включении в корреляционный анализ периода с мая по август связь становится значительной ($r = 0,65$).

Пихтово-кедровые леса Восточного Саяна

Патологический отпад за счет *H. parviporum* (Fr.) Bref. s. str., *A. mellea* s.l. и *Phellinus sulphurascens* Pilat.

С конца XX века в горах Восточного Саяна наблюдается интенсификация процессов усыхания пихтово-кедровых лесов, значительно превышающая текущий естественный отпад. Гибель деревьев имеет ярко выраженный очаговый характер.

Исследования проведены на юго-западном склоне Восточного Саяна (Кизирское лесничество). В соответствии с лесорастительным районированием исследуемая территория относится к Алтае-Саянской горной лесорастительной области, Северной Алтайско-Саянской лесорастительной провинции (Коротков, 1994).

Очаги усыхания образуются при различной экспозиции склона. Куртинное усыхание не установлено на вершинах сопок, с очень мелким, быстро пересыхающим корнеобитаемым слоем (крайне неблагоприятные условия для развития корневых патогенов), а также на пониженных элементах рельефа с глубокими почвами.

При обследовании очагов куртинного усыхания найдено большое количество плодовых тел корневой губки (*H. parviporum* Niemelä & Korhonen), веера мицелия опенка (*A. mellea* s.l.) под корой усыхающих деревьев и свежего сухостоя, а также плодовые тела малоизученного в России корневого патогена *P. sulphurascens* Pilat. с характерными признаками деструкции ксилемы *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb. Четкой границы поражения древостоя разными корневыми патогенами не установлено.

P. sulphurascens Pilat. — возбудитель ламинатной корневой гнили (Laminated Root Rot), вызывающий расслоение по ранней древесине на слои толщиной в годичное кольцо, входящий в комплекс *Phellinus weirii* sensu lato (Helson et al., 1981; Lim, 2008). На инфицированных площадях

патоген распространяется, главным образом, благодаря переходу мицелия от зараженных корней, контактирующих со здоровыми.

При исследовании биоразнообразия грибов отмечено достаточно широкое распространение *P. weirii* sensu lato на территории бывшего СССР (ЭССР; Кижский архипелаг; Урал; Новосибирская, Томская, Иркутская области; Красноярский край, Дальний Восток) (Бондарцева, Пармасто, 1986; Стороженко, 1994; Бондарцева и др., 1999). Плодовые тела были обнаружены на крупном валеже и пнях хвойных пород, на древесине и коре (*Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Larix sibirica*, реже *Pinus sibirica*, *P. silvestris*). При этом патогенные свойства *P. weirii* s.l. исследованы не были.

При анализе закономерностей появления очагов усыхания на различных элементах рельефа Саян в сочетании с исследованием глубины корнеобитаемого слоя установлена устойчивая закономерность. На вершинах сопек, с очень мелким, быстро пересыхающим корнеобитаемым слоем (крайне неблагоприятные условия для развития корневых патогенов), а также на глубоких почвах (высокая устойчивость хозяина) очаги куртинного усыхания не образуются (рис. 7).

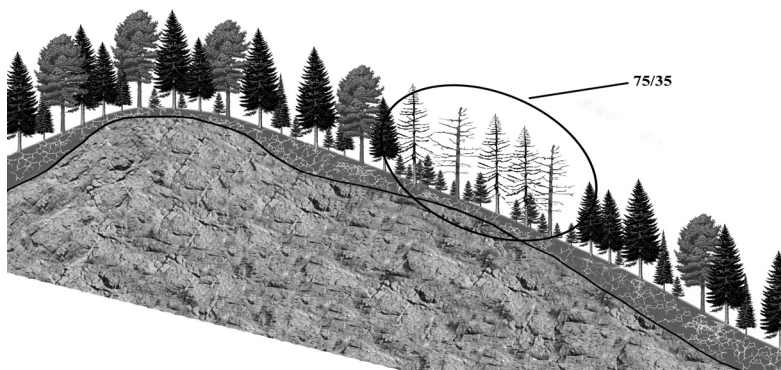


Рис. 7. Эдафические закономерности образования очага куртинного усыхания пихтово-кедрового древостоя

Наиболее неблагоприятные для пихты и кедра условия складываются на неглубоких почвах (корнеобитаемый слой — 15–25 см), подстилаемых твердыми горными породами, не доступными для освоения корнями. В этих условиях снижение биологической устойчивости древесных растений из-за недостатка влаги и питательных веществ, хорошая прогреваемость почвы способствуют возрастанию вирулентности и агрессивности корневых патогенов. Как следствие — разрастание очага усыхания за пределы неблагоприятных эдафических условий.

Общие закономерности куртинного усыхания хвойных лесов Сибири под воздействием корневых патогенов

1. Основными причинами активизации возбудителей корневых гнилей и последующего куртинного усыхания хвойных лесов Сибири являются:

- увеличение количества и частоты осадков, рост приземной температуры воздуха;
- рубка деревьев, способствующая распространению корневых патогенов;
- рост ветровой нагрузки на леса (вследствие изменения климата и увеличения площадей вырубок), содействующий развитию раневых гнилей;
- рост численности популяций стволовых вредителей (*Monochamus urussovi* Fisch.; *Ips typographus* L.; *Pityogenes chalcographus* L.; *Tomicus minor* Hart., *Tomicus piniperda* L.). Этому способствуют потепление климата, лесозаготовки, деревья, ранее погибшие от возбудителей корневых гнилей;
- техногенное загрязнение, ведущее к общему снижению устойчивости хвойных лесов.

2. Устойчивость хвойных древостоев, в первую очередь сосны обыкновенной, к корневым патогенам формируется еще в стадии жердняка, когда интенсивный рост сочетается с резкой дифференциацией и отпадом отстающих в росте деревьев. Деревья, успешно и без значительного снижения прироста прошедшие этот период, избежавшие «эффекта группового угнетения», более устойчивы к корневой губке и опенку.

3. Процесс образования очагов куртинного усыхания имеет сложный многоэтапный характер (более ярко выраженный для сосны обыкновенной):

- на первом этапе в сосновых древостоях с высокой равномерной полнотой (0,8–1,2) и без ярко выраженных куртин усохших деревьев отпаду подвергается сосна IV–V классов Крафта, а также спелые и перестойные деревья осины и березы. Происходит накопление инфекции;
- на втором этапе происходит гибель деревьев, образующих основной полог насаждения, ослабленных в результате напряженной внутриценотической конкуренции (эффект группового угнетения), воздействия рака серянки и других болезней и вредителей нелетального характера. В дальнейшем они становятся центром образования очагов усыхания;

- на третьем этапе — лучшая прогреваемость почвы в разреженных насаждениях, интенсивное развитие живого напочвенного покрова, ослабление древостоя рекреационным и техногенным воздействием способствуют усилению вирулентности и агрессивности опенка. Условия, благоприятствующие заражению и массовому воспроизводству патогена, увеличивают вероятность образования более вирулентных рас (Помазков, 1990).

4. Основными параметрами, определяющими образование очагов куртинного усыхания, являются эдафические условия, в которых развивается корневая система. Все, что ведет к ухудшению условий произрастания для хвойных древостоев и (или) оптимизации условий для возбудителей корневых гнилей, способствует массовому усыханию хвойных древостоев. При этом в разных лесорастительных условиях проявляются особые закономерности.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А., Астапенко В. В., Басова Ю. Г. и др. Состояние пихтовых лесов Кузнецкого Алатау // Лесное хозяйство. 1999. № 4. С. 51–52.

Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР. Афилофоровые грибы. Л.: Наука, 1986. Вып. 1. 180 с.

Бондарцева М. А., Лосицкая В. М., Руоколайнен А. В. Дереворазрушающие грибы (порядок Arhyllophorales) Кижского архипелага // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б «Биогеография Карелии». Вып. 1. Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1999. С. 84–87.

Коротков И. А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск, 1994. С. 29–47.

Павлов И. Н. Техногенные и биотические механизмы деструкции коренных лесов юга Сибири и их восстановление: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М., 2007. 44 с.

Помазков Ю. И. Иммуитет растений к болезням и вредителям. М.: Изд-во УДН, 1990. 80 с.

Стороженко В. Г. Грибные дереворазрушающие комплексы в генезисе еловых биогеоценозов: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М., 1994. 42 с.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М., 2001. 157 с.

Connell J. H. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments / Ed. by M. L. Cody and J. M. Diamond // Ecology and Evolution of Communities M.L., Cambridge, MA, Belknap Press, 1975. P. 460–490.

Donaubauer E. Die Bedeutung von Krankheitserregern beim gegenwertigen Eichensterben in Europa-eine Literaturubersicht // Eur. J. Forest Pathol. 1998. Vol. 28, N 2. P. 91–98.

Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control / Ed. by S. Woodward et al. // CAB International, Wallingford, UK. 1998. 590 p.

Heydeck P. Bedeutung des Wurzelschwammes im nordostdeutschen Tiefland // AFZ/Wald. 2000. Vol. 55, N 14. P. 742–744.

Hogg E. H., Brandt J. P., Kochtubajda B. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects // Can. J. Forest Res. 2002. Vol. 32, N 5. P. 823–832.

Hopper R. J., Sivasithamparam K. Characterization of damage and biotic factors associated with the decline of Eucalyptus wandoo in southwest Western Australia // Can. J. Forest Res. 2005. Vol. 35, N 11. P. 2589–2602.

Lim Y. W. Distinguishing homokaryons and heterokaryons in *Phellinus sulphurascens* using pairing tests and ITS polymorphisms // Antonie van Leeuwenhoek. 2008. N 93. P. 99–110.

Nelson E. E., Martin N. E., Williams R. E. Laminated root rot of western conifers // For. Insect Disease Leaflet. 159. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, 1981. 6 p.

Nuorteva P. The role of air pollution and climate change in development of forest insect outbreaks – guest editorial: Workshops «Eff. Possible Glob. Warming Insect Diversity and Distrib.» and «Role Air and Soil Pollut. Dev. Forest Insect Outbreaks» during 20 Int. Congr. Entomol., Firenze, 25–31 Aug., 1996 // Acta phytopathol. et entomol. Hung. 32. 1997. N 1–2. P. 127–128.

Rigling A., Forster B., Wermelinger B., Cherubini P. Waldfohrenbestande im Umbruch // Wald und Holz. 1999. Vol. 80, N 13. P. 8–12.

Verturi F., Tagliaferro F. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) die-back by unknown causes in the Aosta Valley, Italy // Chemosphere. 1998. Vol. 36, N 4–5. P. 1061–1065.

Woodward S. Causes of decline in United Kingdom broadleaved stands // Possible Limitation of Decline Phenomena in Broadleaved Stands. Warsaw, 2006. P. 21–27.

Агарикоидные базидиомицеты Пермского края

Л. Г. Переведенцева

Изучение агарикоидных базидиомицетов на территории Пермского края связано с деятельностью таких исследователей, как Н. А. Сорокин (1876), С. А. Грюнер (1905), П. В. Сюзёв (1898, 1901, 1911), Н. А. Наумов (1915), Л. А. Лебедева (1949). Основное внимание в работах этих авторов было уделено выявлению видового состава грибов, паразитирующих на растениях Пермской губернии. Поэтому в данных публикациях упоминается о нахождении примерно 50 видов агарикоидных грибов.

С 1975 года нами было начато планомерное изучение грибов Пермского края маршрутным и стационарным методами исследований. К 1980 году было выявлено 362 вида и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов (Переведенцева, 1980). К 1996 году довольно тщательно были изучены грибы большинства административных районов. В результате исследований список агарикоидных базидиомицетов увеличился до 665 видов (вместе с внутривидовыми таксонами) (Переведенцева, 1997).

Внимание было уделено также изучению разнообразия агариковых грибов рекреационных сообществ, зон промышленного загрязнения, а также природоохранных территорий Пермского края (Мехоношин, Переведенцева, 1990; Шкараба и др., 1990; Переведенцева, Реньжина, 2002; Шилкова, Переведенцева, 2010 и др.). С 2003 года ведется изучение микобиоты заповедника «Вишерский» (Мухутдинов, 2007; Мухутдинов, Переведенцева, 2010 и др.). К 2008 году на территории Пермского края было выявлено 847 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных грибов, относящихся к отделу *Basidiomycota* (Переведенцева, 2008). За последнее время список грибов еще пополнился 21 видом и насчитывает в настоящее время 868 видов.

В Красную книгу Пермского края внесено 11 видов грибов, 5 из которых относятся к агарикоидным базидиомицетам: гимнопус (коллибия) скученный – *Gymnopus acervatus* (Fr.) Murrill, болет (дубовик) оливково-бурый, дубовик – *Boletus luridus* Schaeff., поганка бледная – *Amanita phalloides* Secr., подмолочник, молочай – *Lactarius volemus* (Fr.) Fr., решетник азиатский – *Boletinus asiaticus* Singer.

Учитывая большую протяженность Пермского края с севера на юг, значительную площадь (160,6 тыс. м²), пересечение разных ботанико-географических районов, мы решили проанализировать видовой состав агарикоидных грибов, обитающих на территории Пермского края, не по административной градации, а именно по приуроченности к той или иной ботанико-географической зоне, выявить особенности микобиоты, ее таксономическую структуру.

Природно-географические условия Пермского края

Пермский край расположен на северо-востоке Европейской части России, протянувшись с севера на юг почти на 600 км, между 56°06' – 61°39' с.ш. На востоке Пермский край примыкает к Уральским горам, т. е. лежит на стыке Русской равнины и Урала, простираясь с востока на запад примерно на 400 км.

В геологическом отношении край характеризуется преобладанием пермских коренных пород, выходящих местами на поверхность в виде белоснежных гипсов, сероватых доломитов, песчаников. Четвертичные породы состоят из галечниково-валунной и песчаной толщ, приуроченных к долинам рек. В верхних слоях четвертичных отложений развиты глины, суглинки, пески. Различают северную часть, подвергшуюся оледенению, и южную, внеледниковую (Максимович, 1958).

Геологические структуры сыграли большую роль в длительном и сложном процессе формирования рельефа Пермского края. Разнообразие рельефа прослеживается в чередовании низменных участков с увалистыми, всхолмленными местностями, преобладающими на территории края. В целом же рельеф имеет спокойный характер благодаря пологому, почти горизонтальному залеганию пород Русской платформы (Шимановский, 1970).

Довольно широко на территории края распространены карстовые явления.

Климат Пермского края умеренно-континентальный. Его специфика состоит в том, что преобладающие атлантические и континентальные воздушные массы с запада и юго-запада охлаждаются на склонах Уральских гор, препятствующих их проникновению в Азиатскую часть России, и выпадают в виде осадков (Шкляев, Матарзин, 1959). Поэтому сумма атмосферных осадков, продолжительность зимы возрастают к востоку и северо-востоку. Соответственно убывают среднегодовые температуры воздуха и продолжительность теплого сезона. Через территорию Пермского края проходят также холодные воздушные массы с

Арктики, Баренцева и Карского морей, следствием чего является умеренное лето и холодная зима. Большую роль в формировании климата играет Камское водохранилище, образованное на главной водной артерии края – р. Каме.

Почвы Пермского края отличаются разнообразием. Согласно Н. Я. Коротяеву (1962) край делится на 4 почвенных подзоны и 8 районов: подзона подзолистых и болотных почв; подзона дерново-подзолистых почв; подзона лесостепных почв; подзона горных почв Урала.

Флора и растительность Пермского края неоднородны в связи с большой протяженностью с севера на юг, различиями в рельефе и пр. Уже первые исследователи флоры (Крылов, 1882; Сюзёв, 1912) отмечали, что, несмотря на естественную преграду в виде Уральских гор, во флоре Предуралья наблюдается смешение европейских и азиатских видов на пути их расселения. Современная флора края насчитывает около 1900 видов высших растений (Овёснов и др., 2007). На основе имеющихся материалов и собственных исследований С. А. Овёсным (1997) было предложено ботанико-географическое районирование Пермского края. Всего выделено 6 районов (рис. 1). Лесистость на юге края составляет 25 %, а на севере – 80 % (Малеев, 1990).

Методика изучения агарикоидных грибов

Изучение агарикоидных грибов Пермского края велось нами в нескольких направлениях. Во-первых, учитывая почти полное отсутствие данных по агарикоидным грибам Пермского края, мы занялись инвентаризацией видового состава грибов. На такой огромной территории изучение грибов велось преимущественно маршрутным методом. Конечно, такие исследования не могут претендовать на полноту изучения видового состава грибов отдельных районов, но все же дают представление о разнообразии микобиоты северных и южных, а также западных и восточных частей края. Таким методом в течение 35 лет были обследованы практически все административные и геоботанические районы Пермского края. В 2003–2006 годах планомерно изучалось разнообразие агарикоидных базидиомицетов западного макросклона Северного Урала в пределах Вишерского заповедника. Маршрутными исследованиями были охвачены городские леса г. Перми.

Стационарные исследования были начаты в 1975 году и продолжают-ся до настоящего времени в подзоне южной тайги в окрестностях биостанции «Верхняя Кважва» (Добрянский административный район) на 10 стационарных площадях, заложенных в 10 типах леса по 1000 м² каждая. Стационарные исследования были проведены также вблизи завода

Синтетических моющих средств (г. Пермь) при выявлении влияния промышленных выбросов на растения и грибы и около Сылвенской птицефабрики (Пермский район), а также в Очёрском районе при изучении «урожайности» съедобных грибов в различных южнотажных лесах.

Пермская область

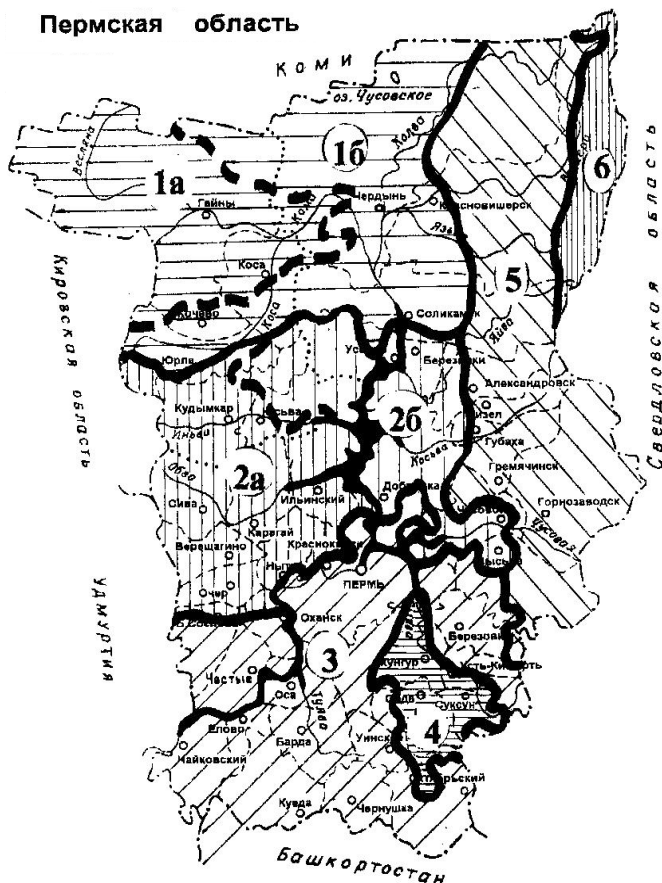


Рис. 1. Ботанико-географические районы Пермского края (по: Овёснову, 1997):
 — Границы районов; ■ — подрайонов

1 – среднетаежные пихтово-еловые леса: а – с преобладанием Североευропейских сосновых и еловых лесов, б – с преобладанием Камско-Печерско-Западноуральских пихтово-еловых лесов, 2 – южнотаежные пихтово-еловые леса: а – с преобладанием сельскохозяйственных земель, б – с преобладанием осиновых и березовых лесов на месте южнотаежных темнохвойных лесов, 3 – широколиственно-елово-пихтовые леса, 4 – островная Кунгурская лесостепь, 5 – средне- и южнотаежные предгорные пихтово-еловые и елово-пихтовые леса, 6 – северо- и среднетаежные кедрово-еловые горные леса

Результаты исследований

1. Таксономический анализ агарикоидных базидиомицетов разных ботанико-географических районов Пермского края

Среднетаежные пихтово-еловые леса (см. рис. 1) отличаются тем, что в них практически не выражен кустарниковый ярус, но травяно-кустарничковый и моховой ярусы хорошо развиты. Особенностью является то, что во флоре почти отсутствует неморальный элемент (Овёсов, 2009). На сухих песчаных почвах развиваются сосняки вересковые, сосняки лишайниковые и бруснично-лишайниковые. В увлажненных местах образуются сосняки кустарничково-сфагновые. На суглинистых почвах формируются еловые леса: черничные, разнотравные, приречейные, долгомошные. В древостое присутствует пихта сибирская. В пойме р. Камы встречаются ивняки и ольшаники (с ольхой серой). Значительна доля вторичных мелколиственных (березовые, осиновые) и смешанных лесов, так как большие площади лесных массивов были в недавнем прошлом вырублены.

В этом районе не проводились стационарные исследования видового разнообразия агарикоидных базидиомицетов. Отчасти по этой причине видовой состав грибов невелик и исчисляется 164 видами и внутривидовыми таксонами, относящимися к 56 родам, 17 семействам и 5 порядкам отдела *Basidiomycota* (табл. 1).

При маршрутных исследованиях визуально было заметно доминирование некоторых видов по количеству плодовых тел и по биомассе, в основном из сем. *Boletaceae*. Наиболее распространенными по числу видов являются представители сем. *Tricholomataceae* (48 видов или 29,2%), *Russulaceae* (30 видов или 18,4%) и *Cortinariaceae* (17 видов или 10,4%), что характерно для лесной зоны. Довольно значительно количество видов из сем. *Boletaceae* (14 видов или 8,5%), *Agaricaceae* (13 видов или 8%) и *Strophariaceae* (9 видов или 5,5%). Характерной особенностью является обилие белого гриба соснового (*Boletus pinophilus*) и грибов рода маслёнок (*Suillus*) в сосновых лесах. Количество видов в родах варьирует. В 10 родах сосредоточено примерно 48% (78 видов) от всего видового состава агариковых грибов указанного района. Наиболее представлены роды: *Russula* (18 видов), *Lactarius* (12), *Amanita*, *Mycena* (по 8), *Leccinum*, *Cortinarius* (по 6), *Agaricus*, *Tricholoma*, *Suillus*, *Inocybe* (по 5 видов). В остальных 46 родах количество видов не превышает пяти.

Из краснокнижных видов обнаружен гимнопус (коллибия) скученный – *Gymnopus acervatus*, а в лесах, смешанных с лиственницей сибирской – решетник азиатский – *Boletinus asiaticus*.

Таблица 1

**Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов среднетаежных
пихтово-еловых лесов Пермского края**

Порядок	Семейство	Кол-во родов	Кол-во видов	То же, в % от общего	Роды (с указанием количества видов и внутривидовых таксонов)
Agaricales (88 видов)	<i>Agaricaceae</i>	5	13	8	<i>Agaricus</i> (5), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Cystoderma</i> (4), <i>Lepiota</i> (2), <i>Macrolepiota</i> (1)
	<i>Amanitaceae</i>	1	8	5	<i>Amanita</i> (8)
	<i>Bolbitiaceae</i>	0	0	0	
	<i>Coprinaceae</i>	2	4	2,4	<i>Coprinus</i> (2), <i>Psathyrella</i> (2)
	<i>Entolomataceae</i>	0	0	0	
	<i>Hygrophoraceae</i>	3	5	3	<i>Cuphophyllum</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (1), <i>Hygrophorus</i> (3)
	<i>Pluteaceae</i>	1	1	0,6	<i>Pluteus</i> (1)
	<i>Strophariaceae</i>	5	9	5,5	<i>Hypholoma</i> (3), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Phaeogalera</i> (1), <i>Pholiota</i> (1), <i>Stropharia</i> (3)
	<i>Tricholomataceae</i>	17	48	29,2	<i>Armillaria</i> (4), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (7), <i>Collybia</i> (2), <i>Gerronema</i> (1), <i>Gymnopus</i> (3), <i>Laccaria</i> (2), <i>Lepista</i> (3), <i>Marasmius</i> (4), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (8), <i>Omphalina</i> (1), <i>Rhodocollybia</i> (2), <i>Rickenella</i> (2), <i>Strobilurus</i> (1), <i>Tricholoma</i> (5), <i>Xeromphalina</i> (1)
Boletales (22 вида)	<i>Boletaceae</i>	3	14	8,5	<i>Boletus</i> (3), <i>Leccinum</i> (6), <i>Suillus</i> (5)
	<i>Gomphidiaceae</i>	2	3	1,8	<i>Gomphidius</i> (1), <i>Chroogomphus</i> (3)
	<i>Gyrodontaceae</i>	0	0	0	
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	1	1	0,6	<i>Hygrophoropsis</i> (1)
	<i>Paxillaceae</i>	1	1	0,6	<i>Paxillus</i> (1)
	<i>Strobilomycetaceae</i>	2	2	1,2	<i>Chalciporus</i> (1), <i>Tyloporus</i> (1)
	<i>Xerocomaceae</i>	1	1	0,6	<i>Xerocomus</i> (1)
Cortinariales (20)	<i>Cortinariaceae</i>	6	17	10,4	<i>Cortinarius</i> (6), <i>Galerina</i> (2), <i>Gymnopilus</i> (1), <i>Hebeloma</i> (2), <i>Inocybe</i> (5), <i>Rozites</i> (1)
	<i>Crepidotaceae</i>	2	3	1,8	<i>Crepidotus</i> (2), <i>Tubaria</i> (1)
Poriales (4)	<i>Lentinaceae</i>	2	4	2,4	<i>Lentinus</i> (1), <i>Pleurotus</i> (3)
Russulales (30)	<i>Russulaceae</i>	2	30	18,4	<i>Lactarius</i> (12), <i>Russula</i> (18)
	Всего:	56	164	100	164 вида

Южнотаежные пихтово-еловые леса (см. рис. 1) занимают центральную часть Пермского края. В сравнении со среднетаежными лесами они отличаются более сложной структурой, наличием неморальных видов в древостое, подлеске и травяно-кустарничковом ярусе, преобладанием травяных типов леса (Овёснoв, 2009). Коренными лесами являются пихтово-еловые леса. На месте их вырубok формируются вторичные мелколиственные леса. Сосновые леса развиты в меньшей степени, чем еловые и приурочены к песчаной долине р. Камы. В поймах рек обычны ивняки и сероолховники. Южнотаежные леса интенсивно вырубаются, поэтому на этой территории велика доля вторичных мелколиственных и смешанных лесов.

Агарикоидные базидиомицеты этого района изучены достаточно полно. Кроме маршрутных, здесь проводились стационарные исследования в окрестностях завода Синтетических моющих средств (г. Пермь), Сылвенской птицефабрики (Пермский район), в Очёрском районе. Продолжается мониторинг состояния агарикоидных базидиомицетов в окрестностях биостанции «Верхняя Кважва» (Добрянский район), начатый в 1975 году.

В результате исследований было выявлено 728 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к 103 родам из 20 семейств и 5 порядкам отдела *Basidiomycota* (табл. 2).

Как и в среднетаежных, в южнотаежных лесах преобладают семейства: *Tricholomataceae* (192 вида или 26,4 %), *Cortinariaceae* (158 видов или 21,7 %), *Russulaceae* (80 видов или 11 %). Из других семейств заслуживают внимания сем. *Coprinaceae* (40 видов или 5,5 %) и *Strophariaceae* (42 вида или 5,8 %). Обилие видов из сем. *Coprinaceae* и *Strophariaceae* подчеркивает, что на эту территорию оказывает давление антропогенный пресс, проявляющийся в негативном влиянии выбросов промышленных предприятий и рекреационной нагрузки.

Наиболее многочисленными оказались 35 родов грибов, содержащих 588 видов, что составляет примерно 81 % от числа обнаруженных в этом районе. От 5 до 10 видов имелось в 19 родах, от 11 до 31 вида – в 11 родах. В пяти родах содержится почти 33 % всех видов грибов. Они распределены следующим образом: *Lactarius* (34 вида), *Inocybe* (38), *Mycena*, *Russula* (по 46), *Cortinarius* (73). В 68 родах количество видов не достигало пяти.

Из краснокнижных грибов здесь встречаются 3 вида: гимнопус (коллибия) скученный – *Gymnopus acervatus*, болет (дубовик) оливково-бурый, дубовик – *Boletus luridus* Schaeff., решетник азиатский – *Boletinus asiaticus* Singer.

Таблица 2

**Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов южнотаежных
пихтово-еловых лесов Пермского края**

Порядок	Семейство	Кол- во родов	Кол- во видов	То же, в % от общего	Роды (с указанием количества видов и внутривидовых таксонов)
Agaricales (42,5 видов)	<i>Agaricaceae</i>	9	37	5	<i>Agaricus</i> (9), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Cystoderma</i> (7), <i>Cystolepiota</i> (1), <i>Lepiota</i> (12), <i>Leucoagaricus</i> (2), <i>Leucocoprinus</i> (1), <i>Macrolepiota</i> (3), <i>Melanophyllum</i> (1)
	<i>Amanitaceae</i>	2	18	2,5	<i>Amanita</i> (15), <i>Limacella</i> (3)
	<i>Bolbitiaceae</i>	3	13	1,8	<i>Agrocybe</i> (2), <i>Bolbitius</i> (2), <i>Conocybe</i> (9)
	<i>Coprinaceae</i>	5	40	5,5	<i>Coprinus</i> (20), <i>Flammula</i> (1), <i>Lacrymaria</i> (2), <i>Phaeomarasmium</i> (1), <i>Psathyrella</i> (16)
	<i>Entolomataceae</i>	3	36	5	<i>Clitopilus</i> (2), <i>Entoloma</i> (31), <i>Rhodocybe</i> (3)
	<i>Hygrophoraceae</i>	4	22	3	<i>Cuphophyllum</i> (3), <i>Hygrocybe</i> (5), <i>Hygrophorus</i> (10), <i>Pseudohygrocybe</i> (4)
	<i>Pluteaceae</i>	2	25	3,4	<i>Pluteus</i> (21), <i>Volvariella</i> (4)
	<i>Strophariaceae</i>	7	42	5,8	<i>Hypoloma</i> (9), <i>Kuehneromyces</i> (2), <i>Panaeolus</i> (4), <i>Phaeogalera</i> (1), <i>Pholiota</i> (17), <i>Psilocybe</i> (3), <i>Siropharia</i> (6)
	<i>Tricholomataceae</i>	37	192	26,4	<i>Armillaria</i> (4), <i>Asterophora</i> (1), <i>Baeospora</i> (1), <i>Calocybe</i> (4), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (20), <i>Collybia</i> (3), <i>Crinipellis</i> (1), <i>Delicatula</i> (1), <i>Fayodia</i> (1), <i>Flammulina</i> (1), <i>Gerronema</i> (2), <i>Gymnopus</i> (8), <i>Hemimycena</i> (2), <i>Hohenbuehelia</i> (1), <i>Laccaria</i> (6), <i>Lepista</i> (7), <i>Lyophyllum</i> (5), <i>Macrocystidia</i> (1), <i>Marasmiellus</i> (1), <i>Marasmius</i> (10), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Melanoleuca</i> (6), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (46), <i>Mycenella</i> (1), <i>Omphalina</i> (4), <i>Panellus</i> (3), <i>Pseudoclyocybe</i> (1), <i>Rhodocollybia</i> (4), <i>Rickenella</i> (2), <i>Ripartites</i> (2), <i>Strobilurus</i> (3), <i>Tephroclybe</i> (4), <i>Tricholoma</i> (27), <i>Xeromphalina</i> (4)

Boletales (44 вида)	<i>Boletaceae</i>	3	23	3,2	<i>Boletus</i> (5), <i>Leccinum</i> (10), <i>Suillus</i> (8)
	<i>Gomphidiaceae</i>	2	5	0,7	<i>Chroogomphus</i> (2), <i>Gomphidius</i> (3)
	<i>Gyrodontaceae</i>	2	4	0,5	<i>Boletinus</i> (2), <i>Gyroporus</i> (2)
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	1	2	0,3	<i>Hygrophoropsis</i> (2)
	<i>Paxillaceae</i>	1	3	0,4	<i>Paxillus</i> (3)
	<i>Strobilomycetaceae</i>	3	3	0,4	<i>Chalciporus</i> (1), <i>Fuscoboletinus</i> (1), <i>Tylopilus</i> (1)
	<i>Xerocomaceae</i>	1	4	0,5	<i>Xerocomus</i> (4)
Cortinariales (169)	<i>Cortinariaceae</i>	10	158	21,7	<i>Cortinarius</i> (73), <i>Galerina</i> (19), <i>Gymnopilus</i> (5), <i>Hebeloma</i> (16), <i>Inocybe</i> (38), <i>Leucocortinarius</i> (1), <i>Naucoria</i> (2), <i>Phaeolepiota</i> (1), <i>Rozites</i> (1), <i>Simocybe</i> (2)
	<i>Crepidotaceae</i>	2	11	1,5	<i>Crepidotus</i> (7), <i>Tubaria</i> (4)
Poriales (10)	<i>Lentinaceae</i>	4	10	1,4	<i>Lentinus</i> (2), <i>Panus</i> (2), <i>Phyllotopsis</i> (1), <i>Pleurotus</i> (5)
Russulales (80)	<i>Russulaceae</i>	2	80	11	<i>Lactarius</i> (34), <i>Russula</i> (46)
Всего:		103	728	100	728 ВИДОВ

Широколиственно-слово-пихтовые леса находятся в южной части Пермского края (см. рис. 1). Структура лесов усложняется, в подлеске и травяном ярусе преобладают неморальные виды (Овёснoв, 2009). Наиболее распространены широколиственно-хвойные леса. Нередки липняки, встречаются дубовые леса с участием других широколиственных деревьев, а также кленовые леса с *Acer platanoides*. Хорошо развит кустарниковый ярус. Травяной ярус крупнотравный, высокий, сплошной. Кустарнички, характерные для среднетаежных лесов, здесь практически отсутствуют. Сосновые леса встречаются редко.

Как и в других районах края, здесь ведется рубка лесов, приводящая к формированию вторичных мелколиственных и смешанных лесов, а также липняков порослевого происхождения. В данном районе не проводились стационарные исследования, но район в сравнении с севером Пермского края является более доступным, сюда регулярно организуются экспедиции, так как в Пермском крае ведется мониторинг организмов, в том числе грибов, занесенных в Красную книгу Пермского края.

Таким образом, на территории этого района было выявлено 396 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к 88 родам, 20 семействам и 5 порядкам отдела *Basidiomycota* (табл. 3). Вероятно, причина снижения количества видов в сравнении с южнотаежными лесами кроется не только в отсутствии стационарных исследований, но в обилии травяного покрова в лесах, отрицательно сказывающегося на развитии базидиом агарикоидных базидиомицетов.

Таблица 3

**Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов
широколиственно-елово-пихтовых лесов Пермского края**

Порядок	Семейство	Кол- во родов	Кол- во видов	То же, в % от общего	Роды (с указанием количества видов и внутривидовых таксонов)
Agaricales (229 видов)	<i>Agaricaceae</i>	8	25	6,3	<i>Agaricus</i> (7), <i>Chamaemyces</i> (1), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Cystoderma</i> (6), <i>Cystolepiota</i> (1), <i>Lepiota</i> (6), <i>Leucoagaricus</i> (1), <i>Macrolepiota</i> (2)
	<i>Amanitaceae</i>	2	14	3,6	<i>Amanita</i> (12), <i>Limacella</i> (2)
	<i>Bolbitiaceae</i>	3	6	1,5	<i>Agrocybe</i> (1), <i>Bolbitius</i> (2), <i>Conocybe</i> (3)
	<i>Coprinaceae</i>	3	16	4	<i>Coprinus</i> (10), <i>Lacrymaria</i> (1), <i>Psathyrella</i> (5)
	<i>Entolomataceae</i>	3	8	2	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (6), <i>Rhodocybe</i> (1)
	<i>Hygrophoraceae</i>	4	20	5	<i>Cuphophyllum</i> (3), <i>Hygrocybe</i> (4), <i>Hygrophorus</i> (10), <i>Pseudohygrocybe</i> (3)
	<i>Pluteaceae</i>	2	15	3,8	<i>Pluteus</i> (12), <i>Volvariella</i> (3)
	<i>Strophariaceae</i>	5	19	4,8	<i>Hypholoma</i> (3), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Panaeolus</i> (2), <i>Pholiota</i> (8), <i>Stropharia</i> (5)
	<i>Tricholomataceae</i>	31	106	26,8	<i>Armillaria</i> (4), <i>Asterophora</i> (1), <i>Calocybe</i> (1), <i>Clitocybe</i> (13), <i>Collybia</i> (3), <i>Gerronema</i> (3), <i>Gymnopus</i> (5), <i>Hemimycena</i> (1), <i>Laccaria</i> (2), <i>Lepista</i> (8), <i>Leucopaxillus</i> (1), <i>Lyophyllum</i> (1), <i>Macrocystidia</i> (1), <i>Marasmius</i> (8), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Melanoleuca</i> (2), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (23), <i>Omphalina</i> (2), <i>Panellus</i> (1), <i>Pseudoclitocybe</i> (1), <i>Rhodocollybia</i> (2), <i>Rhodotus</i> (1), <i>Rickenella</i> (2), <i>Ripartites</i> (1), <i>Strobilurus</i> (1), <i>Tephroclybe</i> (1), <i>Tricholoma</i> (13), <i>Tricholomopsis</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (2), <i>Xerula</i> (1)
Boletales (34 вида)	<i>Boletaceae</i>	3	20	5	<i>Boletus</i> (6), <i>Leccinum</i> (9), <i>Suillus</i> (5)
	<i>Gomphidiaceae</i>	2	4	1	<i>Chroogomphus</i> (3), <i>Gomphidius</i> (1),
	<i>Gyrodontaceae</i>	1	1	0,3	<i>Boletinus</i> (1)
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	1	2	0,5	<i>Hygrophoropsis</i> (2)
	<i>Paxillaceae</i>	1	1	0,3	<i>Paxillus</i> (1)
	<i>Strobilomycetaceae</i>	2	2	0,5	<i>Chalciporus</i> (1), <i>Tylopilus</i> (1)
	<i>Xerocomaceae</i>	1	4	1	<i>Xerocomus</i> (4)

<i>Cortinariales</i> (75)	<i>Cortinariaceae</i>	8	69	17,4	<i>Cortinarius</i> (33), <i>Galerina</i> (5), <i>Gymnopilus</i> (2), <i>Hebeloma</i> (9), <i>Inocybe</i> (17), <i>Leucocortinarius</i> (1), <i>Rozites</i> (1), <i>Simocybe</i> (1)
	<i>Crepidotaceae</i>	2	6	1,5	<i>Crepidotus</i> (4), <i>Tubaria</i> (2)
<i>Poriales</i> (7)	<i>Lentinaceae</i>	4	7	1,8	<i>Lentinus</i> (1), <i>Panus</i> (2), <i>Phyllotopsis</i> (1), <i>Pleurotus</i> (3)
<i>Russulales</i> (51)	<i>Russulaceae</i>	2	51	12,9	<i>Lactarius</i> (23), <i>Russula</i> (28)
Всего:		88	396	100	396 видов

Тем не менее, как и в других районах лесной зоны, в широколиственно-елово-пихтовых лесах Пермского края преобладают представители семейств: *Tricholomataceae* (106 видов или 26,8 %), *Cortinariaceae* (69 видов или 17,4 %), *Russulaceae* (51 вид или 12,9 %). Значительна доля сем. *Agaricaceae* (25 видов или 6,3 %), *Boletaceae* (20 видов или 5 %) и *Strophariaceae* (19 видов или 4,8 %). Участие в составе ведущих сем. *Agaricaceae* подчеркивает, что в этом районе довольно плодородные почвы и высокая рекреационная нагрузка.

Заслуживает внимания распределение видов по родам. В 26 родах содержится 292 вида, или 74 % от всего видового состава грибов в районе. От 5 до 10 видов находится в 17 родах, от 11 до 20 видов обнаружено в 5 родах. Больше всего видов в следующих родах: *Cortinarius* (33 вида), *Russula* (28), *Mycena* и *Lactarius* (по 23 вида).

Грибы, занесенные в Красную книгу Пермского края – подмолочник, молочай – *Lactarius volemus*, поганка бледная – *Amanita phalloides*, болет (дубовик) оливково-бурый, дубовик – *Boletus luridus* Schaeff., гимнопус (коллибия) скученный – *Gymnopus acervatus*.

Островная Кунгурская лесостепь вклинивается в район широколиственно-елово-пихтовых лесов (см. рис. 1). Значительную часть составляют сельскохозяйственные земли. На холмах сохранились островки лесов: мелколиственные (березовые и осиновые), смешанные – с *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* (Овёснoв, 2009). Встречаются сосновые леса с *Larix sibirica*. Те сосновые леса, что расположены на скалах, известняковых и гипсовых обнажениях, имеют много общих черт с горными лесами. На разнообразии фитоценозов и видов растений этого района накладывает отпечаток близость широколиственно-елово-пихтовых лесов. Отличительной особенностью является наличие парковых березовых лесов.

Изучение агарикоидных базидиомицетов велось маршрутным методом. В последние годы этот район посещался ежегодно, так как на его территории находятся некоторые виды грибов, занесенных в Красную книгу Пермского края. В настоящее время на территории островной Кунгурской лесостепи выявлено 249 видов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 69 родам, 19 семействам и 5 порядкам отдела *Basidiomycota* (табл. 4).

Таблица 4

**Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов островной
Кунгурской лесостепи Пермского края**

Порядок	Семейство	Кол- во родов	Кол- во видов	То же, в % от общего	Роды (с указанием количества видов и внутривидовых таксонов)
Agaricales (140 видов)	<i>Agaricaceae</i>	6	17	6,8	<i>Agaricus</i> (6), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Cystoderma</i> (5), <i>Lepiota</i> (3), <i>Leucocoprinus</i> (1), <i>Macrolepiota</i> (1)
	<i>Amanitaceae</i>	2	11	4,4	<i>Amanita</i> (10), <i>Limacella</i> (1)
	<i>Bolbitiaceae</i>	2	3	1,2	<i>Agrocybe</i> (1), <i>Conocybe</i> (2)
	<i>Coprinaceae</i>	2	3	1,2	<i>Coprinus</i> (2), <i>Psathyrella</i> (1)
	<i>Entolomataceae</i>	2	2	0,8	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (1)
	<i>Hygrophoraceae</i>	4	12	4,8	<i>Cuphophyllum</i> (3), <i>Hygrocybe</i> (1), <i>Hygrophorus</i> (6), <i>Pseudohygrocybe</i> (2)
	<i>Pluteaceae</i>	2	3	1,2	<i>Pluteus</i> (2), <i>Volvariella</i> (1)
	<i>Strophariaceae</i>	5	17	6,8	<i>Hypholoma</i> (4), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Panaeolus</i> (2), <i>Pholiota</i> (5), <i>Stropharia</i> (5)
	<i>Tricholomataceae</i>	22	72	29	<i>Armillaria</i> (4), <i>Calocybe</i> (1), <i>Clitocybe</i> (9), <i>Collybia</i> (2), <i>Gerronema</i> (1), <i>Gymnopus</i> (2), <i>Hemimycena</i> (2), <i>Laccaria</i> (2), <i>Lepista</i> (4), <i>Lyophyllum</i> (1), <i>Macrocystidia</i> (1), <i>Marasmiellus</i> (1), <i>Marasmius</i> (5), <i>Melanoleuca</i> (1), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (10), <i>Omphalina</i> (1), <i>Rhodocollybia</i> (3), <i>Rickenella</i> (2), <i>Strobilurus</i> (1), <i>Tephrocybe</i> (1), <i>Tricholoma</i> (14), <i>Tricholomopsis</i> (2), <i>Xeromphalina</i> (3)
Boletales (29 вида)	<i>Boletaceae</i>	3	18	7,2	<i>Boletus</i> (7), <i>Leccinum</i> (6), <i>Suillus</i> (5)
	<i>Gomphidiaceae</i>	2	4	1,6	<i>Chroogomphus</i> (3), <i>Gomphidius</i> (1)
	<i>Gyrodontaceae</i>	0	0	0	
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	1	1	0,4	<i>Hygrophoropsis</i> (1)
	<i>Paxillaceae</i>	1	3	1,2	<i>Paxillus</i> (3)
	<i>Strobilomycetaceae</i>	2	2	0,8	<i>Chalciporus</i> (1), <i>Tylopilus</i> (1)
	<i>Xerocomaceae</i>	1	1	0,4	<i>Xerocomus</i> (1)
Cortinariales (32)	<i>Cortinariaceae</i>	5	29	11,7	<i>Cortinarius</i> (11), <i>Galerina</i> (4), <i>Gymnopilus</i> (2), <i>Hebeloma</i> (3), <i>Inocybe</i> (9)
	<i>Crepidotaceae</i>	2	3	1,2	<i>Crepidotus</i> (2), <i>Tubaria</i> (1)
Poriales (5)	<i>Lentinaceae</i>	3	5	2	<i>Lentinus</i> (1), <i>Panus</i> (1), <i>Pleurotus</i> (3)
Russulales (43)	<i>Russulaceae</i>	2	43	17,3	<i>Lactarius</i> (21), <i>Russula</i> (22)
Всего:		69	249	100	249 видов

Близость широколиственно-хвойных лесов сказывается не только на видовом составе растений, но и разнообразии агарикоидных базидиомицетов. Как и в лесных районах, здесь преобладают представители семейств: *Tricholomataceae* (72 вида или 29 %), *Russulaceae* (43 вида или 17,3 %), *Cortinariaceae* (29 видов или 11,7 %). Значительна доля сем. *Boletaceae* (18 видов или 7,2 %), *Agaricaceae* и *Strophariaceae* (по 17 видов или по 6,8 %).

Обилие представителей сем. *Agaricaceae* и *Strophariaceae* подчеркивает ту же ситуацию, которая складывается в районе широколиственно-елово-пихтовых лесов: наличие плодородных почв и рекреационной нагрузки.

Распределение видов по родам следующее. В 17 родах содержится 156 видов или 62,7 % от всего видового состава грибов в районе. От 5 до 10 видов находится в 13 родах. Больше всего видов в родах: *Russula* (22 вида), *Lactarius* (21), *Tricholoma* (14), *Cortinarius* (11).

В этом районе были обнаружены краснокнижные виды: поганка бледная — *Amanita phalloides*, болет (дубовик) оливково-бурый, дубовик — *Boletus luridus* Schaeff.

Район средне- и южнотаежных предгорных пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов отличается переходным характером между районами среднетаежных и южно-таежных пихтово-еловых лесов и районом северо- и среднетаежных кедрово-еловых горных лесов. Изучение агарикоидных грибов в этом районе велось фрагментарно, поэтому видовой состав грибов этого района отдельно не анализируется.

Район северо- и среднетаежных кедрово-еловых горных лесов невелик по площади в сравнении с другими районами и находится на северо-востоке Пермского края (см. рис. 1). Горные леса отличаются, как отмечает С. А. Овёснoв (2009), разреженностью древесного яруса, в котором присутствует *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. В горнолесном поясе преобладают разнообразные еловые и пихтово-еловые леса.

Агарикоидные грибы этого труднодоступного района изучались маршрутным методом в течение нескольких лет. Довольно тщательно был исследован заповедник «Вишерский». На территории этого небольшого по размерам района было выявлено 393 вида, относящихся к 72 родам, 20 семействам и 5 порядкам отдела *Basidiomycota* (табл. 5).

В предгорных и горных таежных лесах распределение видов грибов по семействам примерно такое же, как и в других районах. По количеству видов преобладает сем. *Tricholomataceae* (98 видов или 25 %), *Cortinariaceae* (93 вида или 23,6 %) и *Russulaceae* (72 вида или 18,3 %).

Таблица 5

Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов района северо- и среднетаежных кедрово-еловых горных лесов Пермского края

Порядок	Семейство	Кол-во родов	Кол-во видов	То же, в % от общего	Роды (с указанием количества видов и внутривидовых таксонов)
Agaricales (189 видов)	<i>Agaricaceae</i>	6	16	4,1	<i>Agaricus</i> (5), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Cystoderma</i> (5), <i>Cystolepiota</i> (1), <i>Lepiota</i> (3), <i>Macrolepiota</i> (1)
	<i>Amanitaceae</i>	1	15	3,8	<i>Amanita</i> (15)
	<i>Bolbitiaceae</i>	1	1	0,3	<i>Conocybe</i> (1)
	<i>Coprinaceae</i>	2	12	3	<i>Coprinus</i> (6), <i>Psathyrella</i> (6)
	<i>Entolomataceae</i>	2	9	2,3	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (8)
	<i>Hygrophoraceae</i>	4	8	2	<i>Cuphophyllum</i> (2), <i>Hygrocybe</i> (1), <i>Hygrophorus</i> (4), <i>Pseudohygrocybe</i> (1)
	<i>Pluteaceae</i>	1	3	0,8	<i>Pluteus</i> (3)
	<i>Strophariaceae</i>	6	27	6,9	<i>Hypholoma</i> (6), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Panaeolus</i> (2), <i>Pholiota</i> (12), <i>Psilocybe</i> (1), <i>Stropharia</i> (5)
	<i>Tricholomataceae</i>	23	98	25	<i>Armillaria</i> (4), <i>Baeospora</i> (1), <i>Callistosporium</i> (1), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (16), <i>Collybia</i> (3), <i>Gerronema</i> (1), <i>Gymnopus</i> (4), <i>Hemimycena</i> (2), <i>Laccaria</i> (2), <i>Lepista</i> (4), <i>Lyophyllum</i> (1), <i>Marasmius</i> (4), <i>Melanoleuca</i> (1), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (27), <i>Omphalina</i> (5), <i>Rhodocollybia</i> (4), <i>Rickenella</i> (2), <i>Tephrocybe</i> (2), <i>Tricholoma</i> (9), <i>Tricholomopsis</i> (2), <i>Xeromphalina</i> (1)
Boletales (31 вид)	<i>Boletaceae</i>	3	21	5,2	<i>Boletus</i> (3), <i>Leccinum</i> (8), <i>Suillus</i> (10)
	<i>Gomphidiaceae</i>	2	2	0,5	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (1)
	<i>Gyrodontaceae</i>	2	3	0,8	<i>Boletinus</i> (2), <i>Gyroporus</i> (1)
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	1	1	0,3	<i>Hygrophoropsis</i> (2)
	<i>Paxillaceae</i>	1	1	0,3	<i>Paxillus</i> (1)
	<i>Strobilomycetaceae</i>	2	2	0,5	<i>Chalciporus</i> (1), <i>Tylopilus</i> (1)
	<i>Xerocomaceae</i>	1	1	0,3	<i>Xerocomus</i> (1)
Cortinariales (97)	<i>Cortinariaceae</i>	8	93	23,6	<i>Cortinarius</i> (56), <i>Galerina</i> (13), <i>Gymnopilus</i> (5), <i>Hebeloma</i> (6), <i>Inocybe</i> (10), <i>Leucocortinarius</i> (1), <i>Phaeolepiota</i> (1), <i>Rozites</i> (1)
	<i>Crepidotaceae</i>	2	4	1	<i>Crepidotus</i> (2), <i>Tubaria</i> (2)
Poriales (4)	<i>Lentinaceae</i>	2	4	1	<i>Lentinus</i> (1), <i>Pleurotus</i> (3)
Russulales (72)	<i>Russulaceae</i>	2	72	18,3	<i>Lactarius</i> (26), <i>Russula</i> (46)
Всего:		72	393	100	393 вида

Довольно хорошо представлены сем. *Strophariaceae* (по 27 видов или 6,9 %), *Boletaceae* (21 вид или 5,2 %) и *Agaricaceae* (16 видов или 4,1 %).

В 22 родах сосредоточено 78 % (305 видов) от общего количества всех грибов в данном районе. В 14 родах находится 5–10 видов грибов. Наибольшее количество видов свойственно таким родам как *Cortinarius* (56 видов), *Russula* (46), *Mycena* (27), *Lactarius* (26).

Встречаются краснокнижные виды грибов: гимнопус (коллибия) скученный – *Gymnopus acervatus* и решетник азиатский – *Boletinus asiaticus* Singer.

2. Сравнительная характеристика агарикоидных базидиомицетов разных ботанико-географических районов Пермского края

В результате исследований было выявлено, что количество видов варьирует от 164, обнаруженных в среднетаежных лесах, до 728 видов – в южнотаежных (рис. 2). Наибольшее количество видов,

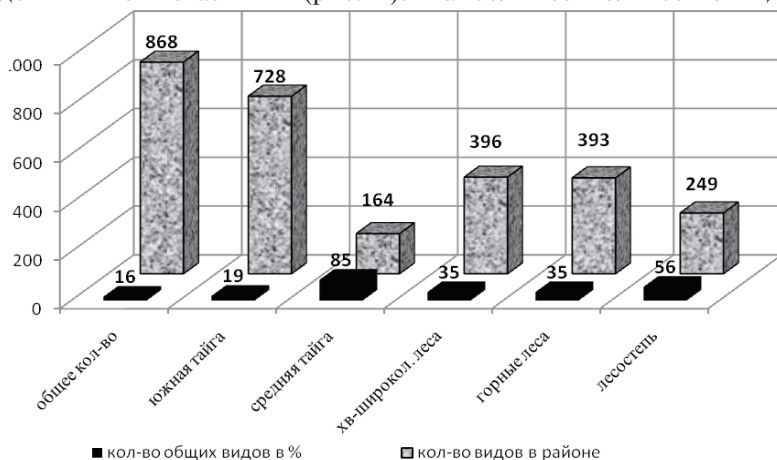


Рис. 2. Количество видов агарикоидных грибов и доля (в %) общих видов в ботанико-географических районах Пермского края

выявленное в южнотаежных лесах, показывает не только то, что здесь складываются благоприятные условия для развития различных эколого-трофических групп грибов. В большей степени подтверждается известное преимущество сочетания маршрутных и стационарных методов исследования перед каким-либо одним из них. При маршрутных исследованиях охватывается большая территория, а при стационарных – появляется возможность обратить внимание на мелкие

базидиомы, развивающиеся в разные сроки вегетационного периода. При маршрутных исследованиях в первую очередь обращается внимание на грибы, массово образующие плодовые тела. В основном это микоризные грибы, а также грибы-ксилотрофы.

На исследованной территории нами было выявлено 139 видов грибов, встречающихся во всех ботанико-географических районах, что составляет 16 % от всего видового состава грибов (см. рис. 2).

Чем тщательнее изучен видовой состав грибов, тем меньший процент составляют общие виды в биоте агарикоидных грибов того или иного района. Так, в южнотаежных пихтово-еловых лесах на долю общих видов приходится 19 %, а в среднетаежных пихтово-еловых лесах 85 % всех обитающих там грибов можно обнаружить в любом районе. Довольно много общих видов в островной Кунгурской лесостепи (56 %). Среднее положение занимают широколиственно-елово-пихтовые леса, а также северо- и среднетаежные кедрово-еловые горные леса. Здесь общие виды составляют 35 % от всего видового состава грибов в районах.

По количеству общих видов в семействах наблюдаются почти те же тенденции, что и в целом для лесной зоны. Среди общих видов преобладают представители семейств: *Tricholomataceae* (40 видов или 28,8 %), *Russulaceae* (27 видов или 19,4 %), *Cortinariaceae* (13 видов или 9,5 %), *Boletaceae* (14 видов или 10 %) и *Agaricaceae* (12 видов или 8,6 %). Это виды, как с обильным плодоношением, так и с единичными базидиомами, но встречающимися регулярно и часто.

Не останавливаясь на анализе распределения по районам общих видов из малочисленных семейств, отметим некоторые особенности распространения видов грибов из крупных семейств. Так, из 218 видов сем. *Tricholomataceae* 40 видов (18 % от количества видов в семействе) встречается и на юге, и на севере края. Это виды родов: *Armillaria*, *Clitocybe*, *Laccaria*, *Marasmius*, *Mycena*, *Tricholoma*. Как правило, общие виды из этих родов отличаются массовым образованием базидиом. В основном это подстилочные сапротрофы.

Второе крупное семейство *Cortinariaceae*. Но только 13 видов (8 %) являются общими для всех районов. Объясняется это тем, что в семействе много видов грибов с мелкими базидиомами. Например, род *Galerina*. Поэтому в районах, где не проводились стационарные исследования, эти виды могли не попасть в поле зрения.

Из 104 видов сем. *Russulaceae* 27 видов грибов (26 %) оказались общими для всех районов. Грибы, входящие в состав семейства, являются облигатными микоризообразователями, в основном с

широким кругом растений-хозяев, что обуславливает их широкое распространение. Узкоспециализированные симбиотрофы обитают в тех же местах, что и их растения — симбионты. Например, *Lactarius picinus* обнаружен только в горной тайге как симбионт сосны сибирской (*Pinus sibirica*).

Из других семейств можно отметить сем. *Boletaceae*. Виды этого семейства хорошо заметны, поэтому они почти полностью выявлены на территории Пермского края. Из 30 видов грибов сем. *Boletaceae* 14 видов (47 %) встречаются повсеместно. Семь видов растут только в каком-либо одном районе. Например, в южной тайге встречается *Suillus aeruginascens* и *S. flavidus*. В горной тайге — *Suillus placidus*, *S. plorans*, *S. punctipes*., *S. sibiricus*. Только в лесостепном районе обитает *Boletus radicans*.

Высокий процент общих видов обнаружен в сем. *Amanitaceae* (8 видов или 38 % от числа видов в семействе) и *Agaricaceae* (12 видов или 29 %). Из этих семейств наиболее известны грибы рода мухомор (*Amanita*).

С продолжением исследований разнообразия агарикоидных грибов можно предположить, что количество общих видов будет увеличиваться, так как среди них немного видов, обладающих узкой приуроченностью к субстрату. Заметные различия по видовому составу грибов в различных ботанико-географических районах больше всего связаны с количественными характеристиками. Визуальные различия связаны с доминантными видами, преобладающими по биомассе и по количеству плодовых тел. Уже в настоящее время довольно велико «ядро», включающее 139 видов (16 %), обитающих во всех исследованных районах Пермского края.

Сказанное подтверждает результаты стационарных исследований проведения мониторинга, начатого в 1975 году в 10 типах леса в районе южнотаежных пихтово-еловых лесов (административный район Добрянский). Оказалось, что с течением времени происходит сближение видового состава грибов различных биогеоценозов, особенно ельников и березняка, что, вероятно, объясняется наличием мицелиального континуума не только во времени, но и в пространстве. Кроме того, при изменении микроклиматических условий отмечались неоднократные случаи появления видов, не типичных для данных мест обитания. Например, в сосняке лишайниковом в период влажного лета, в понижениях появился *Lactarius helvus*, ранее отмечаемый только в сосняке чернично-сфагновом и сосняке сфагновом. Известно, что видовой состав грибов зависит еще и от возраста древостоев. Через 30 лет на исследуемых площадях появился *Boletus pinophilus*, *Cortinarius traganus*.

Запас пропагул агарикоидных базидиомицетов на больших территориях в виде мицелия, спор, возможно, характеризуется дискретностью, но превышает количество видов, имеющих развитые базидиомы на данном этапе наблюдений. Изменение количества и качества субстрата (подстилка, отмершая древесина, живые деревья и др.), а также микроклиматических условий ведет к развитию и появлению базидиом новых видов грибов, ранее не выявляемых на исследуемой территории.

Используя индекс Жаккара, мы провели сравнение видового состава агарикоидных грибов разных районов. Однако на данном этапе исследований такое сравнение оказалось преждевременным. Отметим, что наиболее высокие коэффициенты сходства отмечены для лесостепи и других районов. Это объясняется расположением лесостепи вблизи района хвойно-широколиственных лесов и южной тайги. Как отмечалось, в лесостепном районе лесные островки находятся на холмах (Овёснов, 2009). Поэтому видовой состав растений лесостепи и горной тайги довольно близок, что влечет за собой сходство видового состава агарикоидных грибов.

Сравнивая таксономические показатели по грибам ботанико-географических районов Пермского края, отметим, что повсеместно преобладающими оказались представители семейств: *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae* (рис. 3). Во всех районах доля грибов из сем. *Tricholomataceae* составляла 25–29 %.

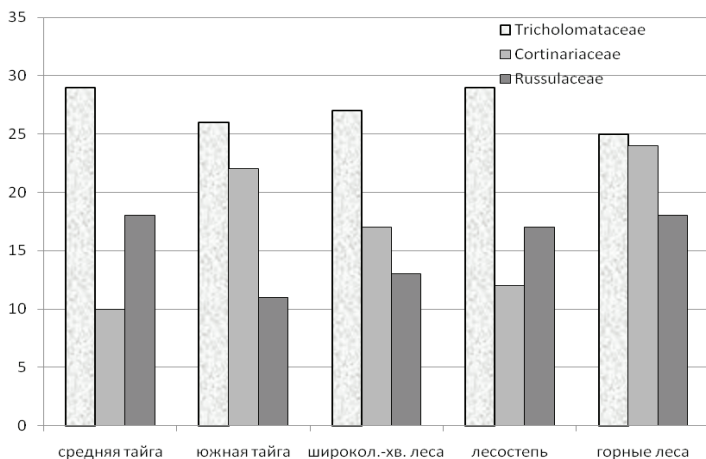


Рис. 3. Доля ведущих семейств в биоте агарикоидных базидиомицетов разных ботанико-географических районов Пермского края

Доля грибов из сем. *Cortinariaceae* варьировала от 10 % в средней тайге до 24 % в горной тайге. Примерно такое же соотношение характерно для грибов из сем. *Russulaceae*, где количество видов колебалось от 11 до 18 %. Из других семейств более 5 % видов содержится в сем. *Boletaceae*, *Agaricaceae*, *Strophariaceae*.

Доминирующими родами по количеству видов оказались *Russula*, *Lactarius*, *Mycena*, *Cortinarius*. В островной Кунгурской лесостепи довольно много грибов рода *Tricholoma* (6 %), что подчеркивает неморальный характер микобиоты.

Выводы

1. Видовой состав агарикоидных базидиомицетов Пермского края исчисляется 868 видами и внутривидовыми таксонами, относящимися к 108 родам, 20 семействам и 5 порядкам.

2. Наибольшее количество, 728 видов грибов, выявлено в районе южнотаежных пихтово-еловых лесов, а наименьшее, 164 вида, в среднетаежных пихтово-еловых лесах.

3. Для всех районов общими оказались 139 видов, что составляет 16 % от всего видового состава агарикоидных грибов Пермского края. В это «ядро» входят в основном виды с крупными базидиомами, часто развивающимися в больших количествах.

4. Доля общих видов в биоте агарикоидных грибов варьирует от 19 % в южнотаежных пихтово-еловых лесах до 85 % в среднетаежных пихтово-еловых лесах. В островной Кунгурской лесостепи таких видов насчитывается 56 %. Поэтому общий облик биоты агарикоидных базидиомицетов Пермского края с продвижением с севера на юг меняется в меньшей степени, чем флора высших растений, что указывает на наличие мицелиального континуума не только во времени, но и в пространстве. По мере выявления новых видов состав «ядра» может увеличиться.

5. Специфику различным районам придают виды грибов, часто имеющие мелкие базидиомы, узкоспециализированные в отношении субстрата (микоризообразователи, ксилотрофы, подстилочные сапротрофы).

6. Во всех районах ведущими оказались семейства: *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, а также сем. *Boletaceae*, *Agaricaceae*, *Strophariaceae*. Доминирующими родами по количеству видов являются: *Russula*, *Lactarius*, *Mycena*, *Cortinarius*.

ЛИТЕРАТУРА

Грюнер С. А. Очерк флоры северной части Чердынского уезда Пермской губернии // Зап. Урал. об-ва любителей естествознания. 1905. Т. 25. С. 70–113.

Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С. А. Овёнов, Е. Г. Ефимик, Т. В. Козьминых [и др.]. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с.

Коротаев Н. Я. Почвы Пермской области. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1962. 278 с.

Крылов П. Н. Материалы к флоре Пермской губернии // Труды об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. Казань, 1882. Т. 11, вып. 5. С. 6–40.

Лебедева Л. А. Определитель шляпочных грибов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1949. 547 с.

Малеев К. И. Состояние растительного покрова Пермской области и некоторые вопросы его рационального использования и охраны // Содержание и формы экологического образования в педвузе: Тез. докл. Пермь, 1990. Ч. 2. С. 139–140.

Максимович Г. А. Геоморфологическое районирование Пермской области // Доклады Четвертого Всеуральского совещания по физико-географическому и экономико-географическому районированию Урала. Пермь, 1958. Т. 1, вып. 1. С. 1–4.

Мехоношин Л. Е., Переведенцева Л. Г. Экологические группы агариковых грибов лесных ценозов в условиях промышленного загрязнения // Экологические основы воспроизводства хвойных лесов Прикамья. Пермь: ПГПУ, 1990. С. 60–67.

Мухутдинов О. И. Грибы рода *Russula* Pers. заповедника «Вишерский» (Пермский край) // Вестник Тюменского государственного университета. 2007. № 6. С. 193–195.

Мухутдинов О. И., Переведенцева Л. Г. Трофическая структура агарикоидных базидиомицетов заповедника «Вишерский» Пермского края // Вестник Оренбургского государственного университета. 2010. № 6 (112). С. 12–15.

Наумов Н. А. Грибы Урала // Зап. Уральск. об-ва любителей естествознания. Екатеринбург, 1915. Т. 35, вып. 1–3. С. 1–48.

Овёнов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1997. 252 с.

Овёнов С. А. Местная флора. Флора Пермского края и ее анализ: учеб. пособие по спецкурсу. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 2009. 215 с.

Овёнов С. А., Ефимик Е. Г., Козьминых Т. В. и др. Иллюстрированный определитель растений Пермского края. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с.

Переведенцева Л. Г. Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края: монография. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 2008. 86 с.

Переведенцева Л. Г. Конспект агариковых грибов (пор. Agaricales s. lat.) Пермской области, Коми-Пермятского национального округа. Пермь: Изд-во Перм. гос. пед. ун-та, 1997. 76 с.

Переведенцева Л. Г. К флоре агариковых грибов лесных биогеоценозов Прикамья. Сообщение 3 // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 78–81.

Переведенцева Л. Г. Мониторинг видового состава агарикоидных подстилочных сапротрофов в южнотаежных лесах Центрального Прикамья // Микология и фитопатология. СПб.: Наука, 2002. Т. 36, вып. 3. С. 19–24.

Переведенцева Л. Г., Реньжина С. В. Агарикоидные базидиомицеты лесных ценозов в окрестностях птицефабрик // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Материалы 5-й Междунар. конф. 7–10 (14) октября 2002 г. М.: Ин-т лесоведения РАН, 2002. С. 182–185.

Сорокин Н. А. Материалы для флоры Урала. Отчет, представленный об-ву естествоиспытателей при Казанском ун-те // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. Казань, 1876. Т. 5, вып. 6. С. 1–28.

Сюзев П. В. Важнейшие болезни деревьев и кустарников от поражения их частей паразитными грибами на Урале // Зап. Уральск. об-ва любителей естествознания. Екатеринбург, 1901. Т. 22. С. 5–15.

Сюзев П. В. Грибные паразиты, причиняющие болезни культурным и полезным растениям в Пермской губернии // Материалы по изучению Пермского края. Пермь, 1911. С. 151–158.

Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отделение ботаники. М., 1912. Вып. 7. 206 с.

Сюзев П. В. Материалы по микофлоре Пермской губернии. Bull. de la Soc. J. d. Nat. de Moscou, 1898. Т. 12, № 1. 10 с.

Шилкова Т. А., Переведенцева Л. Г. Сапротрофные агарикоидные базидиомицеты лесопарка «Черняевский» г. Перми // Аграрный вестник Урала. 2010. № 8 (74). С. 48–49.

Шимановский Л. А. Основные факторы формирования рельефа Пермского Прикамья // Уч. зап. Пермск. ун-та. Пермь, 1970. № 210. С. 141–159.

Шкараба Е. М., Переведенцева Л. Г., Мошкина Е. В. Микологические исследования в заповеднике «Басеги» // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 93–100.

Шкляев А. С., Балков В. А. Климат Пермской области. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1963. 191 с.

Шкляев А. С., Матарзин Ю. М. Климат Пермской области // Пермская область. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1959. С. 56–73.

Афиллофоровые грибы ООПТ Российской части Зеленого пояса Фенноскандии

В. И. Крутов, А. В. Руоколайнен, В. М. Коткова, Л. Г. Исаева, Ю. Р. Химич

Зеленый пояс Фенноскандии (ЗПФ) представляет собой вытянутую вдоль российско-финляндской (а на севере также и вдоль норвежской) границы полосу (в среднем шириной 50 км) от Баренцева до Балтийского морей. В ЗПФ также входит акватория, острова и побережье Финского залива в пределах Ленинградской области. Ключевыми участками ЗПФ являются российские особо охраняемые природные территории (ООПТ), включающие крупные фрагменты (до 200 тыс. га) хорошо сохранившихся коренных таежных лесов и болотных массивов (рис. 1). Прилегающие к ним территории преимущественно трансформированы хозяйственной деятельностью (Титов и др., 2009; Боголицын и др., 2011).

Бореальные и арктические экосистемы очень уязвимы в условиях глобальных изменений и возрастающих антропогенных нагрузок и все в большей степени осознаются как важнейшая часть всемирного природного наследия. Наилучшим способом сохранения репрезентативных участков природных экосистем и видов аборигенной флоры и фауны является сохранение существующих и создание новых ООПТ. Зеленые пояса и системы экологических коридоров создают условия для беспрепятственного распространения (расселения) растений, грибов и животных не только в приграничной территории, но и на Европейском Севере в целом.

Коренные лесные массивы, сохраняющиеся на ООПТ ЗПФ, являются эталонами первобытной тайги и отличаются высоким видовым разнообразием различных групп организмов (Кравченко, Кузнецов, 2011; Максимов, Бойчук, 2011). Это же в значительной мере относится и к разнообразию афиллофоровых грибов, которое обеспечивается большим количеством валежной древесины хвойных и лиственных пород на разной стадии разложения — субстрата для их развития, а также определенными микроклиматическими условиями, которые присущи только естественным старовозрастным лесам, ненарушенным хозяйственной деятельностью.

В последние годы российскими и финскими микологами проведены исследования биоты этой группы грибов на планируемых

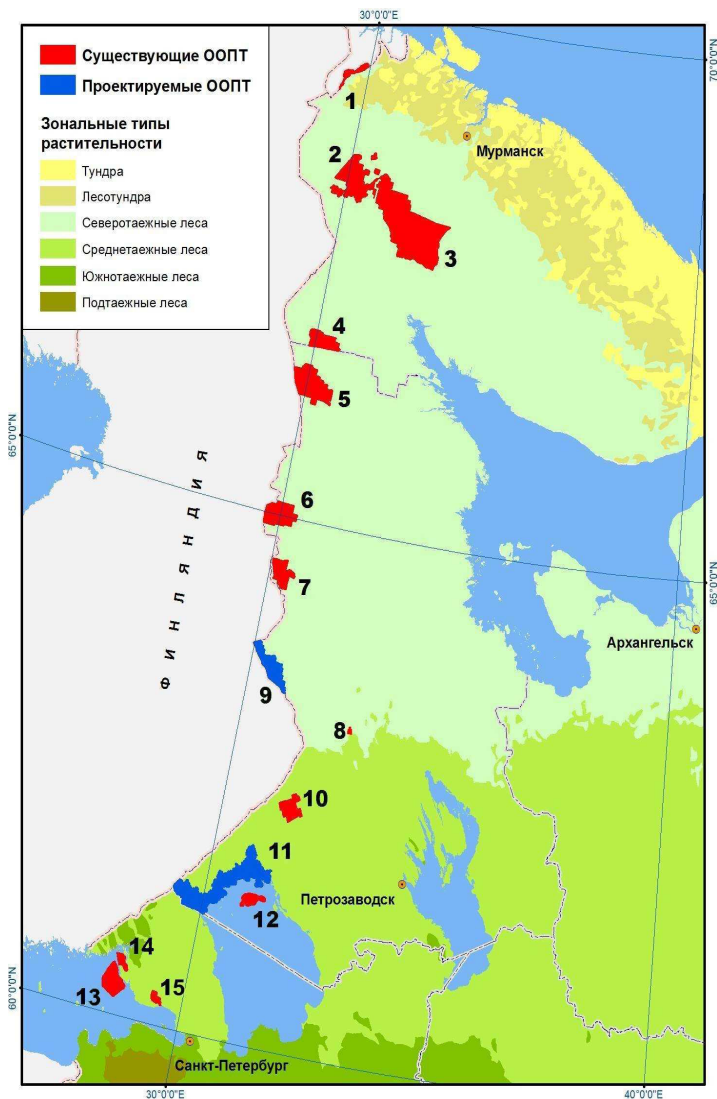


Рис. 1. Карта-схема ООПТ ЗПФ вдоль российско-финляндской границы:

1 – ГПЗ «Пасвик», 2 – РКЗ «Лапландский лес», 3 – ГПБЗ «Лапландский», 4 – РПЗ «Кутса», 5 – НП «Паанаярви», 6 – НП «Калевальский», 7 – ГПЗ «Костомукшский», 8 – ЛПП «Воттоваара», 9 – ПНП «Тулос», 10 – ЛЗ «Толвоярви», 11 – «Ладожские шхеры», 12 – ПП «Валаамский архипелаг», 13 – РКЗ «Березовые острова», 14 – РКЗ «Выборгский», 15 – РКЗ «Гладышевский»

и существующих ООПТ Республики Карелия, Мурманской и Ленинградской областей, входящих в состав Зеленого пояса Фенноскандии: заповедников «Лапландский» (Исаева, Берлина, 1992, 2002; Берлина, 2000, 2002; Исаева и др., 2012), «Пасвик» (Руоколайнен, 2009; Руоколайнен и др., 2011) и «Костомукшский» (Лосицкая и др., 1999; Niemelä et al., 2001); национальных парков «Паанаярви» (Лосицкая, 2000; Коткова (Лосицкая), Руоколайнен, 2003), «Калевальский» (Niemelä et al., 2001; Krutov et al., 2002) и «Тулос» (Коткова, 2007б), «Ладожские шхеры» (Крутов и др., 2000), природного парка «Валаамский архипелаг» (Лосицкая, 1997; Крутов и др., 2006), заказников «Кутса» (Kaukonen, 1996; Коткова, 2007а), «Лапландский лес» (Отчет..., 1999; Коткова, 2007а; Исаева и др., 2009; Исаева, Химич, 2011), «Толвоярви» (Bondartseva, Kotkova, 2003), «Березовые острова» (Коткова, 2007в), «Выборгский» (Коткова, 2005), «Гладышевский» (Коткова, 2010), в окрестностях оз. Хиисъярви (Коткова, 2009), ЛПП «Воттоваара» (Руоколайнен, Предтеченская, 2009).

Государственный природный заповедник «Пасвик» расположен на севере таежной зоны в северо-западной части Мурманской области, вдоль российско-норвежской границы в долине р. Паз, в полосе редкостойных северотаежных лесов (Раменская, 1983). В растительном покрове заповедника преобладают леса, занимающие чуть более 50 % его площади и произрастающие на пределе своего северного распространения в Европе. Около 90 % лесопокрытой площади заповедника представлено сосняками (*Pinus sylvestris* ssp. *syvestris* L.) и 10 % – березняками (*Betula pubescens* Ehrh.). На площади всего 4,5 га произрастают насаждения с преобладанием в составе осины. Редкой породой для заповедника является ель сибирская (*Picea obovata* Led.), в настоящее время здесь обнаружены три куртины численностью до 20 деревьев, которые считаются самыми северными местами ее естественного произрастания в Европе. Леса заповедника «Пасвик» отнесены к числу наиболее ценных в Мурманской области. Из известных для данной ООПТ 83 видов афиллофоровых грибов (Руоколайнен и др., 2011) 1 вид внесен в Красную книгу Мурманской области (2003), а также только на этой территории в российской части ЗПФ встречены 3 вида: *Corticium boreoroseum* Boidin et Languetin, *Hyphodontia floccosa* (Bourdot et Galzin) J. Erikss. и *Tomentella lateritia* Pat.

Лапландский государственный природный биосферный заповедник располагается в центральной части Мурманской области и полностью входит в зону северной тайги, граница которой с равнинной тундрой

проходит в 70–90 км от границы заповедника; южная граница проходит в 120–130 км к северу от Северного Полярного круга. Примерно половину площади заповедника занимают старовозрастные леса, остальная часть – горные тундры, болота, озера и реки. Леса заповедника представлены типичными для бореальной зоны формациями с преобладанием низкопродуктивных хвойных насаждений северотаежного облика. По составу это смешанные насаждения, но с отчетливым доминированием главных лесообразующих пород: ели (*Picea obovata* Ledeb.), сосны (*Pinus sylvestris* L.), березы (*Betula pubescens* Ehrh. s.l.). Сосновые леса занимают 30 % покрытой лесом площади, еловые – 46 %, березовые – 23 %. Для заповедника характерны сосновые редкостойные боры-ягельники. Сосновые леса в значительной мере испытали в 30–50-х годах прошлого столетия влияние пожаров и рубок. Еловые леса представлены крупными массивами, разделенными горными тундрами и березняками, с преобладанием ельников зеленомошной группы. Березовые леса с примесью ели распространены вдоль рек и ручьев и на старых гарях. Из известных для заповедника 116 видов афиллофоровых грибов (Исаева, Берлина, 2002; Исаева и др., 2012; Исаева и др., неопubl.) 3 внесены в Красную книгу Мурманской области (2003). Только на этой территории в российской части ЗПФ встречены 7 видов, в том числе охраняемый *Clavariadelphus truncatus* (Quél.) Donk, а также *Hydnellum compactum* (Pers.: Fr.) P. Karst., *Ischnoderma resinolum* (Schrad.) P. Karst., *Peniophora laurentii* S. Lundell, *Phellinus weirii* (Murrill) Gilb., *Polyporus arcularius* Batsch: Fr. и *Postia floriformis* (Quél.) Jülich.

Государственный природный комплексный заказник регионального значения «Лапландский лес» находится к северо-западу от Лапландского заповедника и состоит из пяти участков. Заказник создан с целью сохранения крупного массива старовозрастных и коренных лесов, практически не затронутых хозяйственной деятельностью человека и характеризующихся высоким уровнем природного биологического разнообразия. Заказник попадает в пределы Имандровского флористического района, выделенного М. Л. Раменской (1983) в полосу редкостойных северотаежных лесов с многочисленными горными возвышенностями и ясно выраженной вертикальной зональностью. В западной части заказника преобладают сосновые леса, а на остальной территории – еловые. Переходные варианты (сосново-еловые и елово-сосновые леса) встречаются гораздо реже, преимущественно к югу. Для заказника к настоящему времени известны 54 вида афиллофоровых грибов (Коткова, 2007а; Исаева и др., 2009; Исаева, Химич, 2011).

Только на этой территории в российской части ЗПФ встречен редкий вид *Antrodia gossipium* (Speg.) Ryvarden.

Государственный природный заказник регионального значения «Кутса» расположен в юго-западной части Мурманской области, на границе с Финляндией и Республикой Карелия. Территория заказника претерпела сильное антропогенное воздействие. Крупномасштабные рубки, геологоразведочные работы и пожары повлекли за собой неблагоприятные изменения растительности: лишь около 40 % лесов сохранили свое естественное состояние. Значительная часть хвойных насаждений находится на различных стадиях восстановления. В долинах рек и ручьев, по берегам озер формируются березовые леса. Довольно часто встречаются вторичные березняки, развивающиеся на месте срубленных хвойных (в основном еловых) лесов. Старовозрастные еловые леса сохранились у подножия склонов. Сосновые леса занимают крайние по лесорастительным условиям местообитания на скальных обнажениях, вершинах крутых всхолмлений, по окраинам болотных массивов и на равнинах с сухими грубопесчаными грунтами. Для заказника к настоящему времени известны 76 видов афиллофоровых грибов (Kaukonen, 1996; Коткова, 2007а; Исаева, Химич, 2011). Только на этой территории в российской части ЗПФ встречены 4 вида: *Aphanobasidium filicinum* (Bourdot) Jülich, *Fibricium rude* (P. Karst.) Jülich, *Galzinia incrustans* (Höhn. et Litsch.) Parmasto и *Globulicium hiemale* (Laurila) Hjortstam.

Национальный парк «Паанаярви» расположен в северотаежной подзоне на крайнем северо-западе Республики Карелия. Лесные экосистемы представлены здесь крупным массивом практически девственных 160–200-летних ельников в низкогорном ландшафте и слабо затронуты хозяйственной деятельностью. В заболоченных и скальных местообитаниях небольшими участками представлены сосновые, а в низкогорьях — нередко березово-еловые и березовые сообщества. В качестве сопутствующей породы встречается осина. Из зарегистрированного здесь 171 вида афиллофоровых грибов (Лосицкая, 2000; Коткова (Лосицкая), Руоколайнен, 2003; Крутов, Руоколайнен, 2008) 11 видов включены в Красную книгу Республики Карелия (2007). Только на этой территории в российской части ЗПФ встречены 5 видов: *Daedaleopsis tricolor* (Bull.: Fr.) Bondartsev et Singer, *Hypochnicium polonense* (Bres.) A. Strid, *Leucogyrophana montana* (Burt) Domański, *Peniophora pini* (Fr.) Boidin и *Scytinostromella nannfeldtii* (J. Erikss.) Freeman et Petersen.

Национальный парк «Калевальский» расположен в северотаежной подзоне Республики Карелия. На его территории преобладают

старовозрастные (120–160 лет) сосновые леса. Изучение афиллофоровых грибов проводилось В. И. Крутовым, М. А. Бондарцевой и В. М. Лосяцкой в 1996–1998 и 2009 годах. А также в 1995–1996 и 1998–1999 годах финским микологом М. Линдгреном. На территории парка к настоящему времени известен 141 вид афиллофоровых грибов (Niemelä et al., 2001; Krutov et al., 2002), из них 18 видов внесены в Красную книгу Республики Карелия. Только на этой территории в российской части ЗПФ встречены 7 видов, среди них редкие и индикаторные виды *Antrodiella canadensis* (Overh.) Niemelä, *Postia lowei* (Pilát) Jülich, *Skeletocutis jelicii* Tortiç et A. David, а также *Antrodia sordida* Ryvarden et Gilb., *Bankera violascens* (Alb. et Schwein.: Fr.) Pouzar, *Phellinus hartigii* (Allesch. et Schnabl) Pat. и *Sistotrema muscicola* (Pers.) S. Lundell.

Государственный природный заповедник «Костомукский» расположен также в северотаежной подзоне Республики Карелия. Более 50 % его территории занято малозатронутыми хозяйственной деятельностью хвойными лесами при господстве сосняков (84 % от лесопокрытой площади) с ярко выраженным пирогенным генезисом, преимущественно зеленомошной группы типов леса (сосняки черничные свежие и брусничные), с небольшой примесью лиственных пород, которые приурочены к вершинам гряд, верхним и средним частям склонов. Около 16 % территории приходится на ельники черничные свежие, произрастающие в основном у подножий склонов, в долинах рек и ручьев. Производные березняки и осинники составляют менее 1 %. Леса низкорослые, разреженные, со средними бонитетами IV–V и возрастом 80–160 лет. Для заповедника и его окрестностей известно 186 видов афиллофоровых грибов (Бондарцева и др., 2001; Крутов, Руоколайнен, 2010), из них 11 видов включены в Красную книгу Республики Карелия. Только на этой территории в российской части ЗПФ встречены 6 видов, среди них *Gloeophyllum abietinum* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Hydnellum scrobiculatum* (Fr.) P. Karst., *Leucogyrophana sororia* (Burt.) Ginns, *Mycoacia aurea* (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden, *Phlebiella borealis* K. H. Larss. et Hjortstam и *Tubulicrinis effugiens* (Bourdot et Galzin) Oberw.

Планируемый национальный парк «Тулос» расположен в северотаежной подзоне Республики Карелия. На территории парка преобладают сосновые древостои, кроме того, довольно широко представлены еловые леса и лиственные насаждения. Имеются также отдельные фрагменты коренных сосновых и еловых лесов. Для ПНП «Тулос» известно 230 видов афиллофоровых грибов (Коткова, 2007а), из них 20 видов включены в Красную книгу Республики Карелия. Только на этой

территории в российской части ЗПФ выявлены редкие и охраняемые виды *Antrodia mellita* Niemelä et Penttilä, *Asterostroma laxum* Bres., *Tomentella crinalis* (Fr.) M.J. Larsen и *Vararia racemosa* (Burt) Rogers et Jacks., а также *Botryobasidium medium* J. Erikss., *Ceraceomyces borealis* (Romell) J. Erikss. et Ryvardeen, *Ceriporiopsis pseudogilvescens* (Pilát) Niemelä et Kinnunen, *C. subvermispora* (Pilát) Gilb. et Ryvardeen, *Clavariadelphus sacchalinensis* (Imai) Corner, *Hyphoderma cremeoalbum* (Höhn. et Litsch.) Jülich, *Hyphodontia alienata* (Lundell) J. Erikss., *H. borealis* Kotir. et Saarenoksa, *Hypochnicium cymosum* (Rogers et H.S. Jacks.) K.H. Larss. et Hjortstam, *Leptosporomyces fuscostratus* (Burt) Hjortstam, *Metulodontia nivea* (P. Karst.) Parmasto, *Postia undosa* (Peck) Jülich, *Tomentella coerulea* (Bres.) Höhn. et Litsch., *T. lilacinogrisea* Wakef., *Trechispora alnicola* (Bourdot et Galzin) Liberta, *T. stellulata* (Bourdot et Galzin) Liberta, *Tubulicrinis accedens* (Bourdot et Galzin) Donk, *Tylospora asterophora* (Bonord.) Donk и *Typhula gyrans* (Basch) Fr.

Ландшафтный памятник природы «Воттоваара» расположен в переходной полосе между средней и северной подзонами тайги Республики Карелия. На покрытых лесом землях господствуют сосновые леса — 70 %, остальную площадь занимают ельники — 24 % и березняки — 6,5 %. Леса в возрасте более 120 лет занимают более половины лесопокрытой площади. Гора Воттоваара имеет высоту 417 м над уровнем моря. Здесь явно выражен постепенный переход от лесотундровых участков на вершине с экстремальными для лесной растительности микроклиматическими и почвенными условиями до типичных таежных лесов у подножия горы. Для данного ЛПП к настоящему времени известны 53 вида афиллофоровых грибов (Руоколайнен, Предтеченская, 2009), из них 2 вида внесены в Красную книгу Республики Карелия.

Региональный ландшафтный заказник «Толвоярви» расположен в среднетаежной подзоне Республики Карелия. Сосновые и еловые леса представлены низкопроизводительными сосняками зеленомошных типов, в разные годы пройденными сплошными и выборочными рубками и пожарами. Для этой территории известно 163 вида афиллофоровых грибов (Bondartseva, Kotkova, 2003), из них 5 включены в Красную книгу Республики Карелия. Только на этой территории в российской части ЗПФ выявлены 8 видов: *Antrodia heteromorpha* (Fr.: Fr.) Donk, *Athelia acrospora* Jülich, *A. neuhoffii* (Bres.) Donk, *Hypochnicium vellereum* (Ellis et Cragin) Parmasto, *Lentaria afflata* (Lagget) Corner, *Ramaricium alboochraceum* (Bres.) Jülich, *Skeletocutis alutacea* (Lowe) Jean Keller и *Tomentella subtestacea* Bourdot et Galzin.

Планируемый национальный парк «Ладожские шхеры» расположен в среднетаежной подзоне Республики Карелия, в прибрежной части Ладожского озера. Леса представлены в основном сосняками вторичного происхождения в возрасте 90–110 лет. Кроме того, имеются отдельные фрагменты сосняков и ельников чернично-разнотравных скальных 120–130-летнего возраста. Ландшафт скальный слабозаболоченный с преобладанием сосновых местообитаний, неоднократно пройденных пожарами. Для планируемого парка в настоящее время известно 146 видов афиллофоровых грибов (Крутов и др., 2000; Коткова, 2009; Крутов, Руоколайнен, 2011), из них 3 включены в Красную книгу Республики Карелия. Только на этой территории в российской части ЗПФ выявлены 5 видов: *Bjerkandera fumosa* (Pers.: Fr.) P. Karst., *Leucogyrophana pinastri* (Fr.) Ginns et Weresub, *Phellinus ferruginosus* (Schröd.: Fr.) Pat., *Sistotrema octosporum* (J. Schröt. ex Höhn. et Litsch.) Hallenb. и *Trechispora lunata* (Bourdot et Galzin) Jülich.

Природный парк «Валаамский архипелаг» расположен на островах Валаамского архипелага в северной части Ладожского озера. Леса Валаама сохраняют черты девственной тайги и относятся к округу сосново-еловых лесов Приладожской низменности, входящему в состав среднетаежной подзоны с включением неморальных элементов. Наибольший удельный вес здесь занимают перестойные (VI–XII классов возраста) сосновые (60 % лесопокрытой площади) и еловые (34 %) древостои. Особый интерес представляют многочисленные посадки интродуцированных древесных пород: лиственницы и пихты сибирских, сосны кедровой сибирской и дуба черешчатого. Для природного парка известно 155 видов афиллофоровых грибов (Лосицкая, 1997; Крутов и др., 2006; Крутов, Руоколайнен, 2011), из которых 11 видов включены в Красную книгу Республики Карелия и 2 вида – в Красную книгу Российской Федерации (2008). Из них *Boletopsis leucomelaena* (Pers.: Fr.) Fayod, *Sparassis crispa* (Wulfen: Fr.) Fr. и *Tyromyces fissilis* (Berk et M.A. Curtis) Donk выявлены на территории российской части ЗПФ только на данной территории, а также *Clavaria fragilis* Holmsk.: Fr., *Lentaria byssiseda* (Pers.: Fr.) Corner, *Macrotyphula fistulosa* (Holmst.: Fr.) R.H. Petersen, *Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst., *Phellodon connatus* (Schultz: Fr.) P. Karst., *Postia immitis* (Peck) Niemelä и *Ramaria abietina* (Pers.) Quél.

Региональный комплексный заказник «Березовые острова» расположен в северо-восточной части Финского залива Балтийского моря на территории Выборгского района Ленинградской области. В состав архипелага

входят 3 крупных острова — Большой Березовый, Западный Березовый и Северный Березовый и более 50 небольших островов (Природная среда..., 2007; Коткова, 2007в). Острова примыкают к южной окраине Балтийского кристаллического щита и расположены в подзоне южной тайги. Преобладающим типом растительности заказника являются хвойные, преимущественно сосновые леса (около 62 % территории). Около 24 % площади занимают производные мелколиственные леса (преимущественно березняки и черноольшаники). Кроме того, на острове Малый Березовый произрастают широколиственные леса с дубом, ясенем и вязом. Изучение афиллофоровых грибов заказника «Березовые острова» проводилось в 2003–2005 годах В. М. Котковой. На территории заказника было выявлено 276 видов грибов данной группы (Коткова, 2007б), из них 17 включены в Красную книгу природы Ленинградской области (2000), в том числе 1 вид, занесенный в Красную книгу Российской Федерации (2008). 43 вида афиллофоровых грибов для территории российской части ЗПФ известны только с территории данного заказника, в том числе редкие виды *Cerinomyces crustulinus* (Bourdot et Galzin) G. W. Martin, *Ceriporia excelsa* (Lundell) Parmasto, *Dichomitus campestris* (Quél.) Domanski et Orlicz, *Hapalopilus ochraceolateritius* (Bondartsev) Bondartsev et Singer, *Hyphoderma guttuliferum* (P. Karst.) Donk, *Hyphodontiella multiseptata* Å. Strid, *Hypochnicium cremeoisabellinum* (Litsch.) Hjortstam, *H. molle* (Fr.: Fr.) Hjortstam, *Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvardeen, *Sarcoporia polyspora* P. Karst., *Sistotrema coroniferum* (Höhn. et Litsch.) Donk и *Tubulicrinis angustus* (D. P. Rogers et Weresub) Donk. Таким образом, биота афиллофоровых грибов заказника «Березовые острова» является очень богатой и разнообразной.

Региональный комплексный заказник «Выборгский» расположен в Выборгском районе Ленинградской области. Заказник находится на южной окраине Балтийского кристаллического щита и занимает прибрежную часть Финского и Выборгского заливов, северную часть полуострова Кипперорт, остров Лисий и прилегающие мелкие острова (Красная книга..., 1999). На его территории преобладают сосновые леса, по нижним частям склонов встречаются ельники зеленомошные. Первичная инвентаризация биоты афиллофоровых грибов заказника была проведена В. М. Котковой в 2003 году, некоторые данные были получены также в 2006 году. Всего на обследованной территории выявлено 66 видов (Коткова, 2005; Коткова, неопубл.), из них 6 включены в Красную книгу природы Ленинградской области (2000), в том числе *Xylobolus frustulatus* (Pers.: Fr.) Vainio, для которого на территории заказника выявлено единственное местообитание для российской части ЗПФ. В целом, по предварительным

данным, микобиота островов РКЗ «Выборгский» представляется несколько обедненной из-за сильной нарушенности лесных ценозов вследствие многочисленных вырубок и пожаров.

Региональный комплексный заказник «Гладышевский» расположен в Курортном районе Санкт-Петербурга и Выборгском районе Ленинградской области. Основными типами леса, представленными на территории заказника, являются ельники кустарничковые и зеленомошные, а также сосняки лишайниковые, брусничные и травяные, меньшую площадь занимают осинники, березняки и сероольшаники (Красная книга..., 1999). Исследования биоты афиллофоровых грибов заказника «Гладышевский» проводились В. М. Котковой в 2006–2007 годах. В настоящее время на территории заказника «Гладышевский» выявлено 143 вида афиллофоровых грибов, в том числе 3 вида — *Cyphellostereum laeve*, *Hyphodontia tuberculata* и *Scytinostroma hemidichophyticum*, ранее не отмечавшихся на территории региона (Коткова, 2010). Кроме того, в лесах заказника отмечено 7 видов, включенных в Красную книгу природы Ленинградской области (2000), а также ряд уникальных для российской части ЗПФ видов: *Cyphellostereum laeve* (Fr.) D.A. Reid, *Hyphodontia rimosissima* (Peck) Gilb., *Phlebiella tulasnelloidea* (Höhn. et Litsch.) Oberw.

К настоящему времени в лесных экосистемах Республики Карелия зарегистрировано 488 видов (Коткова, Крутов, 2009), Мурманской области — 321 (Исаева, Химич, 2011) и Ленинградской области — 639 видов афиллофоровых грибов (Роров et al., 2007; Коткова, 2012). Из них на территории Зеленого пояса Фенноскандии выявлено 484 вида из 159 родов, 46 семейств и 14 порядков (табл. 1, 3) по системе Index Fungorum (2012) с некоторыми изменениями.

Таблица 1

Таксономическая структура видового состава афиллофоровых грибов ООПТ российской части ЗПФ (по: Index Fungorum, 2012)

Порядки, семейства (число видов)	Роды (число видов)
Agaricales (14/24)	
<i>Clavariaceae</i> (5/12)	<i>Clavaria</i> (4), <i>Clavulinopsis</i> (3), <i>Hyphodontiella</i> (1), <i>Mucronella</i> (2), <i>Ramariopsis</i> (2)
<i>Cyphellaceae</i> (1/1)	<i>Chondrostereum</i> (1)
<i>Marasmiaceae</i> (1/1)	<i>Henningsomices</i> (1)
<i>Physalacriaceae</i> (1/1)	<i>Cylindrobasidium</i> (1)
<i>Pterulaceae</i> (3/3)	<i>Radulomyces</i> (1), <i>Aphanobasidium</i> (1), <i>Globulicium</i> (1)
<i>Schizophyllaceae</i> (1/1)	<i>Schizophyllum</i> (1)

Продолжение табл. 1

<i>Typhulaceae</i> (1/4)	<i>Typhula</i> (4)
Incertae sedis (1/1)	<i>Plicatura</i> (1)
Atheliales (7/16)	
<i>Atheliaceae</i> (7/16)	<i>Amphynema</i> (1), <i>Athelia</i> (6), <i>Byssoporia</i> (1), <i>Hypochniciellum</i> (2), <i>Leptosporomyces</i> (2), <i>Piloderma</i> (2), <i>Tylospora</i> (2)
Auriculariales (2/2)	
Incertae sedis (2/2)	<i>Basidiodendron</i> (1), <i>Protomerulius</i> (1)
Boletales (6/19)	
<i>Amylocorticiaceae</i> (2/8)	<i>Amylocorticum</i> (2), <i>Ceraceomyces</i> (6)
<i>Coniophoraceae</i> (1/4)	<i>Coniophora</i> (4)
<i>Hygrophoropsidaceae</i> (1/5)	<i>Leucogyrophana</i> (5)
<i>Tapinellaceae</i> (1/1)	<i>Pseudomerulius</i> (1)
<i>Serpulaceae</i> (1/1)	<i>Serpula</i> (1)
Cantharellales (7/24)	
<i>Botryobasidiaceae</i> (2/9)	<i>Botryobasidium</i> (8), <i>Botryohypochnus</i> (1)
<i>Cantharellaceae</i> (2/4)	<i>Cantharellus</i> (2), <i>Craterellus</i> (2)
<i>Clavulinaceae</i> (1/2)	<i>Clavulina</i> (2)
<i>Hydnaceae</i> (2/9)	<i>Hydnum</i> (2), <i>Sistotrema</i> (7)
Corticiales (5/7)	
<i>Corticaceae</i> (5/7)	<i>Corticium</i> (3), <i>Cytidia</i> (1), <i>Galzinia</i> (1), <i>Punctularia</i> (1), <i>Vuilleminia</i> (1)
Dacrymycetales (1/1)	
<i>Dacrymycetaceae</i> (1/1)	<i>Cerinomyces</i> (1)
Hymenochaetales (10/65)	
<i>Hymenochaetaceae</i> (7/41)	<i>Asterodon</i> (1), <i>Coltricia</i> (1), <i>Hymenochaete</i> (5), <i>Inonotus</i> (3), <i>Onnia</i> (3), <i>Phellinus</i> (19), <i>Tubulicrinis</i> (9)
<i>Schizoporaceae</i> (2/23)	<i>Basidioradulum</i> (1), <i>Hyphodontia</i> (22)
Incertae sedis (1/1)	<i>Fibricium</i> (1)
Gloeophyllales (2/6)	
<i>Gloeophyllaceae</i> (2/6)	<i>Gloeophyllum</i> (5), <i>Veluticeps</i> (1)
Gomphales (6/15)	
<i>Clavariadelphaceae</i> (2/5)	<i>Clavariadelphus</i> (4), <i>Macrotyphula</i> (1)
<i>Gomphaceae</i> (2/7)	<i>Ramaria</i> (6), <i>Ramaricium</i> (1)
<i>Lentariaceae</i> (2/3)	<i>Lentaria</i> (2), <i>Kavinia</i> (1)
Polyporales (59/197)	
<i>Cystostereaceae</i> (1/1)	<i>Cystostereum</i> (1)
<i>Fomitopsidaceae</i> (15/49)	<i>Amylocystis</i> (1), <i>Anomoporia</i> (2), <i>Anrotdia</i> (14), <i>Climacocystis</i> (1), <i>Dacryobolus</i> (2), <i>Daedalea</i> (1), <i>Fibroporia</i> (1), <i>Fomitopsis</i> (2), <i>Ischnoderma</i> (2), <i>Laetiporus</i> (1), <i>Phaeolus</i> (1), <i>Piptoporus</i> (1), <i>Postia</i> (18), <i>Pycnoporellus</i> (1), <i>Sarcoporia</i> (1)
<i>Ganodermataceae</i> (1/2)	<i>Ganoderma</i> (2)
<i>Meripilaceae</i> (3/5)	<i>Oxyporus</i> (2), <i>Physisporinus</i> (2), <i>Rigidoporus</i> (1)
<i>Meruliaceae</i> (10/47)	<i>Bjerkandera</i> (2), <i>Crustoderma</i> (1), <i>Gloeoporus</i> (1), <i>Hyphoderma</i> (10), <i>Hypochnicium</i> (10), <i>Merulius</i> (1), <i>Mycoacia</i> (2), <i>Phlebia</i> (13), <i>Scopulooides</i> (1), <i>Steccherinum</i> (6)

<i>Phanerochaetaceae</i> (7/31)	<i>Antrodiella</i> (8), <i>Ceriporia</i> (4), <i>Ceriporiopsis</i> (6), <i>Climacodon</i> (1), <i>Meruliopsis</i> (3), <i>Phanerochaete</i> (7), <i>Phlebiopsis</i> (2)
<i>Polyporaceae</i> (19/56)	<i>Cerrena</i> (1), <i>Daedaleopsis</i> (3), <i>Datronia</i> (2), <i>Dichomitus</i> (2), <i>Diplomitoporus</i> (3), <i>Fomes</i> (1), <i>Hapalopilus</i> (3), <i>Haploporus</i> (1), <i>Lenzites</i> (1), <i>Leptoporus</i> (1), <i>Perenniporia</i> (1), <i>Piloporia</i> (1), <i>Polyporus</i> (8), <i>Pycnoporus</i> (1), <i>Rhodonia</i> (1), <i>Skeletocutis</i> (14), <i>Trametes</i> (6), <i>Trichaptum</i> (4), <i>Tyromyces</i> (2)
<i>Sparassidaceae</i> (1/1)	<i>Sparassis</i> (1)
<i>Xenasmataceae</i> (2/5)	<i>Phlebiella</i> (4), <i>Xenasma</i> (1)
Russulales (24/51)	
<i>Albatrellaceae</i> (1/3)	<i>Albatrellus</i> (3)
<i>Amylostereaceae</i> (1/2)	<i>Amylostereum</i> (2)
<i>Auriscalpiaceae</i> (2/2)	<i>Auriscalpium</i> (1), <i>Clavicornia</i> (1)
<i>Bondarzewiaceae</i> (2/3)	<i>Gloiodon</i> (1), <i>Heterobasidion</i> (2)
<i>Echinodontiaceae</i> (1/1)	<i>Laurilia</i> (1)
<i>Hericiaceae</i> (4/4)	<i>Creolophus</i> (1), <i>Dentipellis</i> (1), <i>Hericium</i> (1), <i>Laxitextum</i> (1)
<i>Lachnocladiaceae</i> (4/8)	<i>Asterostroma</i> (1), <i>Dichostereum</i> (1), <i>Scytinostroma</i> (4), <i>Vararia</i> (2)
<i>Peniophoraceae</i> (2/13)	<i>Metulodontia</i> (1), <i>Peniophora</i> (12)
<i>Stereaceae</i> (6/14)	<i>Aleurodiscus</i> (1), <i>Chaetoderma</i> (1), <i>Conferticium</i> (2), <i>Gloeocystidiellum</i> (5), <i>Stereum</i> (4), <i>Xylobolus</i> (1)
Incertae sedis (1/1)	<i>Scytinostromella</i> (1)
Thelephorales (9/39)	
<i>Bankeraceae</i> (5/18)	<i>Bankera</i> (2), <i>Boletopsis</i> (2), <i>Hydnellum</i> (8), <i>Phellodon</i> (3), <i>Sarcodon</i> (3)
<i>Thelephoraceae</i> (4/21)	<i>Tomentellopsis</i> (1), <i>Pseudotomentella</i> (2), <i>Thelephora</i> (1), <i>Tomentella</i> (17)
Trechisporales (3/12)	
<i>Hydnodontaceae</i> (3/12)	<i>Sistotremastrum</i> (2), <i>Subulicystidium</i> (1), <i>Trechispora</i> (9)
Incertae sedis (4/6)	<i>Cyphellostereum</i> (1), <i>Odonticium</i> (1), <i>Intextomyces</i> (1), <i>Resinicium</i> (3)

Таблица 2

Представленность афиллофоровых грибов на ООПТ ЗПФ

№ п/п	ООПТ	Число видов	Индикаторы лесов		Краснокнижные виды
			старых	девственных	
Мурманская область					
1	ГПЗ «Пасвик»	86	10	3	1
2	РПЗ «Лапландский лес»	54	9	3	—
3	ГПБЗ «Лапландский»	116	10	5	4
4	РКЗ «Кутса»	76	8	5	—
Республика Карелия					
5	НП «Паанаярви»	171	21	12	11
6	НП «Калевальский»	141	25	16	18

7	ГПЗ «Костомукшский»	186	24	11	11
8	ЛПП «Воттоваара»	53	8	6	2
9	ПНП «Тулос»	230	28	15	20
10	РЛЗ «Толвоярви»	163	13	2	5
11	ПНП «Ладожские шхеры»	146	14	2	3
12	ПП «Валаамский архипелаг»	155	18	4	11
Ленинградская область					
13	РКЗ «Березовые острова»	276	17	5	17
14	РКЗ «Выборгский»	66	6	—	6
15	РКЗ «Гладышевский»	143	8	2	7
Итого в пределах ЗПФ:		484	33	19	57

Примечание. ГЛЗ – государственный ландшафтный заказник, ГПЗ – государственный природный заповедник, НП – национальный парк, ПНП – планируемый национальный парк, ПП – природный парк, РКЗ – региональный комплексный заказник, РЛЗ – региональный ландшафтный заказник, РПЗ – региональный природный заказник.

Представленность видового разнообразия на ООПТ в ЗПФ составляет 50 % для Ленинградской области, 59 % для Мурманской и 83 % для Республики Карелия от общего числа видов, известных в каждом регионе (рис. 2).

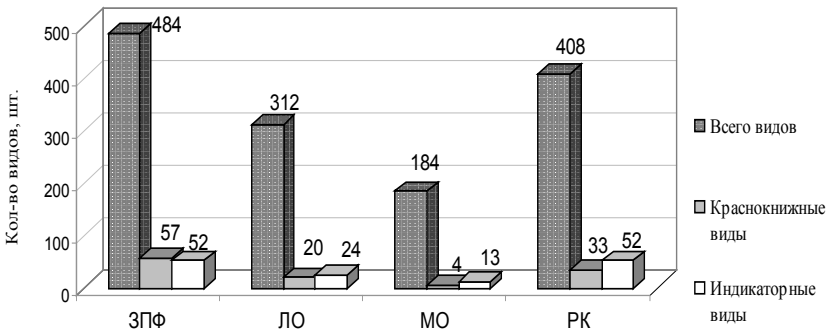


Рис. 2. Представленность афиллофоровых грибов на территории ООПТ Ленинградской (ЛО) и Мурманской областей (МО) и Республики Карелия (РК), входящих в состав ЗПФ

Из приведенных в табл. 2 данных следует, что отдельные территории пока изучены неравномерно и не полно.

Таблица 3

Видовой состав афиллофоровых грибов ООПТ российской части ЗПФ

Вид грибов	Встречаемость на ООПТ	Статус вида
<i>Albatrellus confluens</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Kotl. et Pouzar	1, 3, 6, 7, 11, 13	
<i>Albatrellus ovinus</i> (Schaeff.: Fr.) Kotl. et Pouzar	1, 3, 5, 10, 11, 13	
<i>Albatrellus subrubescens</i> (Murrill) Pouzar	6, 13	
<i>Aleurodiscus lividocoeruleus</i> (P. Karst.) P.A. Lemke [= <i>Acanthophysellum lividocoeruleum</i> (P. Karst.) Boidin]	11, 13	
<i>Amphinema byssoides</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss	3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13	
<i>Amylocorticium cebennense</i> (Bourdot) Pouzar	1, 9	
<i>Amylocorticium subincarnatum</i> (Peck) Pouzar	7, 11, 15	
<i>Amylocystis lapponica</i> (Romell) Bondartsev et Singer	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12	**
<i>Amylostereum chailletii</i> (Pers.: Fr.) Boidin	5, 8, 12, 13	
<i>Amylostereum laevigatum</i> (Fr.) Boidin	9, 10, 13	
<i>Anomoporia bombycina</i> (Fr.) Pouzar	6, 7, 9	*, ЛО 3, РК 3
<i>Anomoporia kamschatica</i> (Parmasto) Bondartseva	6, 9	*
<i>Antrodia albobrunnea</i> (Romell) Ryvar den	1, 6, 7, 8, 9	**
<i>Antrodia crassa</i> (P. Karst.) Ryvar den	6, 9	***, ЛО 2, РК 2
<i>Antrodia gossypium</i> (Speg.) Ryvar den	2	
<i>Antrodia heteromorpha</i> (Fr.: Fr.) Donk	10	
<i>Antrodia infirma</i> Renvall et Niemelä	5, 6	**
<i>Antrodia macra</i> (Sommerf.) Niemelä	6, 10, 13	ЛО 4
<i>Antrodia mellita</i> Niemelä et Penttilä	9	ПК 3
<i>Antrodia primaeva</i> Renvall et Niemelä	6, 7, 9, 10	**, РК 3
<i>Antrodia pulvinascens</i> (Pilát) Niemelä	9, 12	*, РК 3
<i>Antrodia serialis</i> (Fr.) Donk	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Antrodia sinuosa</i> (Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Antrodia sitchensis</i> (D.V. Baxter) Gilb. et Ryvar den	7, 9	
<i>Antrodia sordida</i> Ryvar den et Gilb.	6	
<i>Antrodia xantha</i> (Fr.: Fr.) Ryvar den	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Antrodiella canadensis</i> (Overh.) Niemelä	6	**
<i>Antrodiella citrinella</i> Niemelä et Ryvar den [= <i>Flaviporus citrinellus</i> (Niemelä et Ryvar den) Ginns]	5, 6, 7, 9	**, РК 3
<i>Antrodiella faginea</i> Vampola et Pouzar	10, 11, 12	
<i>Antrodiella hoehnelii</i> (Bres. ex Höhn.) Niemelä	10, 13	ЛО 3
<i>Antrodiella pallasii</i> Renvall, Johannesson et Stenlid	5, 6	
<i>Antrodiella pallascens</i> (Pilát) Niemelä et Miettinen	5, 6, 7, 9, 11, 12, 14	
<i>Antrodiella parasitica</i> Vampola	6, 9	
<i>Antrodiella romellii</i> (Donk) Niemelä	7, 13, 15	
<i>Aphanobasidium filicinum</i> (Bourdot) Jülich	4	
<i>Asterodon ferruginosus</i> Pat.	3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13	*
<i>Asterostroma laxum</i> Bres.	9	ПК 3

<i>Athelia acrospora</i> Jülich	10	ЛО 3
<i>Athelia arachnoidea</i> (Berk) Jülich	13	
<i>Athelia bombacina</i> (Link) Pers.	7, 10	
<i>Athelia decipiens</i> (Hohn. et Litsch.) J. Erikss.	5, 9, 10, 13	
<i>Athelia epiphylla</i> Pers.	1, 5, 15	
<i>Athelia neuhoffii</i> (Bres.) Donk	10	
<i>Auriscalpium vulgare</i> Gray	11, 12, 13, 15	
<i>Bankera fuligineoalba</i> (Schmidt.: Fr.) Pouzar	3, 6, 7, 13	
<i>Bankera violascens</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Pouzar	6	
<i>Basidiodendron caesiocinereum</i> (Höhn. et Litsch.) Luck-Allen	13	
<i>Basidioradulum radula</i> (Fr.: Fr.) Nobles [= <i>Hyphoderma radula</i> (Fr.: Fr.) Donk]	1, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) P. Karst.	3, 5, 6, 9, 11, 12, 13, 15	
<i>Bjerkandera fumosa</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	11	
<i>Boletopsis grisea</i> (Peck) Bondartsev et Singer	3, 7, 12, 13	
<i>Boletopsis leucomelaena</i> (Pers.: Fr.) Fayod	12	РФ, ПК 3
<i>Botryobasidium candicans</i> J. Erikss.	7, 9, 10, 13	
<i>Botryobasidium intertextum</i> (Schwein.) Jülich et Stalpers	9, 13, 15	
<i>Botryobasidium laeve</i> (J. Erikss.) Parmasto	12, 13	
<i>Botryobasidium medium</i> J. Erikss.	9	
<i>Botryobasidium obtusisporum</i> J. Erikss.	5, 7, 9, 10	
<i>Botryobasidium pruinatum</i> (Bres.) J. Erikss.	13, 15	
<i>Botryobasidium subcoronatum</i> (Höhn. et Litsch.) Donk	1, 2, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Botryobasidium vagum</i> (Berk. et M.A. Curtis) D.P. Rogers [= <i>Botryobasidium botryosum</i> (Bres.) J. Erikss.]	1, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15	
<i>Botryohypochnus isabellinus</i> (Fr.) J. Erikss.	9, 10, 11, 13, 15	
<i>Byssoporia terrestris</i> (DC.) M.J. Larsen et Zak [= <i>Byssocorticium terrestre</i> (Pers.: Fr.) Bondartsev et Singer]	5, 6, 7, 9	
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	1, 3, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	МО 3
<i>Cantharellus cinereus</i> Pers.: Fr.	13	
<i>Ceraceomyces borealis</i> (Romell) J. Erikss. et Ryvarden	9	
<i>Ceraceomyces eludens</i> K.H. Larss.	11, 13, 15	
<i>Ceraceomyces microsporus</i> K.H. Larss. in K.H. Larss. et E. Larss.	5, 7, 9, 10, 11, 12	
<i>Ceraceomyces serpens</i> (Tode: Fr.) Ginns	3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 13, 15	
<i>Ceraceomyces tessulatus</i> (Cooke) Jülich	5, 10, 13, 15	
<i>Ceraceomyces violascens</i> (Fr.: Fr.) Jülich	7, 9, 10, 11	
<i>Cerinomyces crustulinus</i> (Bourdote et Galzin) G. W. Martin	13	
<i>Ceriporia excelsa</i> (Lundell) Parmasto	13	
<i>Ceriporia purpurea</i> (Fr.) Donk	13	
<i>Ceriporia reticulata</i> (Hoffm.: Fr.) Domański	6, 13, 15	
<i>Ceriporia viridans</i> (Berk. et Broome) Donk	12, 13, 15	
<i>Ceriporiopsis aneirina</i> (Sommerf.: Fr.) Domański	5, 15	ЛО 3
<i>Ceriporiopsis mucida</i> (Pers.: Fr.) Gilb. et Ryvarden [= <i>Porpomyces mucidus</i> (Pers.: Fr.) Jülich]	6, 13	

Продолжение табл. 3

<i>Ceriporiopsis pannocincta</i> (Romell) Gilb. et Ryvarden [= <i>Gelatoporia pannocincta</i> (Romell) Niemelä]	4, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14	ЛО 3
<i>Ceriporiopsis pseudogilvescens</i> (Pilát) Niemelä et Kinnunen	9	
<i>Ceriporiopsis resinascens</i> (Romell) Domański	1, 5, 7, 9, 11	ЛО 3
<i>Ceriporiopsis subvermispora</i> (Pilát) Gilb. et Ryvarden [= <i>Gelatoporia subvermispora</i> (Pilát) Niemelä]	9	
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.: Fr.) Murrill	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Chaetoderma luna</i> (Romell ex D. P. Rogers et H. S. Jacks.) Rauschert	1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12	*
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.: Fr.) Pouzar	3, 4, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Clavaria falcata</i> Pers.: Fr.	13	
<i>Clavaria fragilis</i> Holmsk.: Fr.	12	
<i>Clavaria fumosa</i> Pers.: Fr.	3, 5	
<i>Clavaria purpurea</i> O.F. Müll.: Fr.	3, 4, 11	
<i>Clavariadelphus ligula</i> (Schaeff.: Fr.) Donk	3, 9, 12	
<i>Clavariadelphus pistillaris</i> (L.: Fr.) Donk	3, 6	ЛО 3, MO 3, PK 3
<i>Clavariadelphus sachalinensis</i> (Imai) Corner	9	
<i>Clavariadelphus truncatus</i> (Quél.) Donk	3	MO 3
<i>Clavicorona pyxidata</i> (Fr.) Doty	9, 11, 12, 13	
<i>Clavulina cinerea</i> (Bull.: Fr.) J. Schröt.	1, 3, 13	
<i>Clavulina coralloides</i> [= <i>Clavulina cristata</i> (Holmsk.: Fr.) Schröt.]	1, 4, 12, 13, 15	
<i>Clavulinopsis helvola</i> (Pers.: Fr.) Corner	13	
<i>Clavulinopsis laeticolor</i> (Berk. et M.A. Curtis) R.H. Petersen	13	
<i>Clavulinopsis luteoalba</i> (Rea) Corner	13	
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. et Pouzar	2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 12	
<i>Climacodon septentrionalis</i> (Fr.) P. Karst.	12, 15	
<i>Coltricia perennis</i> (L.: Fr.) Murrill	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13	
<i>Conferticium karstenii</i> (Donk) Hallenb. [= <i>Gloeocystidiellum karstenii</i> Bourdot et Galzin] Donk]	5, 10	
<i>Conferticium ochraceum</i> (Fr.: Fr.) Hallenb. [= <i>Gloeocystidiellum ochraceum</i> (Fr.: Fr.) Donk]	5, 7, 8, 9, 10, 12, 13	
<i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Coniophora fusispora</i> (Cooke et Ellis) Sacc.	7, 9, 10, 11, 13	
<i>Coniophora olivacea</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14	
<i>Coniophora puteana</i> (Schumach.: Fr.) P. Karst.	1, 3, 11, 12	
<i>Corticium boreoroseum</i> Boidin et Languetin	1	
<i>Corticium polygonioides</i> P. Karst.	5, 8, 9, 10, 12, 13	
<i>Corticium roseum</i> Pers.	5, 7, 8, 9, 10, 11, 12	
<i>Craterellus cornucopioides</i> (L.: Fr.) Pers.	9, 14	PK 3
<i>Craterellus tubaeformis</i> (Bull.: Fr.) Quél.	9, 10, 12, 13	
<i>Creolophus cirrhatus</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	12, 13, 14	ЛО 3
<i>Crustoderma dryinum</i> (Berk. et M.A. Curtis) Parmasto	5, 9, 10, 11, 12	*
<i>Cylindrobasidium laeve</i> (Pers.: Fr.) Chamuris	1, 3, 5, 9, 10, 12, 13, 15	

<i>Cyphellostereum laeve</i> (Fr.) D.A. Reid	15	
<i>Cystostereum murrayi</i> (Berk. et M.A. Curtis) Pouzar	5, 8, 9	**
<i>Cytidia salicina</i> (Fr.) Burt	4, 11, 12, 13, 15	
<i>Dacryobolus karstenii</i> (Bres.) Oberw. ex Parmasto	1, 5, 7, 9, 10, 13, 15	
<i>Dacryobolus sudans</i> (Fr.) Fr.	7, 9, 13	
<i>Daedalea quercina</i> L.: Fr.	13	
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton: Fr.) J. Schröt.	1, 3, 7, 11, 13, 15	
<i>Daedaleopsis septentrionalis</i> (P. Karst.) Niemelä	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9	
<i>Daedaleopsis tricolor</i> (Bull.: Fr.) Bondartsev et Singer	5	
<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.: Fr.) Donk	1, 9, 11, 12, 13, 15	
<i>Datronia stereoides</i> (Fr.: Fr.) Ryvarde	3, 11	ЛО 3
<i>Dentipellis fragilis</i> (Pers.: Fr.) Donk	6, 12, 15	PK 3
<i>Dichomitus campestris</i> (Quél.) Domanski et Orlicz	13	ЛО 3
<i>Dichomitus squalens</i> (P. Karst.) D.A. Reid	3, 5, 6, 9, 10, 12	**, PK 3
<i>Dichostereum boreale</i> Pouzar [= <i>Dichostereum granulatum</i> (Fr.) Boidin et Lanq.]	2, 4, 8, 9	
<i>Diplomitoporus crustulinus</i> (Bres.) Domański	5, 6, 7, 9	**
<i>Diplomitoporus flavescens</i> (Bres.) Domański	5, 12, 13, 15	
<i>Diplomitoporus lindbladii</i> (Berk.) Gilb. et Ryvarde	5, 6, 12, 13, 14	ЛО 3
<i>Fabricium rude</i> (P. Karst.) Jülich	4	
<i>Fibroporia norrlandica</i> (Berglund et Ryvarde) Niemelä	2, 15	
<i>Fomes fomentarius</i> (L.: Fr.) Fr.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.: Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 15	*
<i>Galzinia incrustans</i> (Höhn. et Litsch.) Parmasto	4	
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat. [= <i>G. lipsiense</i> (Batsch) G.F. Atk.]	5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Ganoderma lucidum</i> (M.A. Curtis: Fr.) P. Karst.	12, 13	РФ, ЛО 3, PK 3
<i>Globulicium hiemale</i> (Laurila) Hjortstam	4	
<i>Gloeocystidiellum citrinum</i> (Pers.) Donk [= <i>Vesiculomyces citrinus</i> (Pers.) Hangström, <i>Gloiothela citrina</i> (Pers.) Ginns et G.W. Freeman]	2, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Gloeocystidiellum convolvens</i> (P. Karst.) Donk	9, 10, 11	
<i>Gloeocystidiellum leucoxanthum</i> (Bres.) Boidin	9, 12, 13	
<i>Gloeocystidiellum luridum</i> (Bres.) Boidin	1, 5, 9, 13	
<i>Gloeocystidiellum porosum</i> (Berk. et M.A. Curtis) Donk	3, 5, 10, 12, 13	
<i>Gloephyllum abietinum</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.	7	
<i>Gloephyllum odoratum</i> (Wulfen: Fr.) Imaz.	3, 6, 12, 13	
<i>Gloephyllum protractum</i> (Fr.) Imazeki	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 13	**, ЛО 3, PK 3
<i>Gloephyllum separium</i> (Wulfen: Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13	
<i>Gloephyllum trabeum</i> (Pers.: Fr.) Murrill	5, 6, 14	
<i>Gloeporus dichrous</i> (Fr.: Fr.) Bres.	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15	

Продолжение табл. 3

<i>Gloiodon strigosus</i> (Schwein.: Fr.) P. Karst.	6, 7, 9, 11	*, PK 3
<i>Hapalopilus ochraceolateritius</i> (Bondartsev) Bondartsev et Singer	13	
<i>Hapalopilus rutilans</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 12, 13	
<i>Hapalopilus salmonicolor</i> (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer	6, 7	
<i>Haploporus odorus</i> (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer	5, 6, 7	ЛО 3, PK 3
<i>Henningsomyces candidus</i> (Pers.: Fr.) Kuntze	5, 7, 10, 13	
<i>Hericium coralloides</i> (Scop.: Fr.) Pers.	3, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13	МО 3, PK 3
<i>Heterobasidium annosum</i> (Fr.) Bref.	3, 11, 13, 15	
<i>Heterobasidium parviporum</i> Niemelä et Korhonen	3, 5, 9, 11, 12	
<i>Hydnellum aurantiacum</i> (Batsch: Fr.) P. Karst.	7, 13	
<i>Hydnellum caeruleum</i> (Hornem.) P. Karst.	1, 2, 3, 5, 6, 7, 13	
<i>Hydnellum compactum</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	3	
<i>Hydnellum conrescens</i> (Pers.) Banker	13	
<i>Hydnellum ferrugineum</i> (Fr.: Fr.) P. Karst.	3, 6, 7, 9, 10, 11, 13	
<i>Hydnellum peckii</i> Banker	3, 6	
<i>Hydnellum scrobiculatum</i> (Fr.) P. Karst.	7	
<i>Hydnellum suaveolens</i> (Scop.: Fr.) P. Karst.	3, 6, 7	
<i>Hydnum repandum</i> L.: Fr.	3, 5, 6, 7, 9, 10, 13	
<i>Hydnum rufescens</i> Schaeff.: Fr.	5, 7, 9, 11, 12, 13	
<i>Hymenochaete cinnamomea</i> (Fr.) Bres.	3, 4, 5	
<i>Hymenochaete corrugata</i> (Fr.) Lév.	13	
<i>Hymenochaete fuliginosa</i> (Pers.) Lév.	4, 9, 12	
<i>Hymenochaete rubiginosa</i> (Dicks.: Fr.) Lév.	13	
<i>Hymenochaete tabacina</i> (Fr.) Lév.	5, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Hyphoderma argillaceum</i> (Bres.) Donk	4, 9, 10, 13, 15	
<i>Hyphoderma cremeoalbum</i> (Höhn. et Litsch.) Jülich	9	
<i>Hyphoderma definitum</i> (H.S. Jacks.) Donk	9, 13	
<i>Hyphoderma guttuliferum</i> (P. Karst.) Donk	13	ЛО 3
<i>Hyphoderma mutatum</i> (Peck) Donk	4, 11, 13, 14, 15	
<i>Hyphoderma pallidum</i> (Bres.) Donk	13	
<i>Hyphoderma praetermissum</i> (P. Karst.) J. Erikss. et A. Strid	3, 5, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15	
<i>Hyphoderma puberum</i> (Fr.) Wallr.	10, 11, 13, 15	
<i>Hyphoderma roseocremeum</i> (Bres.) Donk	13, 15	
<i>Hyphoderma setigerum</i> (Fr.: Fr.) Donk	1, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Hyphodontia abieticola</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss.	7, 8, 11, 12, 13	
<i>Hyphodontia alienata</i> (Lundell) J. Erikss.	9	
<i>Hyphodontia alutacea</i> (Fr.) J. Erikss.	2, 3, 7, 9, 10, 12, 13, 15	
<i>Hyphodontia alutaria</i> (Burt) J. Erikss.	2, 4, 5, 11, 13	
<i>Hyphodontia arguta</i> (Fr.: Fr.) J. Erikss.	4, 13	
<i>Hyphodontia aspera</i> (Fr.) J. Erikss.	2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Hyphodontia barba-jovis</i> (Bull.: Fr.) J. Erikss.	5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Hyphodontia borealis</i> Kotir. et Saarenoksa	9	

Продолжение табл. 3

<i>Hyphodontia breviseta</i> (P. Karst.) J. Erikss.	2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Hyphodontia cineracea</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjortstam	9, 11	ЛО 3
<i>Hyphodontia crustosa</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss.	10, 13, 15	
<i>Hyphodontia floccosa</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss.	1	
<i>Hyphodontia hastata</i> (Litsch.) J. Erikss.	3, 5, 10, 13, 15	
<i>Hyphodontia pallidula</i> (Bres.) J. Erikss.	1, 2, 6, 9, 10, 11, 13, 14, 15	
<i>Hyphodontia paradoxa</i> (Schrad.) Langer et Vesterh. [= <i>Schizopora paradoxa</i> (Schrad.: Fr.) Donk]	5, 7, 10, 12, 13, 15	
<i>Hyphodontia pruni</i> (Lasch) J. Erikss. et Hjortstam	13	
<i>Hyphodontia quercina</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss.	13	
<i>Hyphodontia radula</i> (Pers.: Fr.) E. Langer et Vesterholt	13	
<i>Hyphodontia rimosissima</i> (Peck) Gilb.	15	
<i>Hyphodontia sambuci</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss.	11, 12, 13, 15	
<i>Hyphodontia subalutacea</i> (P. Karst.) J. Erikss.	1, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15	
<i>Hyphodontia tuberculata</i> Kotir. & Saaren	15	
<i>Hyphodontiella multiseptata</i> Å. Strid	13	
<i>Hypochniciellum cremeoisabellinum</i> (Litsch.) Hjortstam	13	
<i>Hypochniciellum molle</i> (Fr.: Fr.) Hjortstam	13	
<i>Hypochnicium bombycinum</i> (Sommerf.: Fr.) J. Erikss.	1, 3, 13, 15	
<i>Hypochnicium cymosum</i> (Rogers et H.S. Jacks.) K.H. Larss. et Hjortstam	9	
<i>Hypochnicium detriticum</i> (Bourdot) J. Erikss. et Ryvarden	13, 15	
<i>Hypochnicium eichleri</i> (Bres.) J. Erikss. et Ryvarden	9, 15	
<i>Hypochnicium erikssonii</i> Hallenb. & Hjortstam	15	
<i>Hypochnicium geogenium</i> (Bres.) J. Erikss.	7, 10	
<i>Hypochnicium lundellii</i> (Bourdot) J. Erikss.	14	
<i>Hypochnicium polonense</i> (Bres.) A. Strid	5	
<i>Hypochnicium punctulatum</i> (Cooke) J. Erikss.	9, 13	
<i>Hypochnicium vellereum</i> (Ellis et Cragin) Parmasto	10	
<i>Inonotus obliquus</i> (Pes.: Fr.) Pilát	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Inonotus radiatus</i> (Sowerby: Fr.) P. Karst.	5, 6, 7, 10, 12, 13, 14, 15	
<i>Inonotus rheades</i> (Pers.) P. Karst. [= <i>Inocutis rheades</i> (Pers.) Fiasson et Niemelä]	5, 6, 7, 9, 11, 12, 13	
<i>Intextomyces contiguus</i> (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden	4, 5	
<i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.: Fr.) P. Karst.	1, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13	
<i>Ischnoderma resinosum</i> (Schrad.) P. Karst.	3	
<i>Kavinia alboviridis</i> (Mordan) Gilb. et Budington	9, 13	PK 4
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.: Fr.) Murill	12, 13	
<i>Laurilia sulcata</i> (Burt) Pouzar	2, 3, 4, 5	**, PK 3
<i>Laxitextum bicolor</i> (Pers.: Fr.) Lentz	3, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14	
<i>Lentaria afflata</i> (Lagget) Corner	10	PK 4
<i>Lentaria byssiseda</i> (Pers.: Fr.) Corner	12	
<i>Lenzites betulina</i> (L.: Fr.) Fr.	3, 12, 13, 14, 15	
<i>Leptoporus mollis</i> (Pers.: Fr.) Pilát	5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14	*, PK 3
<i>Leptosporomyces fuscostratus</i> (Burt) Hjortstam	9	

<i>Leptosporomyces galzinii</i> (Bourdot) Jülich	5, 13, 15	ЛО 3
<i>Leucogyrophana mollusca</i> (Fr.) Pouzar [= <i>L. pseudomollusca</i> (Parmasto) Parmasto]	5, 13, 15	ЛО 4
<i>Leucogyrophana montana</i> (Burt) Domański	5	
<i>Leucogyrophana pinastri</i> (Fr.) Ginns et Weresub	11	
<i>Leucogyrophana romellii</i> Ginns	1, 5, 7, 12, 14	
<i>Leucogyrophana sororia</i> (Burt.) Ginns	7	
<i>Macrotyphula fistulosa</i> (Holmst.: Fr.) R.H. Petersen [= <i>Clavariadelphus fistulosus</i> (Holmsk.: Fr.) Corner]	12	
<i>Meruliopsis albostraminea</i> (Torrend) Jülich et Stalpers [= <i>Byssomerulius rubicundus</i> (Litsch.) Parmasto]	5, 7, 8	
<i>Meruliopsis corium</i> (Fr.) Ginns [= <i>Byssomerulius corium</i> (Pers.) Parmasto]	12, 13	
<i>Meruliopsis taxicola</i> (Pers.: Fr.) Bondartsev [= <i>Gloeoporus taxicola</i> (Pers.: Fr.) Gilb. et Ryvarden]	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 13, 14, 15	*, ЛО 3
<i>Merulius tremellosus</i> Schrad.: Fr. [= <i>Phlebia tremellosa</i> (Schrad.: Fr.) Nakasone et Burds.]	3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Metulodontia nivea</i> (P. Karst.) Parmasto	9	
<i>Mucronella calva</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr.	13	
<i>Mucronella flava</i> Corner	9, 10, 13	
<i>Mycoacia aurea</i> (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden	7	
<i>Mycoacia fuscoatra</i> (Fr.: Fr.) Donk	7, 10, 11, 13	ЛО 3
<i>Odonticum romellii</i> (S. Lundell) Parmasto	5, 9	*
<i>Onnia leporina</i> (Fr.) H. Jahn	3, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13	*
<i>Onnia tomentosa</i> (Fr.) P. Karst.	12	
<i>Onnia triquetra</i> (Lentz: Fr.) Imazeki	3, 7, 12	
<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryvarden	1, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Oxyporus populinus</i> (Schumach.: Fr.) Donk	1, 3, 11, 12, 13, 15	
<i>Peniophora cinerea</i> (Pers.: Fr.) Cooke	1, 9, 13, 15	
<i>Peniophora erikssonii</i> Boidin	11, 13	
<i>Peniophora incarnata</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	7, 9, 10, 11, 13, 15	
<i>Peniophora laurentii</i> S. Lundell	3	
<i>Peniophora nuda</i> (Fr.: Fr.) Bres.	15	
<i>Peniophora pini</i> (Fr.) Boidin	5	
<i>Peniophora pithya</i> (Pers.) J. Erikss.	1, 9, 13	
<i>Peniophora polygonia</i> (Pers.: Fr.) Bourdot et Galzin	5, 7, 12, 13	
<i>Peniophora rufa</i> (Pers.: Fr.) M.P. Christ.	10, 11	
<i>Peniophora rufomarginata</i> (Pers.) Litsch.	13	
<i>Peniophora septentrionalis</i> Laurila	4, 5	PK 3
<i>Peniophora violaceolivida</i> (Sommerf.) Masee	5, 9, 10, 13	
<i>Perenniporia subacida</i> (Peck) Donk	4, 5, 6, 7, 9, 12	*
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (Fr.) Pat.	3, 6, 9, 12	*
<i>Phanerochaete calotricha</i> (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden	1, 7, 13	
<i>Phanerochaete filamentosa</i> (Berk. et M.A. Curtis) Burds.	9, 13	
<i>Phanerochaete laevis</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss. et Ryvarden	3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14	
<i>Phanerochaete sanguinea</i> (Fr.) Pouzar	1, 3, 5, 7, 8, 9, 11, 13, 15	

Продолжение табл. 3

<i>Phanerochaete sordida</i> (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarde	1, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Phanerochaete tuberculata</i> (P. Karst.) Parmasto	7, 13	
<i>Phanerochaete velutina</i> (DC.: Fr.) P. Karst.	4, 5, 7, 9, 10, 13, 15	
<i>Phellinus alni</i> (Bondartsev) Parmasto	6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Phellinus chrysoloma</i> (Pers.: Fr.) Donk [= <i>Porodaedalea chrysoloma</i> (Pers.: Fr.) Fiasson et Niemelä]	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13	*
<i>Phellinus cinereus</i> (Niemelä) M. Fisch.	6, 7	
<i>Phellinus conchatus</i> (Pers.: Fr.) Quél. [= <i>Porodaedalea conchata</i> (Pers.: Fr.) Fiasson et Niemelä]	3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Phellinus ferrugineofuscus</i> (P. Karst.) Bourdot et Galzin [= <i>Phellinidium ferrugineofuscum</i> (P. Karst.) Fiasson et Niemelä]	1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	*
<i>Phellinus ferruginosus</i> (Schröd.: Fr.) Pat. [= <i>Fuscoportia ferruginosa</i> (Schröd.: Fr.) Murrill]	11	
<i>Phellinus hartigii</i> (Allesch. et Schnabl) Pat.	6	
<i>Phellinus igniarius</i> (L.: Fr.) Quél.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Phellinus laevigatus</i> (Fr.) Bourdot et Galzin	1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Phellinus lundelii</i> Niemelä	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13	*
<i>Phellinus nigricans</i> (Fr.) P. Karst.	4, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 15	
<i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot et Galzin	2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13	*
<i>Phellinus pini</i> (Brot.: Fr.) A. Ames	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13	*
<i>Phellinus populicola</i> Niemelä	6, 7, 9, 10, 12, 13, 14	
<i>Phellinus punctatus</i> (P. Karst.) Pilát [= <i>Fomitiporia punctata</i> (P. Karst.) Pilát]	3, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Phellinus robustus</i> (P. Karst.) Bourdot et Galzin	12, 15	
<i>Phellinus tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev et Borisov	1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Phellinus viticola</i> (Schwein.: Fr.) Donk [= <i>Fuscoportia viticola</i> (Schwein.: Fr.) Murrill]	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15	*
<i>Phellinus weirii</i> (Murrill) Gilb.	3	
<i>Phellodon connatus</i> (Schultz: Fr.) P. Karst. [= <i>Phellodon melaleucus</i> (Sw.: Fr.) P. Karst.]	12	
<i>Phellodon niger</i> (Fr.: Fr.) P. Karst.	9, 13	
<i>Phellodon tomentosus</i> (L.: Fr.) Banker	3, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 15	
<i>Phlebia albida</i> H. Post	3, 5	
<i>Phlebia centrifuga</i> P. Karst.	3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 15	**
<i>Phlebia cornea</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss.	5, 7, 9, 11	**
<i>Phlebia cremeoalutacea</i> (Parmasto) K.H. Larss. et Hjørtstam	13	
<i>Phlebia cretacea</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjørtstam	5, 7, 8, 9	*
<i>Phlebia lilascens</i> (Bourdot) J. Erikss. et Hjørtstam	5, 9, 13	
<i>Phlebia livida</i> (Pers.: Fr.) Bres.	9, 11, 12	
<i>Phlebia nitidula</i> (P. Karst.) Ryvarde	9, 15	
<i>Phlebia radiata</i> Fr.: Fr.	7, 10, 12, 13, 15	

Продолжение табл. 3

<i>Phlebia rufa</i> (Pers.: Fr.) M.P. Christ.	10, 11, 12, 13, 15	
<i>Phlebia segregata</i> (Bourdot et Galzin) Parmasto	4, 9, 10	
<i>Phlebia serialis</i> (Fr.: Fr.) Donk	9, 13	*
<i>Phlebia subulata</i> (J. Erikss.) et Hjortstam	9, 13	
<i>Phlebiella borealis</i> K. H. Larss. et Hjortstam	7	
<i>Phlebiella pseudotsugae</i> (Burt.) K.H. Larss. et Hjortstam	4, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15	
<i>Phlebiella sulphurea</i> (Pers.: Fr.) Ginns et Lefebvre	1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Phlebiella tulasnelloidea</i> (Höhn. et Litsch.) Oberw.	15	
<i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.: Fr.) Jülich	1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15	
<i>Phlebiopsis ravenelii</i> (Cooke) Hjortstam	13	
<i>Physisporinus sanguinolentus</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Pilát	5, 7, 9, 12, 15	
<i>Physisporinus vitreus</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	6, 9	ЛЮ 3
<i>Piloderma bicolor</i> (Peck) Jülich	1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15	
<i>Piloderma byssinum</i> (P. Karst.) Jülich	7, 9, 10, 14	
<i>Piloporia sajanensis</i> (Parmasto) Niemelä	5, 6	PK 3
<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Plicatura nivea</i> (Sommerf.: Fr.) P. Karst.	10, 11, 12, 13, 15	
<i>Polyporus arcularius</i> Batsch: Fr.	3	
<i>Polyporus brumalis</i> Pers.: Fr.	3, 6, 7, 13	
<i>Polyporus ciliatus</i> Fr.	3, 4, 5, 7, 9, 10, 12, 13, 15	
<i>Polyporus melanopus</i> Sw.: Fr.	12, 13	
<i>Polyporus pseudobetulinus</i> (Pilát) Thorn. Kotir. et Niemelä	5, 6, 7	PK 3, Ф
<i>Polyporus squamosus</i> Huds.: Fr.	6, 12, 13	
<i>Polyporus tubaeformis</i> (P. Karst.) Ryvarden et Gilb.	5, 13	
<i>Polyporus varius</i> Fr.	1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13	
<i>Postia alni</i> Niemelä et Vámpola	6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Postia caesia</i> (Schrad.: Fr.) P. Karst.	1, 3, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Postia floriformis</i> (Quél.) Jülich	3	
<i>Postia fragilis</i> (Fr.) Jülich	3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Postia guttulata</i> (Peck) Jülich	6, 9, 10, 11, 13, 15	*
<i>Postia hibernica</i> (Berk. et Broome) Jülich	1, 6, 7, 9, 13, 15	** , ЛЮ 3, PK 3
<i>Postia immitis</i> (Peck) Niemelä	12	
<i>Postia lactea</i> (Fr.) P. Karst.	13	
<i>Postia lateritia</i> Rennvall	1, 2, 5, 6, 7, 9, 14	*
<i>Postia lowei</i> (Pilát) JÜlich	6	
<i>Postia leucomallella</i> (Murrill) Jülich	6, 7, 10	*, ЛЮ 3
<i>Postia persicina</i> Niemelä et Y.C. Dai	2, 6, 7	
<i>Postia rennyi</i> (Berk. et Broome) Rajchenb.	6, 7, 9,	
<i>Postia sericeomollis</i> (Romell) Jülich	6, 7, 9,	*
<i>Postia septentrionalis</i> (Romell) Bondartseva	5, 6, 7, 9	
<i>Postia stiptica</i> (Pers.: Fr.) Jülich	5, 7, 9, 10, 12, 13, 15	

<i>Postia tephroleuca</i> (Fr.) Jülich	9, 10, 12, 14, 15	
<i>Postia undosa</i> (Peck) Jülich	9	ЛО 3
<i>Protomerulius caryae</i> (Schwein) Ryvarden [= <i>Aporpium caryae</i> (Schwein.) Teixeira et D.P. Rogers, <i>Elmerina caryae</i> (Schwein.) D.A. Reid]	6, 12, 15	ЛО 3, PK 3
<i>Pseudomerulius aureus</i> (Fr.) Jülich	7, 11, 13, 14	*
<i>Pseudotomentella mucidula</i> (P. Karst.) Svrček	13	
<i>Pseudotomentella tristis</i> (P. Karst.) M.J. Larsen	13	
<i>Punctularia strigosozonata</i> (Schwein.) Talbot	11, 13, 15	PK 3
<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk	11, 12, 13, 14, 15	*, ЛО 3
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.: Fr.) P. Karst.	3, 5, 8, 9, 13, 15	
<i>Radulomyces confluens</i> (Fr.) M. P. Christ.	10, 13	
<i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Quél. [= <i>R. ochraceo-virens</i> (Jungh.) Donk]	12	
<i>Ramaria aurea</i> (Schaeff.: Fr.) Quél.	5, 7	
<i>Ramaria botrytis</i> (Pers.: Fr.) Ricken	3, 6	
<i>Ramaria flava</i> (Schaeff.: Fr.) Quél.	3, 11	
<i>Ramaria gracilis</i> (Pers.) Quél.	13, 15	
<i>Ramaria suecica</i> (Fr.: Fr.) Donk	10, 13	
<i>Ramaricium alboochraceum</i> (Bres.) Jülich	10	
<i>Ramariopsis crocea</i> (Pers.: Fr.) Corner	13	
<i>Ramariopsis subtilis</i> (Pers.: Fr.) Corner	13	
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Parmasto	1, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Resinicium furfuraceum</i> (Bres.) Parmasto	1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Resinicium pinicola</i> (J. Erikss.) J. Erikss. et Hjortstam	13	
<i>Rhodonía placenta</i> (Fr.) Niemelä. K.H. Larss. et Schigel	1, 5, 6, 7, 9, 11, 13	*
<i>Rigidoporus crocatus</i> (Pat.) Ryvarden	13	ЛО 3, PK 3
<i>Sarcodon fennicus</i> (P. Karst.) P. Karst.	6, 9, 13	
<i>Sarcodon scabrosus</i> (Fr.) P. Karst.	14	
<i>Sarcodon imbricatus</i> (L.: Fr.) P. Karst. [= <i>Sarcodon squamosus</i> (Schaeff.) Quél.]	3, 6, 7, 9, 12, 13	
<i>Sarcoporia polyspora</i> P. Karst. [= <i>Parmastomyces molissimus</i> (Maire) Pouzar]	13	
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.: Fr.	13	
<i>Scopuloides hydnooides</i> (Cooke et Masee) Hjortstam et Ryvarden [= <i>Scopuloides rimosa</i> (Cooke) Jülich]	4, 7, 9, 13, 15	
<i>Scytinostroma galactinum</i> (Fr.) Donk	7, 13	
<i>Scytinostroma hemidichophyticum</i> Pouzar	15	
<i>Scytinostroma odoratum</i> (Fr.) Donk	4, 9, 11, 13	
<i>Scytinostromella nannfeldtii</i> (J. Erikss.) Freeman et Petersen	5	
<i>Scytinostroma portentosum</i> (Berk. et M.A. Curtis) Donk	13	
<i>Serpula himantioides</i> (Fr.: Fr.) P. Karst.	3, 7, 10, 14	
<i>Sistotrema brinkmannii</i> (Bres.) J. Erikss.	4, 5, 10, 13	
<i>Sistotrema coroniferum</i> (Höhn. et Litsch.) Donk	13	
<i>Sistotrema muscicola</i> (Pers.) S. Lundell.	6	
<i>Sistotrema octosporum</i> (J. Schröt.ex Höhn. et Litsch.) Hallenb.	11	

<i>Sistotrema raduloides</i> (P. Karst.) Donk	5, 7, 9, 13	
<i>Sistotrema resinicytidium</i> Hallenb.	9, 10	
<i>Sistotrema seranderi</i> (Litsch.) Donk	7, 10	
<i>Sistotremastrum niveocreureum</i> (Höhn. et Litsch.) J. Erikss	13	
<i>Sistotremastrum suecicum</i> Litsch. ex J. Erikss.	5, 6, 7, 9, 13, 15	*
<i>Skeletocutis alutacea</i> (Lowe) Keller	10	
<i>Skeletocutis amorphia</i> (Fr.: Fr.) Kotl. et Pouzar	2, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Skeletocutis biguttulata</i> (Romell) Niemelä	1, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 15	
<i>Skeletocutis brevispora</i> Niemelä	5, 6, 7, 12	
<i>Skeletocutis carneogrisea</i> A. David	5, 6, 9, 13, 14, 15	
<i>Skeletocutis chrysellae</i> Niemelä	5, 6, 7	
<i>Skeletocutis jelicii</i> Tortić et A. David	6	**
<i>Skeletocutis kuehneri</i> A. David	5, 6, 7, 9, 11, 13, 15	
<i>Skeletocutis lenis</i> (P. Karst.) Niemelä [= <i>Diplomitoporus lenis</i> (P. Karst.) Gilb. et Ryvarden, <i>Sidera lenis</i> (P. Karst.) Miettinen]	5, 6, 7, 8, 9, 12	** , ЛО 3, PK 3
<i>Skeletocutis nivea</i> (Jungh.) Keller.	13	
<i>Skeletocutis odora</i> (Sacc.) Ginns	4, 5, 6, 7, 12	*
<i>Skeletocutis papyracea</i> A. David	5, 6, 7, 13	
<i>Skeletocutis stellae</i> (Pilát) Domański	4, 5, 6, 7, 9, 13	**
<i>Skeletocutis subincarnata</i> (Peck) Jean Keller	5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14	
<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen: Fr.) Fr.	12	*, РФ, PK 3
<i>Steccherinum collabens</i> (Fr.) Vesterholt	5, 6, 9, 12, 13	** , ЛО 3, PK 3
<i>Steccherinum fimbriatum</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss	9, 11, 12, 13, 15	
<i>Steccherinum lacerum</i> (P. Karst.) Kotir. et Saaren	9, 11	
<i>Steccherinum luteoalbum</i> (P. Karst.) Vesterholt	5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 15	*
<i>Steccherinum nitidum</i> (Pers.: Fr.) Vesterholt	5, 9, 13, 15	
<i>Steccherinum ochraceum</i> (Fr.) Gray	12, 13, 15	
<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.: Fr.) Gray	1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Stereum rugosum</i> (Pers.: Fr.) Fr.	3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr.	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15	
<i>Stereum submentosum</i> Pouzar	11, 12, 13, 14, 15	
<i>Subulicystidium longisporum</i> (Pat.) Parmasto	9, 10, 11, 13	
<i>Thelephora terrestris</i> Ehrh.: Fr.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14	
<i>Tomentella badia</i> (Link) Stalpers	14	
<i>Tomentella bryophila</i> (Peck) M.J. Larsen	7, 9, 10, 13	
<i>Tomentella cinerascens</i> (P.Karst.) Höhn. et Litsch.	9, 10, 11, 13	
<i>Tomentella coerulea</i> (Bres.) Höhn. et Litsch.	9	
<i>Tomentella crinalis</i> (Fr.) M.J. Larsen	9	PK 3
<i>Tomentella ellisii</i> (Sacc.) Jülich et Stalpers	4, 9, 10	
<i>Tomentella ferruginea</i> (Pers.) Pat.	4, 10	
<i>Tomentella fuscocinerea</i> (Pers.: Fr.) Donk	13	

<i>Tomentella lapida</i> (Pers.) Stalpers	7, 9, 10, 11	
<i>Tomentella lateritia</i> Pat.	1	
<i>Tomentella lilacinogrisea</i> Wakef.	9	
<i>Tomentella radiosa</i> (P. Karst.) Rick	1, 8, 9, 10, 13, 15	
<i>Tomentella stiposa</i> (Link) Stalpers [= <i>Tomentella bresadolae</i> (Brinkm.) Bourdot et Galzin]	7, 9, 10, 11, 15	
<i>Tomentella subclavigera</i> Litsch	9, 11	
<i>Tomentella sublilacina</i> (Ellis & Holw.) Wakef.	9, 10, 11	
<i>Tomentella subtetacea</i> Bourdot et Galzin	10	
<i>Tomentella terrestris</i> (Berk. et Broome) M.J. Larsen	9, 10	
<i>Tomentellopsis echinospora</i> (Ellis) Hjortstam [= <i>Tomentellopsis submollis</i> (Svrček) Hjortstam]	7, 10	
<i>Trametes hirsuta</i> (Wulfen: Fr.) Pilát	3, 5, 7, 9, 10, 12, 13, 15	
<i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Trametes pubescens</i> (Schumach.: Fr.) Pilát	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Trametes trogii</i> Berk.	15	
<i>Trametes velutina</i> (Fr.) G. Cunn.	7, 12, 13	
<i>Trametes versicolor</i> (L.: Fr.) Pilát	3, 12, 14	
<i>Trechispora alnicola</i> (Bourdot et Galzin) Liberta	9	
<i>Trechispora cohaerens</i> (Schwein.) Jülich et Stalpers	5, 9, 13	
<i>Trechispora farinacea</i> (Pers.: Fr.) Liberta	2, 5, 9, 10, 11, 13	
<i>Trechispora hymenocystis</i> (Berk. et Broome) K. H. Larss.	4	
<i>Trechispora lunata</i> (Bourdot et Galzin) Jülich	11	
<i>Trechispora microspora</i> (P. Karst.) Liberta	10, 13	
<i>Trechispora mollusca</i> (Pers.: Fr.) Liberta	5, 6, 9, 10, 11, 13	
<i>Trechispora stellulata</i> (Bourdot et Galzin) Liberta	9	
<i>Trechispora subsphaerospora</i> (Litsch.) Liberta	9, 11, 13	
<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers.: Fr.) Ryvarden	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15	
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13, 14	
<i>Trichaptum laricinum</i> (P. Karst.) Ryvarden	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10	
<i>Trichaptum pargamentum</i> (Fr.) G. Cunn.	1, 3, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14	
<i>Tubulicrinis accedens</i> (Bourdot et Galzin) Donk	9	
<i>Tubulicrinis angustus</i> (D. P. Rogers et Weresub) Donk	13	
<i>Tubulicrinis borealis</i> J. Erikss.	9, 10	
<i>Tubulicrinis calothrix</i> (Pat.) Donk	2, 5, 9, 10, 13, 15	
<i>Tubulicrinis effugiens</i> (Bourdot et Galzin) Oberw.	7	
<i>Tubulicrinis gracillimus</i> (D.P. Rogers et H.S. Jacks.) G. Cunn. [= <i>Tubulicrinis glebulosus</i> (Fr.) Donk]	1, 5, 7, 9, 11, 13, 15	
<i>Tubulicrinis propinquus</i> (Bourdot et Galzin) Donk	5	
<i>Tubulicrinis strangulatus</i> K.H. Lars. et Hjortstam	9, 13	
<i>Tubulicrinis subulatus</i> (Bourdot et Galzin) Donk	4, 5, 7, 9, 10, 11, 13, 15	
<i>Tylospora asterophora</i> (Bonord.) Donk	9	
<i>Tylospora fibrillosa</i> (Burt) Donk	9, 10, 13	
<i>Typhula culmigena</i> (Mont.: Fr.) J. Schröt.	13	

<i>Typhula erythropus</i> (Pers.: Fr.) Fr.	13	
<i>Typhula gyrans</i> (Basch) Fr.	9	
<i>Typhula uncialis</i> (Grev.) Berthier	4, 5, 9, 15	
<i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P. Karst.	3, 9, 11, 15	
<i>Tyromyces fissilis</i> (Berk et M.A. Curtis) Donk	12	ЛО 3, РК 3
<i>Vararia investiens</i> (Schwein.) P. Karst.	7, 9, 10, 13	
<i>Vararia racemosa</i> (Burt) Rogers et Jacks.	9	РК 3
<i>Veluticeps abietina</i> (Pers.: Fr.) Hjortstam et Telleria	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10	
<i>Vuilleminia comedens</i> (Ness: Fr.) Maire	5, 13, 15	
<i>Xenasma pulverulentum</i> (Litsch.) Donk	9	РК 3
<i>Xylobolus frustulatus</i> (Pers.: Fr.) Boidin	14	ЛО 3

Примечание. 1 – ГПЗ «Пасвик», 2 – РКЗ «Лапландский лес», 3 – ГПБЗ «Лапландский», 4 – РПЗ «Кутса», 5 – НП «Паанаярви», 6 – НП «Калевальский», 7 – ГПЗ «Костомукшский», 8 – ЛПП «Воттоваара», 9 – ПНП «Тулос», 10 – ЛЗ «Толвоярви», 11 – «Ладожские шхеры», 12 – ПП «Валаамский архипелаг», 13 – РКЗ «Березовые острова», 14 – РКЗ «Выборгский», 15 – РКЗ «Гладышевский»; индикаторные виды * – для старых, ** – для девственных лесов; РФ, ЛО, МО, РК, Ф – виды, внесенные в Красные книги Российской Федерации, Ленинградской, Мурманской областей, Республики Карелия и Финноскандии.

В целом на территории ООПТ ЗПФ отмечено 57 охраняемых видов афиллофоровых грибов, что составляет 80,3 % от общего числа (71) видов, включенных в региональные Красные книги Республики Карелия, Мурманской и Ленинградской областей. Из них 3 вида – *Boletopsis leucomelaena* (Pers.: Fr.) Fayod, *Ganoderma lucidum* (M. A. Curtis: Fr.) P. Karst. и *Sparassis crispa* (Wulfen: Fr.) Fr. внесены в Красную книгу Российской Федерации (2008), 33 вида – в Красную книгу Республики Карелия (2007), 20 видов – в Красную книгу природы Ленинградской области (2000) и 4 вида – в Красную книгу Мурманской области (2003). Кроме этого, *Polyporus pseudobetulinus* внесен в Красную книгу Восточной Финноскандии (Red Data Book..., 1998). Наибольшее число охраняемых видов выявлено в ПНП «Тулос», НП «Калевальский» и РКЗ «Березовые острова», а также НП «Паанаярви», ГПЗ «Костомукшский» и ПП «Валаамский архипелаг».

Кроме охраняемых видов афиллофоровых грибов, на изученных ООПТ ЗПФ встречены 52 индикаторных вида (по: Kotiranta, Niemelä, 1996): 33 – для старых, 19 – для девственных лесов, что подтверждает уникальность данных охраняемых территорий. Наибольшее количество индикаторных видов отмечено в ПНП «Тулос», НП «Калевальский» и ГПЗ «Костомукшский», а также НП «Паанаярви», ПП «Валаамский архипелаг», РКЗ «Березовые острова» и ПНП «Ладожские шхеры».

Число выявленных на ООПТ ЗПФ видов афиллофоровых грибов, в том числе охраняемых и индикаторных, варьирует и зависит от изученности территории и ее площади, разнообразия представленных на ней биотопов и древесных пород, а также от степени антропогенного влияния (нарушенности и трансформированности). Но даже имеющиеся на данный момент сведения по таким планируемым для охраны территориям как ПНП «Тулос» и ПНП «Ладожские шхеры» подтверждают необходимость их скорейшего создания. Именно в ПНП «Тулос» отмечено наибольшее число охраняемых и индикаторных видов среди ООПТ, относящихся к ЗПФ, а также среди ООПТ Республики Карелия в целом. Почти все охраняемые и индикаторные виды, отмеченные в ЗПФ, присутствуют на ООПТ ЗПФ в Республике Карелия, около половины – найдены на ООПТ ЗПФ в Ленинградской области и около четверти охраняемых и половина индикаторных – на ООПТ ЗПФ в Мурманской области (см. рис. 2).

Таким образом, приведенные результаты свидетельствуют о высокой значимости Зеленого пояса Фенноскандии и каждой входящей в его состав ООПТ для сохранения уникальных экосистем и биологического разнообразия афиллофоровых грибов на Северо-Западе России.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 08-04-98824-р-Север-а), международного проекта «Northern Coniferous Forests – Tools through research for the sustainable use of forests in the Barents Region» № 2006/125-970 по разделу «Biodiversity of polyporous fungi in natural and managed spruce stands in Finnish Lapland and Northern Russia» и программам фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие» и «Живая природа...».

ЛИТЕРАТУРА

Берлина Н. Г. Некоторые редкие виды микофлоры Лапландского заповедника // Микология и криптограммная ботаника: Тр. междунар. конф. СПб., 2000. С. 69–70.

Берлина Н. Г. К микофлоре Лапландского заповедника // Современная микология в России. I съезд микологов России: Тез. докл. М., 2002. С. 101–102.

Боголицын К. Г., Болотова Н. Л., Громцев А. Н. и др. О единой межрегиональной системе особо охраняемых природных территорий на Европейском Севере // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биогеография, вып. 12. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2011. № 2. С. 4–11.

Бондарцева М. А., Крутов В. И., Лосицкая В. М. Афиллофоровые грибы сосновых древостоев промышленной зоны г. Костомукши // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2001. С. 224–232.

Исаева Л. Г., Берлина Н. Г. К флоре и экологии афиллофоровых грибов Лапландского заповедника // Экология и плодоношение макромицетов-симбиотрофов древесных растений: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Петрозаводск, 1992. С. 33–34.

Исаева Л. Г., Берлина Н. Г. Афиллофоровые грибы Лапландского биосферного заповедника // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 5-й Междунар. конф. М., 2002. С. 112–117.

Исаева Л. Г., Берлина Н. Г., Химич Ю. Р. Афиллофороидные грибы Лапландского заповедника // Тр. Лапландского государственного природного биосферного заповедника. Вып. VI. М.: «Перо», 2012. С. 215–239.

Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Каталог афиллофороидных грибов Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2011. 68 с.

Исаева Л. Г., Химич Ю. Р., Костина В. А. Разнообразие еловых лесов и афиллофороидных грибов Мурманской области // Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству. Kolari: METLA, 2009. С. 49–60.

Коткова В. М. Первые сведения о микобиоте регионального комплексного заказника «Выборгский» (Ленинградская область) // Новости систематики низш. раст. Т. 39. СПб., 2005. С. 134–139.

Коткова В. М. К микобиоте Мурманской области // Новости систематики низш. раст. 2007а. Т. 41. С. 127–132.

Коткова В. М. Афиллофоровые грибы планируемого национального парка «Тулос» и его окрестностей (Республика Карелия) // Новости систематики низш. раст. 2007б. Т. 41. С. 115–127.

Коткова В. М. Афиллофороидные грибы // Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Березовые острова (Финский залив). СПб., 2007в. С. 259–270.

Коткова В. М. Первые сведения об афиллофороидных грибах окрестностей озера Хиисъярви (Республика Карелия) // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Апатиты: К&М, 2009. С. 21–22.

Коткова В. М. Новые данные об афиллофоровых грибах ООПТ Ленинградской области. IV. Региональный ландшафтный заказник «Гладышевский» // Новости систематики низш. раст. Т. 44. СПб., 2010. С. 118–127.

Коткова В. М. Афиллофоровые грибы европейской части России // Современная микология в России. Т. 3: Тез. докл. 3 съезда микологов России. М., 2012 (в печати).

Коткова В. М., Крутов В. И. Редкие и охраняемые виды афиллофоровых грибов Республики Карелия // Материалы по ведению Красной книги: Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биогеография, вып. 8. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2009. № 1. С. 43–50.

Коткова (Лосицкая) В. М., Руоколайнен А. В. Особенности биоты афиллофоровых грибов национального парка «Паанаярви» и его окрестностей // Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. С. 59–63.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Роль существующих и планируемых охраняемых природных территорий Зеленого пояса Фенноскандии в сохранении сосудистых растений из Красных книг России и Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биогеография, вып. 12. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2011. № 2. С. 76–84.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 1. Особо охраняемые природные территории. СПб.: Изд-во «Акционер и К», 1999. 352 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. СПб.: «Мир и Семья», 2000. 671 с.

Красная книга Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 2003. 400 с.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Афиллофороидные (дереворазрушающие) грибы государственного природного заповедника «Костомукшский» и его окрестностей. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2010. 32 с.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Об использовании афиллофороидных грибов в качестве биоиндикаторов состояния лесных экосистем при создании ООПТ // Особо охраняемые природные территории в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: Матер. Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2011. С. 163–167.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Список афиллофороидных грибов национального парка «Паанаярви». Петрозаводск: Карелия, 2008. 32 с.

Крутов В. И., Лосицкая В. М., Руоколайнен А. В. Афиллофоровые грибы (*Aphyllorphorales* s. lato) // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья (операт.-информ. материалы). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 266–270.

Крутов В. И., Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В., Шубин В. И. К изучению биоты макромицетов Валаамского архипелага // Академическая наука и ее роль в развитии производительных сил в северных регионах России [Электронный ресурс]: сб. докл. совещ. Институт экологических проблем Севера УрО РАН. Архангельск, 2006. 1 CD-ROM.

Лосицкая В. М. Афиллофоровые грибы (Порядок *Aphyllorphorales*) Валаамского архипелага // Микол. и фитопатол. 1997. Т. 31, вып. 6. С. 14–22.

Лосицкая В. М. Афиллофоровые грибы Паанаярвского национального парка (Республика Карелия) // Микол. и фитопатол. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 7–16.

Лосицкая В. М., Бондарцева М. А., Крутов В. И. Афиллофоровые грибы как индикаторы состояния сосновых древостоев промышленной зоны города Костомукши (Карелия) // Микол. и фитопатол. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 331–337.

Максимов А. И., Бойчук М. А. Разнообразие мхов охраняемых и планируемых к охране территорий карельской части Зеленого пояса Фенноскандии // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биогеография, вып. 12. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2011. № 2. С. 100–106.

Отчет по результатам инвентаризации природы в 1998 году. Кольский Центр охраны дикой природы. Апатиты, 1999. 50 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 214 с.

Руоколайнен А. В. Дереворазрушающие грибы ГПЗ «Пасвик» // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Апатиты: К&М, 2009. С. 28.

Руоколайнен А. В., Предтеченская О. О. Грибы // Природный комплекс горы Воттоваара: особенности, современное состояние, сохранение. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2009. С. 81–87.

Руоколайнен А. В., Крутов В. И., Химич Ю. Р. Афиллофоровые и фитопатогенные макро- и микромицеты лесов заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биogeография, вып. 12. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2011. № 2. С. 29–34.

Тустов А. Ф., Буторин А. А., Громцев А. Н. и др. Зеленый пояс Фенноскандии: состояние и перспективы развития // Тр. Карельского НЦ РАН. Зеленый пояс Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2009. № 2. С. 3–11.

Bondartseva M. A., Kotkova V. M. Aphyllorphoroid fungi from Tolvojärvi area (Karelian Republic) // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 4. С. 1–17.

Index Fungorum. SABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 14 марта 2012).

Kaukonen M. Fungi of the former Kutsa Nature Reserve // Oulanka Reports. 1996. Vol. 16. P. 69–72.

Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset käävät Suomessa. Helsinki, 1996. 184 p.

Red Data Book of East Fennoscandia / Eds. H. Kotiranta, P. Uotilla, S. Sulka-va, S.-L. Peltonen // Ministry of the Environment, Finish Environment Institute et Botanical Museum, Finish Museum of Natural History. Helsinki, 1998. 351 p.

Krutov V. I., Bondartseva M. A., Lositskaya V. M. Aphyllorphoroid fungi // Natural complexes, flora and fauna of the proposed Kalevala National Park. Helsinki, 2002. P. 46–47. App. 69–70.

Niemelä T., Kinnunen J., Lindgren M. et al. Novelities and records of poroid Basidiomycetes in Finland and adjacent Russia // Karstenia. 2001. Vol. 41. P. 1–21.

Popov E. S., Morozova O. V., Kotkova V. M. et al. Preliminary list of Fungi and Myxomycetes of Leningrad region. St. Petersburg: TREEART LLC, 2007. 56 p.

Агарикоидные макромицеты Зеленого пояса Фенноскандии

О. О. Предтеченская

С начала 90-х годов XX века в Институте леса Карельского научного центра РАН проводится работа по инвентаризации биоты грибов малоисследованных территорий Республики Карелия с целью оценки состояния лесных экосистем. В 2005–2011 годах при поддержке РФФИ (гранты № 05-04-97524-р_север-а и № 08-04-98824-р_север-а) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» проведена оценка разнообразия видов грибов в Карелии и Мурманской области на охраняемых и планируемых к охране территориях, расположенных в границах Зеленого пояса Фенноскандии (ЗПФ) (Титов и др., 2010) – в заповедниках «Пасвик» и «Костомукшский», национальных парках «Калевальский», «Паанаярви», «Ладожские шхеры», природном парке «Валаамский архипелаг» (рис. 1).

По результатам проведенных в последнее время ревизий списков видов агарикоидных грибов, на территории

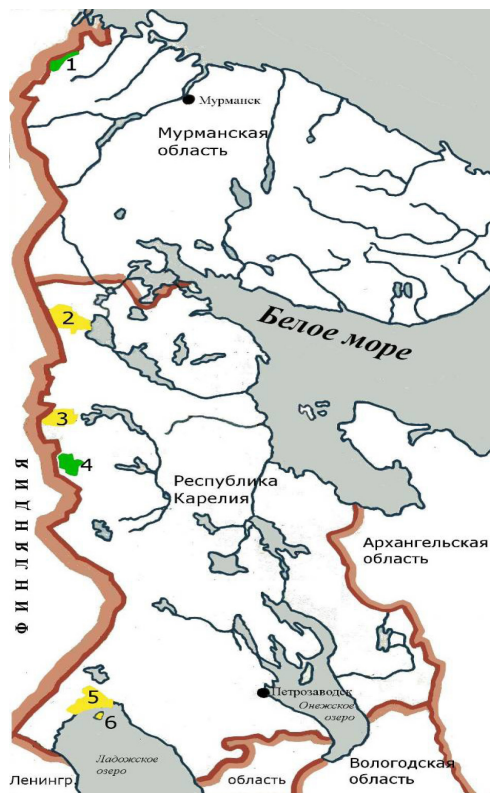


Рис. 1. Схема расположения исследованных ООПТ:

1 – ГЗ «Пасвик», 2 – НП «Паанаярви», 3 – НП Калевальский, 4 – ГЗ «Костомукшский», 5 – НП «Ладожские шхеры», 6 – ПП «Валаамский архипелаг»

Карелии в настоящее время обнаружено 778 видов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 112 родам, 33 семействам, 7 порядкам (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика биоты исследованных территорий ЗПФ

Территория	Количество			
	Видов	Родов	Семейств	Порядков
Республика Карелия	778	112	33	7
ООПТ Зеленого пояса Фенноскандии	307	68	29	5
ГЗ «Пасвик»	104	44	24	4
НП «Паанаярви»	59	28	22	3
НП «Калевальский»	95	35	22	4
ГЗ «Костомукшский»	87	30	16	3
ПНП «Ладжские шхеры»	81	35	22	3
ПП «Валаамский архипелаг»	210	50	22	4
Куусамо (Ulvunen et al., 1978)	462	97	32	4

Общий список видов приведен в соответствии с нормами международной микологической номенклатуры по данным, представленным на сайте Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>). Рассмотрен состав порядков *Agaricales*, *Boletales*, *Polyporales*, *Russulales*, *Geastrales*, *Phal-lales* и группы *Incertae sedis*.

В целом на ООПТ, находящихся в пределах ЗПФ, обнаружено 307 видов из 68 родов, 29 семейств, 5 порядков (см. табл. 1). На исследованной территории не было отмечено представителей порядков *Geastrales* и *Phal-lales*, что, скорее всего, связано с недостаточной изученностью обследованных ООПТ. Наибольшее разнообразие видов отмечено среди родов *Cortinarius* (44), *Russula* (36), *Lactarius* (30), *Leccinum* (12), *Tricholoma* (8), причем доминирование первых трех родов сохраняется в составе микобиот всех из обследованных территорий (табл. 2).

В составе биоты агариковых грибов ЗПФ 58 % от общего количества видов относятся к микоризообразователям, остальные представлены сапротрофами, среди которых 11 % являются подстилочными, столько же – ксилосапротрофы, 10 % – гумусовые сапротрофы, 5 % обитают на опаде (рис. 2). Съедобны 107 видов, 50 – ядовиты, 8 обладают лечебными свойствами.

Изучение биоты агариковых грибов ГЗ «Пасвик» проведено нами в 2008–2009 годах. Помимо сборов, была выполнена ревизия гербарных образцов грибов, хранящихся в заповеднике.

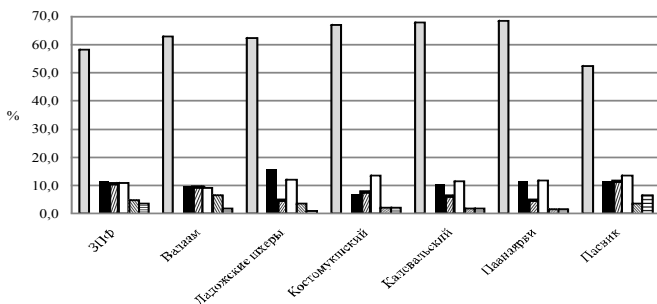


Рис. 2. Трофическая структура биоты агариковых грибов

□ Микоризообразователи Сапротрофы: ■ на древесине
 ■ гумусовые □ подстилочные ■ на опаде
 ■ Прочие

Государственный природный заповедник «Пасвик» расположен в северо-западной части Мурманской области у границы с Норвегией и Финляндией. Заповедник организован в 1992 году на площади 14727 га. На территории заповедника находятся сосновые леса на северной границе своего естественного распространения в Европе. Сосняки занимают около 90 % территории заповедника, остальная часть занята березняками (менее 10 %) [Отчет по лесоустройству..., 2007].

Ранее сводки о разнообразии данных групп грибов на территории заповедника не публиковались. Сведения, содержащиеся в летописях природы заповедника, не подкреплены гербарными образцами и являются сомнительными в отношении части перечисленных видов. Так, например, вешенка устричная (*Pleurotus ostreatus*), указываемая в летописях, не была нами встречена на территории заповедника. С другой стороны, на сухостое лиственных деревьев достаточно часто встречалась вешенка легочная (*P. pulmonarius*). Сведения о видовом составе грибов данной территории по результатам сборов 2008 года были опубликованы нами в 2009 году (Предтеченская, 2009). В результате работ 2009 года список базидиомицетов дополнен 20 видами (*Cortinarius alboviolaceus*, *C. cinnamomeoluteus*, *C. mucosus*, *Chalciporus piperatus*, *Clitocybe gibba*, *Rhodocollybia butyracea* f. *butyracea*, *Conocybe tenera*, *Entoloma conferendum* var. *conferendum*, *E. rhodopolium*, *Galerina paludosa*, *Hygrocybe calciphila*, *Hygrophorus erubescens*, *Hypholoma lateritium*, *Lyophyllum connatum*, *Marasmius epiphyllus*, *Megacollybia platyphylla*, *Pholiota aurivella*, *Stropharia hornemannii*, *Russula delica*, *R. depallens*). Всего в список включено 104 вида, относящихся к 44 родам, 24 семействам, 4 порядкам (см. табл. 2).

Наибольшее количество видов отмечено в родах *Cortinarius* (12), *Russula* (12), *Lactarius* (7).

К микоризообразователям относятся 52 % от общего количества видов, что характерно для таежных лесов. Остальные виды представлены сапротрофами, среди которых по 12 % являются гумусовыми и ксилосапротрофами, 14 % – подстилочными сапротрофами.

К съедобным относятся 44 вида, 21 – ядовиты, 2 обладают лечебными свойствами.

Национальный парк «Паанаярви» находится в Лоухском районе Республики Карелия у границы с Финляндией. К западной границе с финской стороны примыкает национальный парк «Оуланка». Обе ОПТ расположены в бассейне одной озерно-речной системы Оланга – Паанаярви – Оуланка, и на их базе предполагается создать единый международный парк «Оуланка-Паанаярви». Территория парка характеризуется своеобразными климатическими, геолого-геоморфологическими и гидрологическими условиями, здесь встречаются множество редких видов растений и животных. На территории парка находится оз. Паанаярви – одно из наиболее глубоких малых озер мира (128 м) и самая высокая вершина Карелии – г. Нуорунен (575,7 м). Большая часть территории занята редкостойными ельниками, озера занимают около 20 % площади, 15 % – болота. Режим охраны дифференцированный. В зону заповедного режима запрещен доступ посетителей, здесь разрешены лишь научные исследования и противопожарные мероприятия. В зоне познавательного туризма созданы специально оборудованные маршруты (экологические тропы) для ознакомления с достопримечательностями парка и экологического просвещения. Зона регулируемого рекреационного использования предназначена для туризма и отдыха на природе, здесь допускаются спортивное и любительское рыболовство, любительский сбор грибов и ягод (Хохлова и др., 2000).

Изучение биоты агариковых грибов на данной территории было проведено впервые в 2007 году. По результатам экспедиционных работ на территории НП «Паанаярви» зарегистрированы 59 видов агариковых грибов, относящихся к 28 родам, 22 семействам, 3 порядкам (см. табл. 1). Среди них к микоризообразователям относятся 68 % от общего количества видов, остальные виды являются сапротрофами, среди которых 12 % являются подстилочными, столько же – ксилосапротрофы, 5 % – гумусовые сапротрофы (см. рис. 2). Съедобны 36 видов, 13 – ядовиты, 3 обладают лечебными свойствами. Наибольшее количество видов отмечено в родах *Cortinarius* (7), *Russula* (7), *Lactarius* (9) (см. табл. 2).

Таблица 2

Таксономическая характеристика агариковых грибов ООПТ Зеленого пояса Фенноскандии

Семейство	Род (количество видов)							Куусамо (Ulujuen et al., 1978)
	Всего по ЗПФ	ПП «Валаамский архипелаг»	ПНП «Ладожские шхеры»	ГЗ «Костомукшеский»	НП «Калевальский»	НП «Паанаярви»	ГЗ «Пасвик»	
	Порядок <i>Agaricales</i>							
<i>Agaricaceae</i>	<i>Coprinus</i> (1), <i>Cystoderma</i> (1), <i>Lepiota</i> (1), <i>Lycoperdon</i> (4)	<i>Coprinus</i> (1), <i>Cystoderma</i> (1), <i>Lycoperdon</i> (1)	<i>Lepiota</i> (1), <i>Lycoperdon</i> (1)	<i>Cystoderma</i> (1), <i>Lycoperdon</i> (3)	<i>Lycoperdon</i> (1)	<i>Cystoderma</i> (1)	<i>Lycoperdon</i> (1)	<i>Agaricus</i> (5), <i>Bovista</i> (5), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Coprinus</i> (1), <i>Crucibulum</i> (1), <i>Cystoderma</i> (4), <i>Cystoderma</i> (1), <i>Cystolepionia</i> (4), <i>Lepiota</i> (3), <i>Lycoperdon</i> (7), <i>Nidularia</i> (1), <i>Amanita</i> (8), <i>Limacella</i> (2), <i>Bolbitis</i> (1), <i>Conocybe</i> (5)
<i>Amanitaceae</i>	<i>Amanita</i> (7)	<i>Amanita</i> (1)	<i>Amanita</i> (5)	<i>Amanita</i> (2)	<i>Amanita</i> (4)	<i>Amanita</i> (2)	<i>Amanita</i> (1)	<i>Amanita</i> (1)
<i>Bolbitiaceae</i>	<i>Conocybe</i> (2)						<i>Conocybe</i> (2)	<i>Conocybe</i> (5)
<i>Cortinariaceae</i>	<i>Cortinarius</i> (44)	<i>Cortinarius</i> (31)	<i>Cortinarius</i> (12)	<i>Cortinarius</i> (14)	<i>Cortinarius</i> (14)	<i>Cortinarius</i> (7)	<i>Cortinarius</i> (12)	<i>Cortinarius</i> (65)
<i>Entolomataceae</i>	<i>Entoloma</i> (5)		<i>Entoloma</i> (1)		<i>Entoloma</i> (2)	<i>Entoloma</i> (1)	<i>Entoloma</i> (3)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (6), <i>Rhodocybe</i> (2)
<i>Hydnangiaceae</i>	<i>Laccaria</i> (4)	<i>Laccaria</i> (2)	<i>Laccaria</i> (2)	<i>Laccaria</i> (3)	<i>Laccaria</i> (3)	<i>Laccaria</i> (2)	<i>Laccaria</i> (3)	<i>Laccaria</i> (4)
<i>Hygrophoraceae</i>	<i>Ampulloclitocybe</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (5), <i>Hygrophorus</i> (3)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1)	<i>Hygrocybe</i> (1)	<i>Hygrocybe</i> (1), <i>Hygrophorus</i> (2)	<i>Hygrocybe</i> (1)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (1), <i>Hygrophorus</i> (1)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1), <i>Chrysomphalina</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (18), <i>Hygrophorus</i> (13)

Продолжение табл. 2

Семейство	Род (количество видов)							Куцево (Ulvinen et al., 1978)
	Всего по ЗПФ	ПП «Валаамский архипелаг»	ПНП «Ладожские шхеры»	ГЗ «Костомук- шский»	НП «Калеваль- ский»	НП «Паанаярви»	ГЗ «Пасвик»	
Incertae sedis								<i>Panaeolina</i> (1), <i>Panaeolina</i> (2)
<i>Inocybaceae</i>	<i>Crepidotus</i> (2), <i>Inocybe</i> (15), <i>Phaeomarasmium</i> (1)	<i>Crepidotus</i> (1), <i>Inocybe</i> (12)	<i>Crepidotus</i> (1), <i>Inocybe</i> (1)	<i>Inocybe</i> (2)	<i>Inocybe</i> (2)	<i>Inocybe</i> (2)	<i>Inocybe</i> (4), <i>Phaeomarasmium</i> (1)	<i>Crepidotus</i> (1), <i>Flammulaster</i> (1), <i>Inocybe</i> (21), <i>Phaeomarasmium</i> (1), <i>Tubaria</i> (2), <i>Calocybe</i> (2), <i>Hypsizygus</i> (1), <i>Lyophyllum</i> (4), <i>Tephroclype</i> (3)
<i>Lyophyllaceae</i>	<i>Asterophora</i> (1), <i>Hypsizygus</i> (1), <i>Lyophyllum</i> (2), <i>Tephroclype</i> (1)	<i>Asterophora</i> (1), <i>Hypsizygus</i> (1), <i>Tephroclype</i> (1)	<i>Lyophyllum</i> (1)	<i>Lyophyllum</i> (2)	<i>Lyophyllum</i> (2)	<i>Lyophyllum</i> (1)	<i>Lyophyllum</i> (2)	<i>Lyophyllum</i> (1), <i>Gymnopus</i> (2), <i>Marasmius</i> (1), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Rhodocolybia</i> (3)
<i>Marasmiaceae</i>	<i>Gymnopus</i> (4), <i>Marasmius</i> (5), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Rhodocolybia</i> (4)	<i>Gymnopus</i> (4), <i>Marasmius</i> (4), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Rhodocolybia</i> (2)	<i>Gymnopus</i> (2), <i>Marasmius</i> (3), <i>Rhodocolybia</i> (1)	<i>Gymnopus</i> (1), <i>Marasmius</i> (2), <i>Rhodocolybia</i> (2)	<i>Gymnopus</i> (1), <i>Marasmius</i> (3)	<i>Marasmius</i> (1)	<i>Gymnopus</i> (2), <i>Marasmius</i> (1), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Rhodocolybia</i> (3)	<i>Baeospora</i> (1), <i>Gerronema</i> (3), <i>Gymnopus</i> (8), <i>Marasmius</i> (5), <i>Rhodocolybia</i> (3)
<i>Mycenaceae</i>	<i>Hemimycena</i> (1), <i>Mycena</i> (22), <i>Panellus</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (2)	<i>Hemimycena</i> (1), <i>Mycena</i> (19), <i>Panellus</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (2)	<i>Mycena</i> (4), <i>Panellus</i> (1)	<i>Mycena</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (1)	<i>Mycena</i> (2), <i>Xeromphalina</i> (1)	<i>Mycena</i> (2)	<i>Mycena</i> (5), <i>Xeromphalina</i> (1)	<i>Hemimycena</i> (1), <i>Mycena</i> (18), <i>Panellus</i> (3), <i>Xeromphalina</i> (4)
<i>Physalacriaceae</i>	<i>Armillaria</i> (1), <i>Strobilurus</i> (1)	<i>Strobilurus</i> (1)				<i>Armillaria</i> (1)		<i>Armillaria</i> (1), <i>Flammulina</i> (1), <i>Strobilurus</i> (3)
<i>Pleurotaceae</i>	<i>Pleurotus</i> (2)	<i>Pleurotus</i> (1)	<i>Pleurotus</i> (2)	<i>Pleurotus</i> (1)	<i>Pleurotus</i> (1)	<i>Pleurotus</i> (1)	<i>Pleurotus</i> (1)	<i>Pleurotus</i> (1)
<i>Pluteaceae</i>	<i>Pluteus</i> (2)	<i>Pluteus</i> (1)	<i>Pluteus</i> (2)	<i>Pluteus</i> (1)	<i>Pluteus</i> (1)	<i>Pluteus</i> (1)	<i>Pluteus</i> (1)	<i>Pluteus</i> (3), <i>Volvarellia</i> (1)

Продолжение табл. 2

Семейство	Род (количество видов)							
	Всего по ЗПФ	ПП «Валаамский архипелаг»	ПНП «Ладожские шхеры»	ГЗ «Костомукшский»	НП «Калева-ский»	НП «Паанаярви»	ГЗ «Пасвик»	Куусамо (Uluinen et al., 1978)
<i>Psathyrellaceae</i>	<i>Coprinellus</i> (1), <i>Coprinopsis</i> (2), <i>Lacrymaria</i> (1), <i>Psathyrella</i> (3)	<i>Coprinellus</i> (1), <i>Coprinopsis</i> (1)	<i>Coprinopsis</i> (1), <i>Psathyrella</i> (1)		<i>Lacrymaria</i> (1), <i>Psathyrella</i> (2)	<i>Coprinellus</i> (1), <i>Coprinopsis</i> (1), <i>Lacrymaria</i> (1)	<i>Psathyrella</i> (2)	<i>Coprinellus</i> (1), <i>Coprinopsis</i> (2), <i>Psathyrella</i> (1)
<i>Strophariaceae</i>	<i>Agrocyste</i> (1), <i>Galerina</i> (7), <i>Gymnopilus</i> (2), <i>Hebeloma</i> (6), <i>Hypholoma</i> (2), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Naucoria</i> (1), <i>Phaeogalera</i> (6), <i>Pholiotia</i> (3), <i>Stropharia</i> (3)	<i>Galerina</i> (5), <i>Gymnopilus</i> (2), <i>Hebeloma</i> (4), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Naucoria</i> (5), <i>Phaeogalera</i> (1)	<i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Pholiotia</i> (1)	<i>Galerina</i> (1), <i>Hypholoma</i> (1), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Stropharia</i> (1)	<i>Galerina</i> (2), <i>Gymnopilus</i> (1), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Pholiotia</i> (1)	<i>Hebeloma</i> (1), <i>Stropharia</i> (1)	<i>Agrocyste</i> (1), <i>Galerina</i> (4), <i>Gymnopilus</i> (1), <i>Hebeloma</i> (3), <i>Hypholoma</i> (1), <i>Kuehneromyces</i> (1), <i>Pholiotia</i> (2), <i>Stropharia</i> (3)	<i>Agrocyste</i> (3), <i>Galerina</i> (6), <i>Gymnopilus</i> (2), <i>Hebeloma</i> (5), <i>Hypholoma</i> (6), <i>Kuehneromyces</i> (2), <i>Leratiomyces</i> (1), <i>Naucoria</i> (1), <i>Phaeogalera</i> (9), <i>Pholiotia</i> (2), <i>Stropharia</i> (5)
<i>Tricholomataceae</i>	<i>Arrhenia</i> (2), <i>Clitocybe</i> (5), <i>Collybia</i> (1), <i>Infundibulicybe</i> (1), <i>Pseudoclitocybe</i> (1), <i>Tricholoma</i> (8), <i>Tricholomopsis</i> (2)	<i>Arrhenia</i> (1), <i>Clitocybe</i> (4), <i>Collybia</i> (1), <i>Tricholoma</i> (6), <i>Tricholomopsis</i> (1)	<i>Clitocybe</i> (3), <i>Infundibulicybe</i> (1), <i>Tricholomopsis</i> (2)	<i>Clitocybe</i> (4), <i>Infundibulicybe</i> (1), <i>Pseudoclitocybe</i> (1), <i>Tricholoma</i> (2)	<i>Clitocybe</i> (3), <i>Infundibulicybe</i> (1), <i>Pseudoclitocybe</i> (1), <i>Tricholoma</i> (2), <i>Tricholomopsis</i> (2)	<i>Clitocybe</i> (3), <i>Tricholomopsis</i> (1)	<i>Arrhenia</i> (1), <i>Clitocybe</i> (3), <i>Infundibulicybe</i> (1), <i>Tricholoma</i> (1), <i>Tricholomopsis</i> (2)	<i>Arrhenia</i> (8), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (20), <i>Collybia</i> (4), <i>Infundibulicybe</i> (1), <i>Lepista</i> (3), <i>Leucopaxillus</i> (1), <i>Melanoleuca</i> (4), <i>Mycophthalia</i> (1), <i>Onphalolaster</i> (1), <i>Pseudoclitocybe</i> (1), <i>Ripartites</i> (1), <i>Tricholoma</i> (21), <i>Tricholomopsis</i> (2)

Окончание табл. 2

Семейство	Род (количество видов)							Куусамо (Ujunen et al., 1978)
	Всего по ЗПФ	ПП «Валаамский архипелаг»	ПНП «Ладожские шхеры»	ГЗ «Костомук- шский»	НП «Калеваль- ский»	НП «Паанаярви»	ГЗ «Пасвик»	
Порядок <i>Boletales</i>								
<i>Boletaceae</i>	<i>Boletus</i> (5), <i>Lecaninum</i> (12), <i>Tylopilus</i> (1)	<i>Boletus</i> (4), <i>Lecaninum</i> (10), <i>Tylopilus</i> (1)	<i>Boletus</i> (2), <i>Lecaninum</i> (2), <i>Tylopilus</i> (1)	<i>Boletus</i> (3), <i>Lecaninum</i> (5)	<i>Boletus</i> (4), <i>Lecaninum</i> (4)	<i>Boletus</i> (1), <i>Lecaninum</i> (2)	<i>Boletus</i> (1), <i>Lecaninum</i> (4)	<i>Boletus</i> (3), <i>Lecaninum</i> (9), <i>Tylopilus</i> (1)
<i>Gomphidiaceae</i>	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (2)	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (2)	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (2)	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (2)	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (1)	<i>Gomphidius</i> (1)	<i>Chroogomphus</i> (1)	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (2)
<i>Gyrophoraceae</i>	<i>Gyrophoropsis</i> (1)	<i>Gyrophoropsis</i> (1)	<i>Gyrophoropsis</i> (1)	<i>Gyrophoropsis</i> (1)				<i>Gyrophorus</i> (1) <i>Gyrophoropsis</i> (2)
<i>Hygrophorostidaceae</i>	<i>Hygrophoropsis</i> (1)	<i>Hygrophoropsis</i> (1)	<i>Hygrophoropsis</i> (1)	<i>Hygrophoropsis</i> (1)				<i>Hygrophoropsis</i> (2)
<i>Paxillaceae</i>	<i>Paxillus</i> (2)	<i>Paxillus</i> (2)	<i>Paxillus</i> (1)	<i>Paxillus</i> (1)	<i>Paxillus</i> (1)	<i>Paxillus</i> (2)	<i>Paxillus</i> (1)	<i>Paxillus</i> (2)
<i>Rhizogonaceae</i>	<i>Rhizogogon</i> (1)				<i>Rhizogogon</i> (1)		<i>Rhizogogon</i> (1)	<i>Rhizogogon</i> (1)
<i>Sclerodermataceae</i>	<i>Scleroderma</i> (1)	<i>Scleroderma</i> (1)						
<i>Strobilomycetaceae</i>	<i>Chalciporus</i> (1)	<i>Chalciporus</i> (1)	<i>Chalciporus</i> (1)	<i>Chalciporus</i> (1)		<i>Chalciporus</i> (1)	<i>Chalciporus</i> (1)	<i>Chalciporus</i> (1)
<i>Suillaceae</i>	<i>Suillus</i> (5)	<i>Suillus</i> (5)	<i>Suillus</i> (2)	<i>Suillus</i> (3)	<i>Suillus</i> (3)	<i>Suillus</i> (4)	<i>Suillus</i> (2)	<i>Suillus</i> (7)
<i>Tapinellaceae</i>	<i>Tapinella</i> (1)	<i>Tapinella</i> (1)						<i>Tapinella</i> (1)
<i>Incertae sedis</i>								
<i>Incertae sedis</i>	<i>Rickenella</i> (1)	<i>Rickenella</i> (1)						<i>Blasiphalia</i> (1), <i>Rickenella</i> (1)
Порядок <i>Polyborales</i>								
<i>Polyboraceae</i>	<i>Neolentinus</i> (1)				<i>Neolentinus</i> (1)		<i>Neolentinus</i> (1)	<i>Neolentinus</i> (1), <i>Panus</i> (1)
Порядок <i>Russulales</i>								
<i>Auriscalpiaceae</i>								<i>Lentinellus</i> (1)
<i>Russulaceae</i>	<i>Lactarius</i> (30), <i>Russula</i> (36)	<i>Lactarius</i> (24), <i>Russula</i> (32)	<i>Lactarius</i> (10), <i>Russula</i> (7)	<i>Lactarius</i> (11), <i>Russula</i> (12)	<i>Lactarius</i> (14), <i>Russula</i> (10)	<i>Lactarius</i> (9), <i>Russula</i> (7)	<i>Lactarius</i> (7), <i>Russula</i> (12)	<i>Lactarius</i> (29), <i>Russula</i> (26)
Всего родов (видов)	68 (307)	50 (210)	35 (81)	30 (87)	35 (95)	28 (59)	44 (104)	97 (462)

О степени и перспективах изучения микобиоты территории НП «Паанаярви» свидетельствуют работы финских коллег, изучавших в течение нескольких лет микобиоту биогеографической провинции Куусамо. Данная территория примыкает к НП «Паанаярви», а также включает часть его территории, ранее входящую в состав Финляндии (Ulvunen et al., 1978). В силу достаточно подробных многолетних исследований, в составе биоты агариковых грибов зарегистрировано 462 вида из 97 родов, 32 семейств, 4 порядков (см. табл. 1). В то же время сохранилось доминирование по видовому составу для родов *Cortinarius* (65), *Russula* (26), *Lactarius* (29). Кроме того, высокое видовое разнообразие отмечено для родов *Inocybe* (21), *Tricholoma* (21), *Mycena* (18), *Hygrocybe* (18), *Hygrophorus* (13) (см. табл. 2). В структуре микобиоты велика доля сапротрофов – свыше 50 %, при этом доля ксилосапротрофов составляет лишь 4 % от общего числа видов.

НП «Калевальский» учрежден в 2006 году. Располагается в пределах Кемского флористического района на территории Костомукшского городского округа в приграничной полосе с Финляндией. Создан для сохранения самого крупного в Фенноскандии массива первобытной сосновой тайги. Более 80 % покрытой лесом площади занимают сосновые с ярко выраженным пирогенным генезисом и еловые древостои в возрасте 120–160 лет, представленные почти всеми типами северотаежных лесов – от сосняков лишайниковых и брусничных до сосняков сфагновых в пониженных местообитаниях и ельников логовых. Максимальный возраст отдельных деревьев до 500 лет.

В 2009 году на данной территории впервые проведена инвентаризация агарикоидных макромицетов (95 видов, 35 родов, 22 семейства, 4 порядка) (см. табл. 1). 68 % от общего количества агариковых грибов здесь представлено микоризообразователями хвойных и лиственных пород, 12 % – подстилочные, 10 % – ксилосапротрофы и 6 % – гумусовые сапротрофы (см. рис. 2). 55 видов считаются съедобными, 15 ядовиты, 6 обладают лечебными свойствами. Два вида: паутинник кроваво-красный (*Cortinarius sanguineus*) и осиновик белый (*Leccinum percandidum*) внесены в Красную книгу РК. Наибольшее разнообразие видов отмечено среди родов *Cortinarius* (14), *Russula* (10), *Lactarius* (14) (см. табл. 2).

Заповедник «Костомукшский», площадью 47569 га, расположен в подзоне северной тайги. С 1991 года входит в состав российско-финляндского заповедника «Дружба». Более 50 % его территории занимают девственные леса. Основная часть занята сосняками (84 % лесо-

покрытой площади), около 16 % – ельниками (Хохлова и др., 2000). На его территории в 2007 году впервые проведена инвентаризация агариковых грибов. Зарегистрировано 87 видов, относящихся к 30 родам, 16 семействам, 3 порядкам (см. табл. 1). Среди них 67 % от общего количества относятся к микоризообразователям. Остальные виды представлены сапротрофами, 14 % являются подстилочными сапротрофами, 7 % – ксилосапротрофами, 8 % – гумусовыми сапротрофами. 49 видов относятся к съедобным, 15 – к ядовитым (см. рис. 2). В лесах заповедника отмечен вид, занесенный в Красную книгу Республики Карелия, – подосиновик белый (*Leccinum percandidum*). По видовому составу также доминируют роды *Cortinarius* (14), *Russula* (12), *Lactarius* (11) (см. табл. 2).

В 2008 году проведены исследования в границах планируемого национального парка «Ладожские шхеры» на территории Импилахтинского и Ляскельского участков лесничеств ГУ «Питкярантское центральное лесничество» – на предполагаемых заповедных участках леса, выделенных при обосновании создания парка (Национальный парк «Ладожские шхеры»: предложения к организации, 2001). На обследованной территории преобладали сосняки и ельники чернично-разнотравные скальные 120–130-летнего возраста. Сбор агарикоидных грибов проведен в сосняках и ельниках черничных разнотравных скальных 120–130-летнего возраста. Всего зарегистрирован 81 вид из 35 родов, 22 семейств и 3 порядков (см. табл. 1). 62 % из них являются микоризообразователями. Ксилосапротрофы составляют 16 % от общего числа видов, 12 % – подстилочные сапротрофы, 5 % – гумусовые (см. рис. 2). Съедобны 43 вида, в том числе 5 обладают лечебными свойствами, ядовиты 9 видов. Из видов, включенных в Красную книгу Республики Карелия, зарегистрирован паутинник кровяно-красный (*Cortinarius sanguineus*). Наибольшее разнообразие видов отмечено среди родов *Cortinarius* (12), *Russula* (7), *Lactarius* (10) (см. табл. 2).

Валаам – архипелаг, расположенный в северной части Ладожского озера, включает до полусотни островов общей площадью 3600 га. Он давно известен своими уникальными природными условиями и разнообразием историко-архитектурных памятников. Леса являются одной из основных природных достопримечательностей Валаама. Перестойные (VI–XII классов возраста) сосновые леса занимают около 60 % лесопокрытой площади, еловые – 34 %. Основные группы типов леса – зеленомошные (68,4 %) и травяно-зеленомошные (19,9 %) (Кучко и др., 1989). Особый интерес представляют растения-

интродуценты, из которых сформированы многие аллеи и группы деревьев в лесных ландшафтах: кедр сибирский, дуб черешчатый, пихта сибирская, лиственница сибирская и др. Леса Валаама еще в 1959 году были отнесены к категории особо ценных насаждений. В 1979 году вся территория архипелага получила статус историко-архитектурного и природного музея-заповедника, а в 1999 году, после выделения вокруг островов двухкилометровой полосы охраняемых акваторий и передачи культовых памятников Валаамскому монастырю, — статус природного парка «Валаамский архипелаг» (площадь 24700 га).

В результате проведенных нами в 2005 году маршрутных исследований известный список макромицетов природного парка «Валаамский архипелаг» (Коваленко и др., 1998) дополнен новыми для данной территории видами грибов (Предтеченская, 2008). В настоящее время список представлен 210 видами из 50 родов, 22 семейств и 4 порядков (см. табл. 1). Среди них внесенный в Красную книгу Карелии (2007) паутинник кроваво-красный (*Cortinarius sanguineus* (Wulfen: Fr.) Fr.).

Большая часть видов (около 63 %) относится к микоризообразователям (см. рис. 2). 37 % от общего числа видов представлено сапротрофами, в том числе 10 % являются ксилосапротрофами, подстилочных и гумусовых сапротрофов по 9 %, сапротрофов опада — 7 % от общего числа видов. Съедобен 81 вид, 32 вида ядовиты, 3 обладают лечебными свойствами. В составе биоты, помимо доминирующих по количеству видов родов *Cortinarius* (31), *Russula* (32), *Lactarius* (24), отмечено достаточно высокое разнообразие видового состава родов *Leccinum* (10) и *Tricholoma* (6) (см. табл. 2). Только здесь зарегистрированы *Leccinum aurantiacum*, *L. oxydabile*, *L. piceinum*, *L. quercinum*, *L. roseofractum*, *L. rotundifoliae*. Кроме того, помимо прочих моновалентных микоризообразователей (связанных только с одной древесной породой), только на Валааме встречались связанный с лиственницей масленок лиственничный (*Suillus grevillei*) и 4 вида, связанные с дубом, — сетчатый белый гриб (*Boletus aestivalis*), уже вышеупомянутый поддубник (*Leccinum quercinum*), паутинник мрачный (*Cortinarius torvus*) и сыроежка лютеотакта (*Russula luteotacta*).

Таким образом, проведенные исследования показали, что микобиота изучаемых территорий носит выраженный бореальный характер. При этом в зоне северной тайги (НП «Паанаярви», «Калевальский», ГЗ «Костомукшский») доля микоризообразователей в составе микобиоты выше (67–68 %), чем в зоне средней тайги (НП «Ладожские шхеры»,

ПП «Валаамский архипелаг» — 62–63 %). В ГЗ «Пасвик», в самых северных в Европе сосновых лесах, доля микоризообразователей снижается до 52 %.

Для всех обследованных территорий характерно высокое видовое разнообразие родов *Cortinarius*, *Lactarius* и *Russula*, а для ПП «Валаамский архипелаг», отличающегося уникальными природными условиями и флористическим составом, — также родов *Leccinum* и *Tricholoma*.

ЛИТЕРАТУРА

Коваленко А. Е., Морозова О. В., Фомина Е. А., Сяргисилта О. Агарикоидные и болетоидные базидиомицеты о-ва Валаам. I // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 14–26.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Кучко А. А., Белоусова Н. А., Кравченко А. В. и др. Экосистемы Валаама и их охрана. Петрозаводск: Карелия, 1989. 199 с.

Национальный парк «Ладожские шхеры»: предложения к организации. Петрозаводск, 2001. 89 с.

Отчет по лесоустройству Государственного природного заповедника «Пасвик» Федеральной службы по надзору в сфере природопользования МПР РФ. Пояснительная записка. СПб., 2007.

Предтеченская О. О. Агариковые грибы заповедников и национальных парков Республики Карелия // *Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века*: Матер. Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г.). Ч. 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 143–145.

Предтеченская О. О. Аскомицеты и агарикоидные базидиомицеты заповедника «Пасвик» // *Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт*: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Мурманск, 13–15 апреля 2009 г. Мурманск: МГПУ, 2009. С. 225–229.

Титов А. Ф., Буторин А. А., Громцев А. Н. и др. Зеленый пояс Фенноскандии: состояние и перспективы развития // *Тр. Карельского научного центра РАН*. 2009. № 2. С. 3–11.

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. 312 с.

Ulvunen T. et al. A preliminary check-list of the fungi (incl. Lichens) of the Kuusamo biogeographical province, N.E. Finland / T. Ulvunen, E. Ohenoja, T. Ahti, P. Alanko. Kuusamo, 1978.

Массовое усыхание ясеня обыкновенного в Беларуси

В. Б. Звягинцев, А. А. Сазонов

Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) является важной лесообразующей породой в Беларуси. Занимая уникальную экологическую нишу, ясеневые леса ценны не только как источник получения исключительно высококачественной древесины и побочного сырья, но и как мощный регулятор биосферных процессов, аккумулятор огромных запасов депонированного углерода, объект биоразнообразия окружающей среды, неоценимый рекреационный ресурс, сложный и интересный объект хозяйственной деятельности.

Естественный ареал ясеня обыкновенного охватывает почти всю Европу за исключением самых северной и южной частей, от берегов Атлантики на западе до Волги на востоке. Самая северная точка его естественного ареала находится в Норвегии, приблизительно 64° с.ш. Южная граница достигает 37° с.ш. в Иране (Чумакова, Васильев, 1984). Наибольшие площади ясеневых лесов в пределах Русской равнины сосредоточены на Украине, в Беларуси и южной Прибалтике. Беларусь находится в центральной части ареала ясеня, и климатические условия на всей ее территории вполне благоприятны для произрастания данной породы. К началу XXI века ясенники составляли 0,4 % белорусских лесов (31 180 га), в примеси ясень встречался в дубовых, черноольховых и других лесных формациях на площади 9,4 тыс. га (0,1 %).

В конце 50-х годов XX века площадь ясенников в Беларуси составляла немногим более 10 тыс. га, причем почти ¼ насаждений были представлены молодняками. Это свидетельствует об их чрезмерно интенсивной эксплуатации в прошлые годы. Фактически, древесные ресурсы ясеневых лесов в Беларуси были истощены еще до Второй мировой войны. К концу XX века площадь спелых ясенников в республике составляла лишь немногим более 300 га, и сохранились эти насаждения только на особо охраняемых природных территориях. Тем не менее, на фоне сокращения доли других формаций твердолиственных пород (например, дубрав) в составе лесов Беларуси, площадь ясеневых насаждений за последние 40 лет увеличилась более чем в 2,5 раза. Даже в отсутствие

целенаправленной работы по их восстановлению, количество ясенников возрастало вследствие врастания молодых деревьев ясеня в первый ярус мягколиственных насаждений (в основном ольшаников). Таким образом, в условиях Беларуси ясень является природно-прогрессивным эдификатором, способным восстанавливать свое господство в соответствующих условиях произрастания.

Важнейшими факторами, определяющими распространение ясеневых лесов в Беларуси, являются почвенно-гидрологические условия. Ясенники, как правило, приурочены к пониженным элементам рельефа с проточным увлажнением и к богатым перегнойно-глеевым супесчаным и суглинистым почвам. Небольшое количество таких почв и их мозаичность обуславливают крайне неравномерное распределение ясенников по территории республики. Максимальная площадь ясеневых лесов сосредоточена в Витебской области (31 %). Их достаточно много в Гомельской и Брестской областях (соответственно 23 и 17 %). Таким образом, ясеневые леса чаще встречаются на севере (Поозерье) и юге республики (Полесье). В центральной части Беларуси — Гродненской, Минской и Могилевской областях — ясеневые насаждения редки.

Специализированная литература содержит относительно небольшой объем информации по массовым заболеваниям ясеневых насаждений с начала лесопатологических наблюдений до конца XX века, что говорит о высокой устойчивости данной породы к воздействию повреждающих факторов в прошлом.

Одно из первых упоминаний о повреждении и усыхании в Беларуси твердолиственных лесов в середине прошлого века приведено К. Б. Лосицким (Лосицкий, 1952). Основной причиной данного явления автор считает аномально морозные зимы 1939—1940 и 1941—1942 годов, когда наряду с ясенниками были повреждены насаждения дуба, клена и, особенно сильно, граба. По мнению исследователя, увеличению вредоносности данного явления способствовало предварительное ослабление деревьев засухами 1936 и 1938 годов.

На протяжении всего послевоенного периода ясенники отличались хорошим фитосанитарным состоянием и не вызывали волнений у лесоводов. Современная деградация насаждений ясеня обыкновенного в Европе начала проявляться в конце 80-х — начале 90-х годов XX века, затронув вначале насаждения Великобритании и Нидерландов (Miller, Niemstra, 1987). Первыми признаками заболевания стали: усыхание отдельных ветвей и образование водяных побегов, после чего в течение 2—4 лет происходило отмирание всего дерева.

В 2002 году было опубликовано сообщение о массовом усыхании ясеня обыкновенного в Литве (Василяускас и др., 2002). За период с 1997 года, когда в этой стране возникли первые симптомы заболевания, по 2002 год, там погибло 4,6 тыс. га ясеневых насаждений (более 20 %).

Позже сообщения о массовом усыхании ясеня со сходными симптомами появились из многих стран центральной и западной Европы (рис. 1): Беларуси (Звягинцев, Сазонов, 2005), Польши (Kowalski, 2006), Германии (Schumacher et al., 2007), Дании (Ash Dieback..., 2008), Австрии (Kirisits et al., 2008), Калининградской области России (Жигунов и др., 2007).

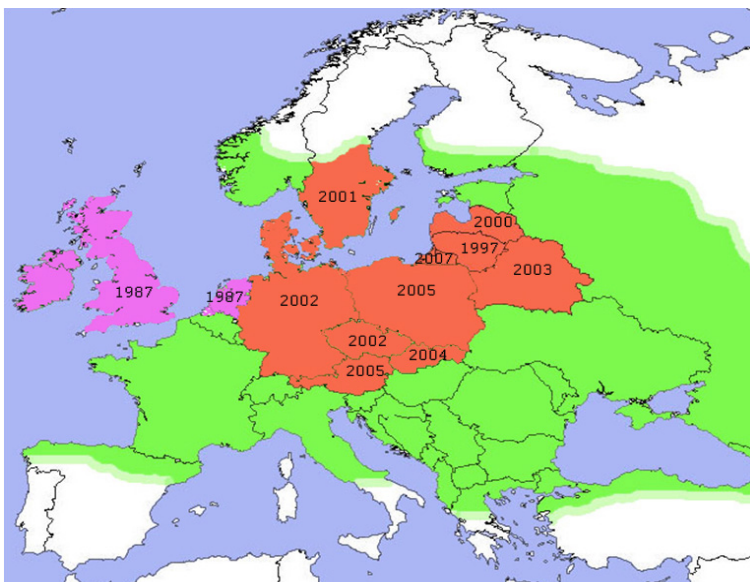


Рис. 1. Ареал ясеня обыкновенного с годами начала современного массового усыхания в различных странах

В 2006 году в Польше был выделен новый вид высокоагрессивно-го возбудителя некроза ветвей ясеня — гриб *Chalara fraxinea* (Kowalski, 2006). Автор, показывая высокую пораженность насаждений этим патогеном, считает его ответственным за массовое усыхание деревьев. *Ch. fraxinea* был также выявлен на ясенях в нескольких западноевропейских странах, где подтверждена его высокая патогенность (Schumacher et al., 2007; Ash Dieback..., 2008; Kirisits et al., 2008). Однако имеется ряд работ польских, белорусских и литовских исследователей, показывающих

многообразии и вторичности биотических факторов при современном усыхании ясеня (Василяускас и др., 2002; Lygis et al., 2004; Cech, 2006; Баранов и др., 2010). Например, в Москве и Московской области к важнейшим биотическим факторам, способствующим гибели посадок ясеня, относят инвазивный вид – изумрудную узкотелую златку (*Agrilus planipennis* Fairmaire) (Мозолевская и др., 2008). Это азиатское насекомое, впервые выявленное в Москве в 2004 году, образовало очаги усыхания в аллейных и групповых насаждениях, приводя к усыханию до 20 % деревьев в год. На пораженных деревьях часто отмечалось совместное поселение златки с местным ксилофагом – пестрым ясеневым лубоедом (*Hylesinus fraxini* Panz.).

Начало массового усыхания ясеня в Беларуси было зафиксировано на Национальной сети лесного мониторинга в 2003 году. Тогда на севере республики усохло 6,8 % деревьев на пунктах постоянного учета, к 2004 году погибло уже 12,2 % деревьев ясеня при среднегодовом естественном отпаде в 1,3 % (Звягинцев, Сазонов, 2005). Первые внешние признаки болезни характеризуются интенсивной дефолиацией и проявляются в виде отмирания отдельных ветвей, чаще в нижней части кроны (рис. 2). В дальнейшем количество сухих ветвей увеличивается, они появляются по всей кроне.

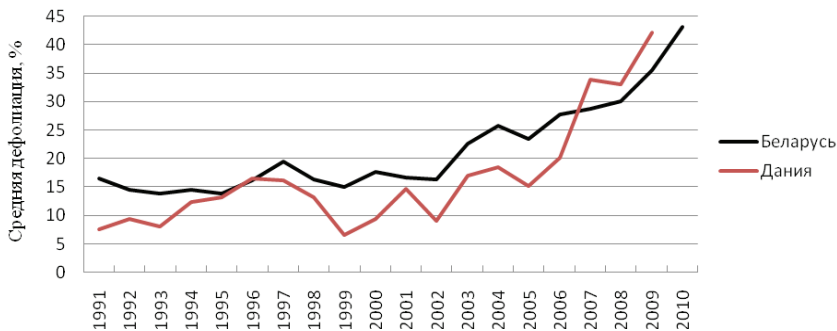


Рис. 2. Динамика средней дефолиации ясеневых насаждений Беларуси и Дании

Происходит уменьшение размеров и изменение окраски листвы. На более поздних стадиях симптомы заболевания могут проявляться двояко. В одном случае происходит полное или частичное отмирание мелких ветвей первичной кроны и формирование вторичной кроны из водяных побегов, вырастающих на толстых ветвях и стволе. Листва на таких побегах отличается насыщенным темно-зеленым цветом. В другом случае образования водяных побегов не происходит. Крона дерева постепенно

становится ажурной, листва изреживается и приобретает светло-зеленый или желтоватый оттенок. На более поздних стадиях заболевания листва сохраняется лишь на концах тонких ветвей в виде отдельных пучков. На водяных побегах листья часто не желтеют, а чернеют и высыхают прямо на дереве. После окончания листопада такие деревья выделяются пучками потемневших сухих листьев, довольно долгое время остающихся в кроне. Осенью пораженные деревья раньше сбрасывают листву, а весной у них наблюдается задержка листво­распускания. К основным симптомам массового усыхания ясеня можно отнести потемнение и отмирание коры на корневых лапах и в нижней части стволов, и образование так называемых «розеток» – неровных вздутий коры, возникающих в результате дополнительного питания ясеневых лубоедов.

Рекогносцировочное обследование около трети ясеневых насаждений республики (10063 га) позволило установить, что наиболее мощным и повсеместно распространенным биотическим фактором, оказывающим негативное влияние на состояние ясенников в Беларуси, являются корневые гнили. При обследовании проводилось определение степени поражения насаждений корневыми гнилями по шкале, предложенной литовскими исследователями (Василиускас и др., 2002). Результаты оценки пораженности ясеневых насаждений корневыми гнилями представлены в таблице.

Распределение ясеневых насаждений по степени поражения корневыми гнилями

Область		Степень поражения корневыми гнилями					Итого
		I без признаков поражения	II слабое поражение	III среднее поражение	IV сильное поражение	V усыхающее или усохшее насаждение	
Гомельская	га	88	809	1410,3	459,6	12,5	2779,4
	проц.	3,2	29,1	50,7	16,5	0,5	100
Брестская	га	165,4	757,1	674,9	401,9	80,7	2080
	проц.	8	36,4	32,5	19,3	3,8	100
Могилевская	га	99,5	281,6	643,5	281,5	64,6	1370,7
	проц.	7,3	20,5	46,9	20,5	4,8	100
Витебская	га	297,3	407,8	1503,2	1124,4	500,9	3833,6
	проц.	7,8	10,6	39,2	29,3	13,1	100
Итого:	га	650,2	2255,5	4231,9	2267,4	658,7	10063,7
	проц.	6,5	22,4	42,1	22,5	6,5	100

Поражение ясеня корневыми гнилями приняло эпифитотийный характер и распространено чрезвычайно широко. Только 6,5 % обсле-

дованных насаждений не имели внешних признаков развития инфекции на деревьях, остальные были в той или иной степени поражены заболеванием. Чаще встречается среднее поражение (42,1 %), когда у более 20 % деревьев в насаждении наблюдаются признаки развития корневых гнилей. Около ¼ насаждений поражено в слабой степени, и еще примерно столько же имеет в составе более 80 % больных деревьев и значительное количество сухостоя.

При детальном лесопатологическом обследовании на пробных площадях было выявлено, что корневые системы деревьев ясеня всех категорий состояния, включая внешне здоровые, в той или иной степени поражены гнилями. Повсеместно периферическая часть древесины корней интенсивно разрушается по типу белой волокнистой коррозионно-деструктивной гнили, типичной для грибов рода *Armillaria*. О значимости корневых патологий в процессе массового усыхания насаждений свидетельствуют графики соотношения количества усохших корней и ветвей деревьев ясеня разных категорий состояния (рис. 3). Категория состояния деревьев, определяемая по внешним признакам, не отражает в полной мере реальную картину, так как первые симптомы ослабления растения в кроне проявляются уже при значительном поражении корневой системы. Так, у деревьев II категории состояния (ослабленные), при среднем количестве усохших ветвей в 17 % оказалось поражено армиллариозной гнилью более 40 % корневой системы.

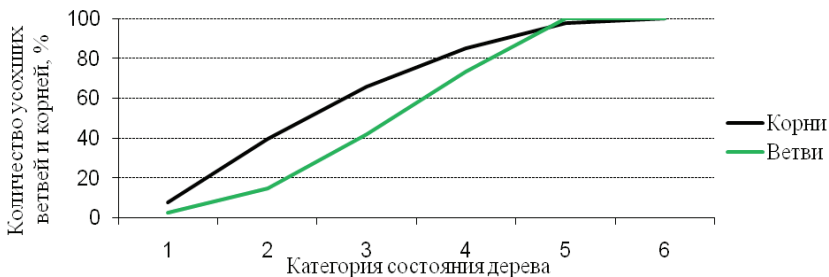


Рис. 3. Соотношение процента усохших ветвей и корней у деревьев ясеня разной категории состояния (по данным 5 пробных площадей)

Среди прочих биотических факторов массовый характер имеет повреждение ясенников стволовыми вредителями. На отмирающих деревьях ясеня поселяются большой (*Hylesinus crenatus* F.) и пестрый (*Hylesinus fraxini* Panz.) ясеневые лубоеды. Насекомые-ксилофаги не всегда сопутствуют усыханию ясеня. На некоторых участках можно

наблюдать старый сухостой и ветровальные деревья ясеня, не заселенные насекомыми, повреждающими кору и древесину. Это свидетельствует о невысокой агрессивности стволовых вредителей ясеня. Однако лубоеды могут вызывать прямое ослабление деревьев при дополнительном питании жуков, отмеченном даже на внешне здоровых ясенях.

По данным ГУ «Беллесозащита» (Обзор..., 2011), полученным на базе анализа 41 постоянной пробной площади (ППП), процессы разрушения ясеневых насаждений продолжают до настоящего времени (рис. 4). Показатель средневзвешенной категории состояния за период 2006–2010 годов увеличивался в ясенниках всех регионов республики. В 2010 году этот показатель не изменился и остался в лесах, подведомственных Министерству лесного хозяйства (МЛХ), на уровне 2009 года, однако, это обусловлено не столько стабилизацией лесопатологического процесса в ясенниках, сколько выпадением усыхающих и сухостойных деревьев под воздействием ветра.

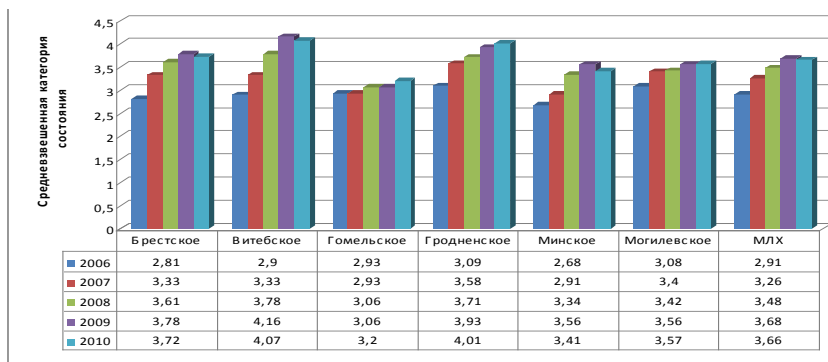


Рис. 4. Динамика средневзвешенной категории состояния ясеневых насаждений по данным 41 ППП (ГУ «Беллесозащита» (Обзор..., 2011)

Ветровал деревьев ясеня отмечается на всех объектах наблюдения, его количество, начиная с 2005 года, составляло от 1 до 21 % в год. Большинство упавших деревьев было вывернуто из почвы с корнями, обломанными на расстоянии 20–80 см от комля. Более 50 % из числа упавших деревьев относились к категории старого сухостоя, 25 % – свежего сухостоя, 15 % относились к категории усыхающих и 9 % – сильно ослабленных деревьев. Высокая интенсивность ветровальных явлений в ясенниках объясняется активной микодеструкцией, малостойкой к гниению древесины корневых систем пораженных ясеней. У ослабленных деревьев (категория санитарного состояния определялась по внешним

признакам и прежде всего по состоянию кроны) армиллариозной гнилью поражено до 40 % корней, у сильно ослабленных – 65 %, корни усыхающих деревьев поражены в среднем на 85 %, а свежего сухостоя на 98 %. Причем, если у деревьев II и III категории состояния преобладают первая и вторая стадии гниения, то древесина корней деревьев IV и V категории находится уже в третьей стадии гниения, при которой наблюдается существенное снижение ее механических свойств. Таким образом, поврежденные якорные корни теряют прочность и перестают выполнять функцию удержания дерева в почве.

Из образцов древесины корней с признаками белой гнили выделялся мицелий, типичный для грибов рода *Armillaria*. Колонии гриба по морфологии в чистой культуре на сусло-агаровой среде можно было разделить на 2 однородные группы:

а) с обширными гладкими черными крустозными зонами на поверхности среды и более редкими не длинными ризоморфами;

б) с многочисленными длинными тонкими красновато-бурыми погруженными в субстрат ризоморфами и редким ворсистым пучковидным мицелием в точке инокуляции.

Скрещивание диких диплоидных изолятов с гаплоидными штаммами-тестерами 5 европейских видов *Armillaria* (метод вегетативной несовместимости (Korhonen, Hintikka, 1974) выявило принадлежность рассмотренных изолятов к 2 видам – *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen и *Armillaria cepistipes* Velen. Данные виды имеют примерно одинаковую встречаемость в усыхающих ясенниках. Причем, если *A. borealis* проявлял достаточно высокую патогенность к широкому ряду хвойных и лиственных пород, то *A. cepistipes* впервые отмечен на территории республики как агрессивный патоген. При детальном исследовании грибов рода *Armillaria* в Беларуси (1999–2001 годы) *A. cepistipes* развивался преимущественно на сухостойных деревьях, пнях и валеже лиственных пород, в том числе и ясеня обыкновенного (Звягинцев, 2002). Высокая пораженность ясеневых насаждений корневой гнилью, вызванной *A. cepistipes*, отмечается и в насаждениях Литвы (Lygis et al., 2004). В то же время имеется достаточно сообщений о невысокой патогенности *A. cepistipes* к древесным растениям в Европе и Северной Америке (Shaw, Kile, 1991; Fox, 2000). Следовательно, в лесных экосистемах с участием ясеня произошли существенные изменения, вызвавшие нарушение баланса между растением и факультативным паразитом.

Повсеместная распространенность явлений усыхания ясеневых насаждений на территории Беларуси и в сопредельных государствах свидетельствует о глобальности причинных факторов. В различных регионах Европы этот процесс проявляется в виде эпифитотий корневых гнилей и некротических заболеваний ветвей, распространении очагов стволовых вредителей. Возрастает агрессивность факультативных паразитов, повышается активность специализированной группы стволовых вредителей. Из возможных причин, провоцирующих массовое развитие вторичных патогенов и вредителей ясеня обыкновенного в европейском регионе, по нашему мнению, наиболее вероятно воздействие глобальных погодно-климатических изменений.

Беларусь расположена в зоне умеренного климата с переходными чертами от приморского к континентальному с запада на восток, и от климата таежной зоны к лесостепному с севера на юг. Соответственно, с севера на юг возрастают средние температуры воздуха и продолжительность вегетационного периода, но уменьшается количество осадков. С запада на восток увеличиваются колебания температур, возрастает неравномерность выпадения осадков (Юркевич, Гельтман, 1965). Но значения климатических факторов не являются постоянными. Колебания их вокруг средних многолетних величин — так называемых «норм», могут достигать широких пределов. Эти кратко- и долгосрочные отклонения могут оказывать дестабилизирующее влияние на функционирование биогеоценозов.

Климатологические исследования белорусских ученых показали, что период с 1988 по 2005 год был самым теплым за все годы инструментальных наблюдений (более 120 лет). Среднегодовая температура в целом по республике превысила норму более чем на 1 °С. При этом положительная аномалия температур более значительна в зимние и первые весенние месяцы (Изменения..., 2003). Соответствующее увеличение периода вегетации привело к изменению границ агроклиматических областей Беларуси (Мельник, Комаровская, 2007).

Учитывая, что начало депрессии ясеневых насаждений республики приходится на 2003 год, нами была предпринята попытка вычленения климатического стресс-фактора. С этой целью были проанализированы метеоданные за последние 30 лет по 3 метеостанциям (МС), расположенным в различных лесорастительных подзонах Беларуси. МС Лепель находится в северной геоботанической подзоне, МС Столбцы — в центральной, и МС Василевичи — в южной. Сбор метеоданных был приурочен к районам расположения постоянных пробных площадей.

Анализировались такие показатели, как максимальная и минимальная температуры месяца, среднегодовая температура и ее отклонение от нормы, коэффициент водности за календарный и гидрологический годы, коэффициент водности за вегетационный период и некоторые теплые месяцы, гидротермический коэффициент Г. Т. Селянинова за различные периоды года. Всего проанализировано 14 показателей.

Анализ динамики среднегодовой температуры воздуха по выбранным метеостанциям выявил сходную тенденцию к потеплению во всех геоботанических подзонах. Высокий коэффициент схождения рядов среднегодовых температур ($C_x > 90 \%$) по трем МС говорит о синхронности климатических изменений на всей территории республики. Аномально теплыми, с превышением среднегодовой температуры примерно на 2°C , оказались 1989, 1990, 1999, 2000, 2002 годы на всех рассмотренных МС.

Ощутимые положительные отклонения средних месячных температур от нормы происходили, начиная с 1988 года. Увеличение средней температуры января за прошедшее время составило $2,9\text{--}3,3^\circ\text{C}$, февраля – $2,7\text{--}2,8^\circ\text{C}$, марта – $2,0\text{--}2,1^\circ\text{C}$, апреля – $1,5\text{--}1,7^\circ\text{C}$. Менее значительным оказалось повышение температуры летних месяцев: июля на $0,8\text{--}1,2^\circ\text{C}$, августа – $0,6\text{--}1,2^\circ\text{C}$. Средние температуры остальных месяцев за рассматриваемые периоды были близки к норме, либо незначительно отличались от нее в сторону увеличения.

Распределение осадков по территории Беларуси определяется рядом факторов, главные из которых: особенности циркуляции атмосферы, рельеф местности, характер подстилающей поверхности (Климат Беларуси, 1996). Центральная возвышенная часть республики, где проходит Белорусская гряда, получает большее количество осадков, чем южные и северные низменности. Больше осадков в пределах гряды выпадает в районах возвышенностей, особенно западных, лежащих на пути преобладающего переноса воздушных масс. Болота, леса, подпитывая кучевую облачность, способствуют выпадению дополнительных осадков. Среднегодовая норма количества осадков для различных районов республики колеблется от 600 до 700 мм, что считается достаточным для функционирования сложившихся экосистем. Однако в отдельные годы наблюдаются как засушливые явления, так и избыточное увлажнение, что связано с неравномерностью и временной изменчивостью выпадающих осадков.

Годовое распределение осадков по территории республики более специфично чем, к примеру, распределение среднегодовых температур. Ряды коэффициентов водности по трем метеостанциям имеют

невысокую синхронность, S_x не превышает 60 %. Несмотря на это, встречаются годы со сходными аномалиями по трем МС.

Повсеместно низким коэффициентом водности характеризовались 1976, 1992, и 2002 годы. Минимум годового количества осадков в эти годы составлял по Лепелю – 468 мм, по Столбцам – 423 мм, по Василевичам – 508 мм. Нередки годы со значительной вариацией этого показателя по выбранным точкам. Так, 1999 год был засушливым только по данным МС Лепель (542 мм/год; К. водности –17,2 %) и МС Столбцы (434 мм/год; К. водности –31,7 %), а в Василевичах наблюдалось количество осадков, значительно превышающее норму (765 мм/год; К. водности +20,6). Годы с избыточным увлажнением также могут оказаться стрессовыми для древесных растений, особенно на участках с ограниченным стоком грунтовых и поверхностных вод. Чрезмерно влажным был 1998 год, с отклонением от нормы до +40 %. Годовое количество осадков для МС Лепель составляло 910 мм, для МС Столбцы – 828 мм, для МС Василевичи – 750 мм.

Анализ увлажненности по месяцам выявил, что рекордно сухим за весь многолетний период наблюдений был октябрь 2000 и 2002 годов. По данным МС Столбцы, в октябре 2000 года выпало только 4,2 % осадков от нормы. В октябре 2002 года, по данным МС Лепель и Василевичи, количество осадков соответственно составило 1,6 и 6,1 % от нормы.

Таким образом, годы, предшествующие началу эпифитотии, отличались большим варьированием количества выпадающих осадков на фоне постепенного увеличения среднегодовых температур, в основном за счет зимних и весенних месяцев. В такой ситуации достаточно сложно с высокой достоверностью вычленить причинный фактор, без четкой датировки начала неблагоприятного воздействия. Поэтому мы обратились к дендрохронологическим методам, которые являются достаточно точным инструментом выявления зависимости состояния насаждений от внешних факторов (Битвинскас, 1974). Периоды с экстремальным для данной породы отклонением от нормы, к примеру, метеоусловий, отражаются не только в снижении радиального прироста (ширины годичного слоя), но и влияют на способность растений противостоять воздействию других повреждающих причин, преимущественно биотического характера. Длительное или повторное воздействие климатических стресс-факторов способно вывести лесную экосистему из состояния равновесия. Нами изучалось влияние ряда метеорологических факторов на радиальный прирост и структуру годичного слоя ясеня за последние 30 лет. Постоянные пробные площади размещены в Лепельском, Узденском и

Василевичском лесхозах. Изучение прироста производилось на кер-нах, взятых на высоте 1,3 м с деревьев всех категорий санитарного со-стояния. Отбиралось около 30 кернов с пробной площади. Ширина го-дичных слоев измерялась на компьютере с отсканированных изобра-жений кернов при помощи специального программного обеспечения с точностью до 0,1 мм.

Радиальный прирост на всех точках наблюдения имеет общие чер-ты. Высокий коэффициент сходства (C_x колеблется от 80 до 90 %) по-казывает одинаковую тенденцию прироста деревьев ясеня на объ-ектах, находящихся на значительном удалении (от 220 до 400 км). Особенно отчетливо согласуются периоды регрессии прироста. За интересный нас период, предшествующий началу массовых па-тологических явлений (до 2003 года), наиболее ощутимыми паде-ниями радиального прироста характеризуются 2000 и 2002 годы. По-сле 2002 года наступает депрессия прироста, выраженная в отсутствии отклика на изменение метеорологических факторов, и характеризую-щаяся более или менее резким падением ширины годового слоя. Де-прессия, очевидно, вызвана не только общим ослаблением деревьев, но и ощутимым вмешательством биотических факторов в виде по-вреждения корневых систем дереворазрушающими грибами, активи-зации стволовых вредителей.

2000 и 2002 годы характеризуются повышенными температурами, в среднем за год на 1,8–2,0 °С превышающими норму по всем мете-останциям. По увлажненности эти годы имеют большие различия. В 2000 году по МС Лепель коэффициенты водности за календарный и гидрологический годы были соответственно на 20 и 24 % выше нор-мы, а по другим МС эти показатели были близки к среднему много-летнему значению. 2002 год повсеместно отличался пониженными на 13–22 % коэффициентами водности за календарный и гидрологиче-ский годы. Увлажненность теплого периода года в 2000 году также не однородна по МС. Вегетационный период был чрезмерно влажным по данным МС Лепель (К. водности более +40 %), близким к норме – по МС Столбцы и аномально сухим – по МС Василевичи. 2002 год отли-чался засушливым вегетационным периодом по всем МС. Таким обра-зом, нами не установлено явно выраженных и поддающихся интерпре-тации связей между приростом и одним из метеорологических факто-ров, что объясняется многими причинами. Беларусь находится в центре ареала ясеня, и климатические условия республики довольно благопри-ятны для роста этой породы. Здесь редко бывают исключительно сухие

и влажные годы, способные существенно изменить ширину годичного слоя ясеня уже в текущем году. Ни один из погодных факторов не является резко доминирующим, все они воздействуют на состояние лесных биогеоценозов в комплексе. В этой связи многие исследователи для оценки напряженности климатических условий используют комплексный показатель степени увлажнения – гидротермический коэффициент Г. Т. Селянинова (ГТК). Он представляет отношение суммы осадков за определенный период к сумме температур за это же время, уменьшенной в 10 раз. В лесной зоне, к которой относится территория Беларуси, период считается засушливым при ГТК < 0,7 (Климат Беларуси, 1996). Рассчитанные ГТК имели исключительные аномалии за различные периоды сезона вегетации по всем МС, в годы предшествующие массовому усыханию ясеня (рис. 5).

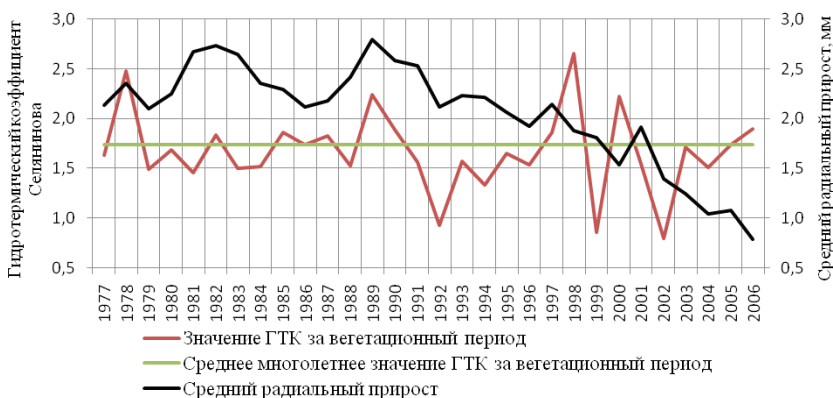


Рис. 5. Динамика гидротермического коэффициента Селянинова за вегетационный период и среднего радиального прироста ясеня по МС Лепель

Породы с поверхностной корневой системой, к которым в условиях Беларуси относятся ель европейская и ясень обыкновенный, первыми откликнулись на дисбаланс метеоусловий массовым ослаблением, включившим вторичные биотические факторы усыхания. Для ели, имеющей комплекс агрессивных видов стволовых вредителей, водный стресс привел к образованию очагов короеда типографа, что явилось причиной массового усыхания ельников на площади более 70 тыс. га в 2001–2004 годах (Сарнацкий, 2009). По причине невысокой агрессивности местных видов ксилофагов ясеня, усыхание этой породы пошло по иному сценарию и приняло хронический характер.

В насаждениях республики ясень, так же как и ель, по шкале отношения древесных пород к влажности почвы является гигромезофитом (Нестерович, Дерюгина, 1976), т. е. имеет достаточно высокую требовательность к условиям увлажнения почвы. Основная масса корней ясени (92 %) сосредоточена в верхнем 20-сантиметровом слое почвы (Эколого-физиологические основы..., 1976). Корневая система формируется из мощно развитых горизонтальных скелетных корней с частыми ответвлениями. На концах корней 2 и 3 порядка образуются крупные корневые мочки в виде густой сети мелких сосущих корней, располагающихся в горизонтальной плоскости под слоем лесной подстилки, и в верхних слоях гумусового горизонта. Небольшое количество слаборазвитых корней отходит от нижней части стебля и скелетных ветвей, выполняя якорную функцию и являясь поставщиками влаги из глубоких слоев почвы.

Известно, что при наступлении неблагоприятных почвенных условий может наблюдаться явление, получившее название «корнепад», что означает отмирание мелких поглощающих корней, корневых мочек и других корней, вплоть до 3 или даже 2 порядка (Калинин, 1989). Под воздействием стрессовых факторов отмирание частей корневой системы может носить массовый характер. Древесные породы приспособились переносить частичную потерю корней и регенерировать утраченные корни путем активации спящих корневых зачатков, или из тканей каллуса. Однако корнепад оставляет негативные последствия в виде перерасхода пластических веществ на восстановление погибшей части корневой системы; ослабления дерева в результате недополучения влаги и неорганических питательных веществ в следующем году, а также из-за перерасхода запасенных органических веществ и, наконец, отмершие корни являются воротами проникновения корневых патогенов в живые ткани растения.

Большое колебание гидротермического коэффициента в период, предшествующий массовому усыханию, приводило, к чередующимся резким изменениям почвенных условий. Иссущение верхних горизонтов почвы происходило на фоне резкого понижения уровня почвенно-грунтовых вод, что наблюдалось в 1999 и 2002 годах, а подтопление части ризосферы имело место в 1998 и 2000 годах. Таким образом, на протяжении 5 лет могло произойти 4 крупных корнепада, сопровождавшихся перенастройкой корневой системы и образованием большого количества питательного субстрата для корневых патогенов. Скелетные корни деревьев ясени всех категорий санитарного состояния оказались

опутанными плотной сетью ризоморф грибов рода *Armillaria* (рис. 6, 7) Инфекционные структуры этих патогенов ведут постоянный поиск так называемых точек слабости и осуществляют попытки внедрения в живые ткани корней дерева (рис. 8, 9). Только устойчивые деревья с хорошо работающей защитной реакцией способны противостоять инфицированию. Часто отмечалась передача инфекции через точки контактов либо срастания здоровых корней с загнившими (рис. 10).



Рис. 6. Ризоморфы вокруг корневых лап здорового ясеня



Рис. 7. Ризоморфы вокруг корня третьего порядка здорового ясеня



Рис. 8. Вздутия на корнях внешне здорового ясеня в местах, где выявлены попытки внедрения ризоморф



Рис. 9. Внедрение ризоморфы патогена в живые ткани через отмерший корень четвертого порядка



**Рис. 10. Передача инфекции через контакт
здорового корня с загнившим**

Рост мицелия болезнетворных грибов и вызванный этим патологический процесс может происходить даже при незначительных положительных температурах. Продолжавшаяся с 1988 до 2009 года серия «теплых» зим, характеризующихся частыми, продолжительными оттепелями и неглубоким промерзанием почвы, могла дать преимущество возбудителям корневых гнилей над растениями-хозяевами в виде возможности развиваться в зимний период. Гниль третьей стадии возникает уже спустя 1–2 года с момента успешного инфицирования корня грибами рода *Armillaria*. Образую подкоровые пленки мицелия, опята продвигаются вдоль зараженных корней со скоростью 1,5–2 м в год. На выворотнях четко видны попытки дерева компенсировать потерянные скелетные корни образованием большого количества якорных корней, идущих от нижней части ствола (рис. 11). Возраст таких корней 1–3 года, толщина 5–25 мм. Однако их удерживающая способность невысока, что и приводит деревья к ветровалу.

Летом 2010 года в усыхающих ясеневых насаждениях в центральных и южных регионах Беларуси были выявлены новые симптомы поражения в виде некротических пятен на тонких ветвях ослабленных деревьев. В чистую культуру на агаризованную питательную среду из пораженных участков ветвей выделялись три грибные колонии с различной морфологией. С целью идентификации видовой принадлежности грибов нами был проведен ПЦР-анализ с последующим секвенированием региона рДНК. В геномном банке NCBI изоляты были идентифицированы как *Chalara fraxinea*, *Neofabraea alba* and *Phaeoac-*

remonium mortoniae. Все три вида являются известными возбудителями некрозов ветвей ясеня, причем *Ch. fraxinea* выявлен на территории республики впервые.



Рис. 11. Корневая система выворотня (усыхающее дерево) с горизонтальными скелетными корнями, разрушенными армилляриозной гнилью и компенсаторными якорными корнями

Таким образом, сложившаяся в ясеневых насаждениях санитарная ситуация сходна в большинстве европейских стран. Массовое усыхание началось на северо-западе ареала ясеня, в Великобритании, и постепенно продвигалась на юго-восток, что, по-видимому, соответствует проявлению метеоклиматических аномалий, резко изменяющих почвенные условия. Общее ослабление деревьев стимулировало резкое повышение активности комплекса патогенов и вредителей, вызывающих дальнейшее ослабление и отмирание деревьев. Из-за невысокой агрессивности факультативных патогенов и ксилофагов ясеня в условиях Беларуси массовое усыхание этой древесной породы приняло хронический характер и продолжает развиваться.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов О. Ю., Пантелеев С. В., Ошако Т. Определение видового состава микромицетов с усыхающих ветвей ясеня // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. Вып. XVIII. 2010. С. 321–323.

Битвинская Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 172 с.

Василяускас А., Юодвалькис А., Трейгене А. Причины массового усыхания ясеня обыкновенного в лесах Литвы // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы V Междунар. конф. М.: Институт лесоведения РАН, 2002. С. 35–37.

Жигунов А. В., Семакова Т. А., Шабунин Д. А. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы: Материалы науч. конф., посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. С. 40–52.

Звягинцев В. Б. Распространение и вредоносность видов *Armillaria* в лесах Беларуси // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы V Междунар. конф. М.: Институт лесоведения РАН, 2002. С. 94–97.

Звягинцев В. Б., Сазонов А. А. Массовое усыхание ясеня обыкновенного в лесах Беларуси // Устойчивое развитие лесов и рациональное использование лесных ресурсов: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Минск: БГТУ, 2005. С. 225–227.

Изменения климата Беларуси и их последствия / В. Ф. Логинов [и др.]; под общ. ред. В. Ф. Логинова. Минск: ОДО «Тонпик», 2003. 330 с.

Калинин М. И. Корневедение. Киев, 1989. 196 с.

Климат Беларуси / Под общ. ред. В. Ф. Логинова. Минск: Институт геологических наук АН Беларуси, 1996. 233 с.

Лосицкий К. Б. Дубравы Белорусской ССР // Дубравы СССР. Т. VI. М., 1952. 347 с.

Мельник В. И., Комаровская Е. В. Влияние изменения климата на агроклиматические ресурсы полей // Европейское Полесье – хозяйственная значимость и экологические риски: Материалы Междунар. семинара. Минск: Минсктиппроект, 2007. С. 221–225.

Мозолева Е. И., Исмаилов А. И., Алексеев Н. А. Очаги нового опасного вредителя ясеня – изумрудной узкотелой златки в Москве и Подмоскovie // Лесной вестник. 2008. № 1 (58). М.: МГУЛ, 2008. С. 53–61.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф. Древесные растения и влажность почвы. Минск: Наука и техника, 1976. 152 с.

Обзор распространения вредителей и болезней в лесах Республики Беларусь в 2010 году и прогноз их развития на 2011 год. Минск: ГУ «Беллесозащита», 2011. 122 с.

Сарнацкий В. В. Ельники: формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси. Минск: Тэхналогія, 2009. 334 с.

Чумакова А. В., Васильев Н. Г. Ясень. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 101 с.

Эколого-физиологические основы взаимодействия растений в фитоценозах / Под ред. акад. Н. Д. Нестеровича. Минск: Наука и техника, 1976. 216 с.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. 288 с.

Ash Dieback in Denmark. Страница доступа: <http://en.sl.life.ku.dk/forskning/fagdatacenterskov/skovsundhed/skader/asketoptoerre.aspx?>; время доступа: 13.10.08.

Cech T. L. Eschenschäden in Österreich // *Forstschutz Aktuell*. 2006. N 37. S. 18–20.

Fox R. *Armillaria* root rot: Biology and control of honey fungus. Andover: Intercept, 2000. 219 p.

Kirisits T., Matlakova M., Mottinger-Kroupa S. Involvement of *Chalara fraxinea* in ash dieback in Austria // *Forstschutz Aktuell*. 2008. N 44. P. 16–18.

Korhonen K., Hintikka V. Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillariella mellea* // *Archives of Microbiology*. 1974. Vol. 95. P. 187–192.

Kowalski T. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland // *Forest Pathology*. 2006. Vol. 36. P. 264.

Lygis V. et al. Fungal infections to stems of *Fraxinus excelsior* in declining stands of northern Lithuania, with particular reference to *Armillaria cepistipes* // *European Journal of Forest Pathology*. 2004. N 32. P. 137–159.

Miller H. J., Hiemstra J. A. The ash wilt disease: a preliminary investigation of wood anatomy // *J. Pl. Path.* 1987. N 93. P. 253–260.

Schumacher J., Wulf A., Leonhard S. Erster Nachweis von *Chalara fraxinea* T. Kowalski sp. nov. in Deutschland // *Verursacher neuartiger Schäden an Eschen*. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 2007. N 59. P. 121–123.

Shaw C. G., Kile G. A. *Armillaria* root disease. Washington: Agriculture Handbook, USDA Forest Servis, 1991. 233 p.

Научные исследования в Теллермановском лесничестве

В. В. Чеботарёва, П. А. Чеботарёв

Хищническое использование хозяйственно важных пород в лесодифицитных районах лесостепи с целью получения в первую очередь ценной древесины для различных промышленных и строительных нужд, освобождения плодородных земель под выращивание сельскохозяйственных культур определило развитие научных исследований по изучению их биологии и способов лесовосстановления. С развитием промышленных производств, работающих на сжигании древесного топлива, возникала актуальная необходимость в воспроизводстве леса на вырубленных площадях. В петровские и более поздние времена строительство российского флота также потребовало вырубки большого количества ценной древесины, и, в первую очередь, под топор попали высококачественные хвойные (в основном сосновые) и твердолиственные (в основном дубовые) насаждения. Хвойные насаждения в результате постепенной смены пород, как правило, восстанавливали свое право занимать место первой лесообразующей породы. Основанием этому послужила высокая адаптационная способность к резко изменяющимся условиям жизни за счет ежегодного плодоношения и огромного количества семян-крылаток, разлетающихся по снежному насту на значительные расстояния и образующих естественное возобновление на срубленных площадях под пологом поднявшейся на вырубках поросли мягколиственных пород. Дуб черешчатый наименее адаптирован к резким изменениям условий внешней среды, а тем более к жесткой антропогенной нагрузке последних десятилетий. Было замечено, что дуб практически не восстанавливается за счет естественного возобновления в нагорной дубраве на богатых почвах. Причин этому несколько: большие временные промежутки циклично повторяющихся 1 раз в 7–8 лет плодоношений; определенные трудности в семенном распространении дуба желудями на большие расстояния, как с помощью ветра, так и по насту; в первые годы жизни дуб более интенсивно растет в корень, а надземная часть развивается очень медленно, в результате чего дуб практически не

переносит затенения и в связи с этим не выдерживает конкуренции с быстрорастущими породами как твердолиственными (ясень, клен), так и мягколиственными (осина, липа), кустарниками (орешник), что приводит к образованию «торчков» и быстрой гибели возобновления; желудь – лакомство многих животных, начиная с беспозвоночных и кончая кабаном.

Более трехсот лет потребовалось русским ученым-натуралистам и впоследствии лесоведам, чтобы подойти к решению проблемы лесовосстановления дубрав в лесостепной зоне России. Огромный вклад внесли в науку о лесе ученые-лесоводы, исследовавшие насаждения Теллермановского лесного массива. Высокая научная значимость массива позволила организовать В. Н. Сукачеву в центре Теллермановской дубравы в 1945 году Опытное лесничество Института леса АН СССР на площади 2000 га. Лесостепные широколиственные леса привлекли особое внимание Владимира Николаевича как биогеоценозы, автохтонно развивающиеся после Днепровского оледенения. Выбор Теллермановского лесного массива в качестве опорного пункта биогеоэкологических исследований во многом обусловлен хорошей освещенностью его новейшей «послепетровской» историей. Еще до революции «казенные леса» массива стали опытным лесничеством Лесного департамента Министерства имуществ. Во второй половине XIX века в Теллермановском лесном массиве закладывается сеть постоянных пробных площадей, возрастные и экологические ряды которых охватили практически все разнообразие условий роста дубрав.

Научные изыскания по изучению Теллермановской дубравы начались при Г. А. Корнаковском. Его наблюдения за развитием самосева дуба, естественно возникающего под пологом леса, в совокупности с периодичностью в семь лет обильного плодоношения в дубраве, дали возможность обосновать систему узколесосечных чересполосных рубок, обеспечивающих возобновление дуба и получивших название «рубки Корнаковского» (Корнаковский, 1904а, б). Позднее, в 30-х годах XX века, узколесосечные чересполосные рубки «по Корнаковскому» применил лесничий Ю. Г. Юнаш в другой знаменитой дубраве – Шиповом лесу, и они дали отличный результат.

А. А. Молчанов стал успешным продолжателем идей Корнаковского. В результате долговременных исследований он пришел к неоспоримому и очевидному заключению, что «важнейшими факторами роста и развития организмов являются свет и тепло, а также вода и пища», и что «необходимо воздействовать на эти факторы, чтобы влиять и на развитие

растений» (Молчанов, 1964). Изучая закономерности функционирования различных консортов биогеоценоза, обуславливающих определенные изменения в развитии отдельных компонентов и биогеоценоза в целом, А. А. Молчанов опытным путем выяснил, что на вырубках разной ширины вследствие разных изменений теплового режима естественное и искусственное возобновление происходит по-разному. На широких 200-метровых рубках естественного возобновления в 1,5 раза меньше, чем на 50-метровых. В то же время относительное участие дуба на широких рубках больше, чем на узких потому, что дуб отличается большей устойчивостью к заморозкам, чем его спутники. Наряду с этим, высота дуба на широких рубках в 2–3 раза меньше, чем на узких. И все же, комплексные исследования показали, что лучшими лесосеками для естественного возобновления дуба в экологическом и лесоводственном отношении в дубравах лесостепи являются 50-метровые (Молчанов, 1964). Учитывая трудности искусственного возобновления дуба на рубках, следует особое внимание обратить на этот вид рубок, при желании получить хорошее естественное возобновление ценной породы.

Кроме того, А. А. Молчанов разработал рекомендации по интенсивности и периодичности агроуходов и рубок ухода за молодняками. Так, он предлагал при осветлениях рубить почти всю поросль второстепенных и подлесочных пород, избегая сильной рубки в жаркую, солнечную погоду, а в прочистках рубить их, не считаясь с температурой воздуха (Молчанов, Губарева, 1965).

Занимаясь вопросами смены пород, А. А. Молчанов предлагал заменять молодые осинового древостой дубовыми путем посева желудей под пологом окольцованного спелого древостоя осины с рекомендациями по времени рубки осинника и уходам за посевами дуба. Преследуя эти же цели, он высказал аргументированное предположение о возможности введения хвойных пород (сосны, лиственницы) в культуры дуба с целью подавления роста его конкурентов (например, ясеня) и, как следствие, исключение вероятности смены пород. Успешное экспериментальное подтверждение этим теоретическим выводам можно наблюдать в Савальском лесничестве Воронежской области, где можно видеть смешанное насаждение из дуба черешчатого и сосны обыкновенной в возрасте 80–100 лет.

В коллективной монографии «Дубравы лесостепи в биогеоценозическом освещении» (Молчанов и др., 1975) были обобщены всесторонние комплексные исследования в дубравах лесостепной зоны на базе

Теллермановского опытного лесничества. Одновременно А. А. Молчанов занимался вопросами дендрохронологии и развивал учение академика В. Н. Сукачева о лесных биогеоценозах, рассматривая их как существенную часть биосферы (Молчанов, 1968, 1973).

О. С. Ватковский (1973), проводя исследования в солонцовых дубравах, выяснил, что развитие солонцовых дубрав характеризуется цикличностью образования порослевых ярусов. Если рост и развитие отдельных деревьев в этих условиях идет в несколько циклов обновления крон и растянут на столетия, естественный процесс развития солонцовых дубрав включает последовательное обновление насаждения вегетативными поколениями и длится весьма долго. В то же время он замечает, что на протяжении многих столетий существования солонцовых дубрав в их естественном развитии вполне реальна возможность постепенного семенного возобновления. Но на богатых и достаточно увлажненных темно-серых лесных суглинках, как утверждают В. В. Смирнов и В. Г. Семенова (1973), на юге лесостепи осина сменяет дуб, в основном в типах леса снытьевых и снытьево-осоковых, а также на богатых почвах пойм. В. И. Стукалова (1973), исследуя возрастные ряды ясенников различного возраста одного естественного ряда развития, сформировавшихся на вырубках разных лет, в производном типе леса — дубово-ясеннико-снытьево-волосистоосоковом, возникшем после сплошной рубки перестойного древостоя ясеневодубняка снытьево-волосистоосокового на темно-серой лесной почве, за счет предварительного возобновления, составила таблицу изменения участия дуба в составе ясеневого древостоя. Из материалов таблицы видно, что в насаждении изначально с преобладанием ясеня до 66 % и участием других лесообразующих пород менее 10 % с возрастом в результате естественного отпада формируется разноярусное насаждение с преобладанием дуба в первом ярусе.

Разработка теоретических основ ведения лесного хозяйства в водохранимых дубовых лесах потребовала комплексного изучения почвенных, климатических и гидрологических условий, растительного, животного мира и микроорганизмов. Наряду с лесоводами на пробных площадях Теллермановского опытного лесничества работают лесопатологи, микологи, почвоведы, гидрологи. Для проведения исследований в систему объектов, обслуживающих активные эксперименты и наблюдения, вошли водосливы по тальвегу балки, градиентные вышки, установки для регистрации количества осадков, поступающих в лес и перераспределяемых лесным пологом и стволами, скважины для определения уровня грунтовых вод, лизиметры и т. д.

М. Г. Романовский и В. В. Мамаев (2002), исследуя водный режим дубрав Теллермана, сделали вывод, что грунтовые воды играют важную роль в водообеспечении нагорных дубрав, служат резервом, стабилизирующим водное питание поздней формы дуба черешчатого в условиях южной лесостепи. Дубравы с господством ранней формы дуба располагаются в тех экотопах, где грунтовые воды недоступны (солонцовые дубравы) или же для потребления грунтовых вод не требуется проникновения корневых систем глубже 3–4 м (пойменные дубравы).

Влияние метеоусловий на величину прироста стволовой древесины в лесостепных дубравах проанализировано В. В. Рубцовым и И. А. Уткиной (1995). Исследована многолетняя динамика прироста и его изменчивость для различных фенологических форм дуба, деревьев разного класса роста и развития, произрастающих в 4 типах леса. Проанализирована динамика радиального прироста древесины в лесостепных дубравах за 30-летний период. Авторы пришли к выводу, что прирост дуба ранней формы наиболее стабилен в бересклетовых дубравах, а менее всего — в пойменных и снытьево-осоковых. В снытьево-осоковой дубраве наиболее стабилен прирост поздней и промежуточной форм, имеющий одновременно и более высокие значения, чем у ранней формы дуба.

В. В. Мамаев и др. (2010), исследуя приспевающие насаждения в снытьево-осоковых и солонцовых нагорных дубравах, пойменных ландышево-ежевичных дубравах Теллермановского лесничества, пришли к выводу, что поглощающие корни дуба довольно равномерно распределяются по площади в верхних слоях гумуса и могут простираться до 15 м. Микориза дуба благодаря своим небольшим размерам легко проникает в мелкие поры почвы, однако, взятие почвенных проб вблизи ясеня, на расстоянии около 2 м от дуба, показало, что количество несущих тонких корней дуба в 5 раз меньше, чем корней других сопутствующих пород. Хотя в типичных условиях (в отсутствии ясеня) масса корней других видов, включая корни травянистых растений, редко превышает 20 %.

В настоящее время исследование прироста корневых систем древесных растений, начатые в первые годы образования стационара И. Н. Елагиным и В. Н. Миной, продолжает В. В. Мамаев. Наблюдая за новообразованием тонких поглощающих микоризных корней дуба, В. В. Мамаев выявил, что глубина проникновения в суглинки корней дуба поздней формы достигает 13 м, вплоть до уровня залегания грунтовых вод. Именно этим фактом объясняется большая устойчивость к

атмосферной засухе дуба поздней формы, в то же время падение уровня грунтовых вод неизбежно влечет за собой массовое его усыхание (Мамаев, 2000; Романовский и др., 2008).

Исследуя сосудистые болезни дуба, Н. Н. Селочник пришла к выводу, что сосудистый микоз дуба отмечается на всех этапах жизни дерева от желудей до перестойного возраста. Процент инфицирования деревьев увеличивается с повышением возраста и в условиях дефицита влаги (Селочник, 2000).

Биологические особенности, распространение и хозяйственное значение дереворазрушающих грибов в дубравах Теллермановского леса изучены проф. С. И. Ваниным, являющимся главой отечественной научной школы лесных фитопатологов. В своих исследованиях он разделил все меры борьбы с грибными вредителями на две группы: лечебные и предупредительные (которые в свою очередь подразделяются на: меры, предупреждающие распространение заражения; механические меры; понижение оборота рубки насаждений), и указал на целесообразность предупредительных мер как более экономически выгодных.

Среди мер, **предупреждающих распространение заражения**, он предлагает формирование смешанных насаждений, так как подземное и надземное распространение заражения затрудняется благодаря тому, что каждое отдельное дерево изолируется соседними деревьями другого вида, и указал на принятие во внимание биологии вредителя, с которым ведется борьба. К **механическим мерам борьбы** он отнес удаление из леса зараженных деревьев, валежника и плодовых тел грибов, растущих на пнях; окапывание зараженных участков с тщательной отметкой границ этих участков и глубины распространения корней. В случае слабого распространения вредителей С. И. Ванин считает целесообразным вырубку единичных деревьев путем проведения выборочной рубки, при сильной зараженности участка предлагает проводить лесопатологическое обследование, в зависимости от которого устанавливается очередность рубок. **Понижение возраста рубки** должно применяться с большой осторожностью, причем, необходимо делать полную денежную оценку, подтверждающую выгодность этого мероприятия (Ванин, 1948).

Особое внимание С. И. Ванин уделил переработке поврежденной древесины вплоть до ее брикетирования. Также им были созданы таблицы для определения главнейших грибных гнилей растущих деревьев и выполнены исследования по биологии и физиологии дерево-

разрушающих грибов, их взаимодействие с основными лесообразующими породами (Ванин, 1931).

При анализе экспериментальных данных функционирования, распространения и состава грибов биотрофного комплекса в лесах различного формационного состава, зон растительности и типологических разностей, в том числе и в дубравах лесостепи, В. Г. Стороженко (2000) приходит к заключению, что дереворазрушающие грибы, обладающие факультативными свойствами, наряду с процессами конкурентного отбора, эволюционно предназначены природой для выполнения функций структурной перестройки древостоев фитоценозов на пути к их оптимальному строению. Он же излагает закономерности функционирования незатронутых антропогенной деятельностью девственных сообществ как эталонов эволюционно развивающихся устойчивых сообществ, находящихся на разных этапах сукцессионного развития; вырабатывает концептуальные положения теории устойчивости лесных сообществ и определяет их параметры (Стороженко, 2007).

М. Г. Романовский (1998), обобщая исследования, проводимые на базе Теллермановского стационара, приходит к выводу, что первопричина массового усыхания дубрав, как пойменных, так и нагорных, кроется в периодических аномалиях климата и в антропогенных воздействиях, в том числе в ведении хозяйства на выращивание чистых дубрав. Чистые дубравы старше 40 лет испытывают угнетение, так как резко возрастает прирост листовой массы кроны, усиливается нагрузка на грунтовые воды, в результате чего на фоне засухи происходит закисление грунтовых вод, и их высокая кислотность исключает потребление воды корневой системой деревьев в тот период, когда она особенно необходима. Поздний дуб в древостоях — единственный потребитель грунтовых вод с глубины 7–10 м, и если забор грунтовых вод, пропорциональный числу деревьев позднего дуба старше 40 лет, превышает скорость восстановления их запасов, — дубравы обречены на усыхание и изреживание. Высокая плотность популяции дуба обеспечивает максимальный успех расселения его многочисленных вредителей и болезней. Смена семенных пойменных дубрав порослевыми, обладающими пониженной устойчивостью, — результат системы сплошных рубок и создания чистых площадных культур. Возобновление дубрав подавляется высокой численностью мышевидных грызунов и копытных, поедающих зрелые желуди наиболее эффективно в искусственных посевах.

По результатам этой работы им предложены конкретные рекомендации по проведению рубок ухода за дубовыми насаждениями для их естественного восстановления после периодов массового усыхания.

ИЛАН РАН уже более 65 лет непрерывно ведет в Теллермановском опытном лесничестве фундаментальные биогеоценологические исследования. Первые 35 лет существования Опытного лесничества Институт накапливал количественную информацию обо всех компонентах биогеоценоза Теллермановского леса. Последующие 30 лет связаны с обобщением, дополнением и теоретическим освоением этих богатейших материалов. Современные исследования ведутся с целью систематизации информации первого периода исследований с попыткой построить целостную и современную картину жизни лесного биогеоценоза.

Изучение леса в тесной связи и взаимообусловленности почвенных, климатических и гидрологических условий, растительного, животного мира и микроорганизмов позволяет детальнее и глубже понять его жизнь и на основе этого изучения наметить пути увеличения его продуктивности с обеспечением наилучших водоохраных свойств древостоев. Комплексное изучение природы леса в большинстве случаев требует длительных стационарных наблюдений и специально поставленных опытов в различных типах леса и на сплошных вырубках. В конечном счете, комплексное изучение должно раскрыть закономерности обмена веществ и энергии в биогеоценозах и между ними, и окружающими условиями.

Для решения поставленной задачи проводятся исследования почвы и протекающих в ней процессов, выявляется гидрологическая роль древостоев различных типов леса и возрастов, а также древостоев, пройденных рубками промежуточного пользования. В процессе исследований выясняются: взаимодействие между лесной растительностью, почвой, микроклиматом, в том числе и светом, фауной беспозвоночных, позвоночных и микроорганизмами; взаимодействие древостоя и его возобновления с подлеском и травяным покровом; экологические и физиологические свойства древесных пород, особенно их водный режим, фотосинтез, биологические основы плодоношения дуба и его спутников в связи с лесорастительными условиями и хозяйственным воздействием человека на лес. В результате разрабатываются мероприятия по повышению продуктивности древостоев, водоохранной роли лесов, их возобновлению, по обеспечению надлежащего состава, роста и устойчивости молодняков на вырубках, в приспевающих дре-

востоях после рубок ухода и в спелых древостоях после санитарных и выборочных рубок.

В связи с огромными накопленными теоретическими разработками появилась необходимость внедрения полученных результатов в лесохозяйственное производство с целью создания устойчивых лесных сообществ в зависимости от конкретных биотических и абиотических факторов среды.

Исходя из всего сказанного, наиболее актуальны исследования, целью которых является изучение процессов формационной трансформации коренных лесных биогеоценозов лесостепи. Задачами этих исследований должны стать определение современного состояния коренных биогеоценозов, динамика деградации дуба в составе древостоев и возможные причины этой деградации, прогнозирование смены породного состава и описание структуры устойчивых лесов зоны лесостепи. Полученные результаты дадут возможность корректировки уже применяющихся или приведут к созданию новых методов выращивания смешанных насаждений с участием дуба в условиях лесостепи, определяют необходимое и возможное вмешательство человека в лесовосстановительный процесс.

ЛИТЕРАТУРА

Ванин С. И. Гниль дерева, ее причины и меры борьбы. М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931. 160 с.

Ванин С. И. Лесная фитопатология. М.; Л.: Государственное лесотехническое издательство, 1948. 354 с.

Ватковский О. С. Биологическая продуктивность солонцовых дубрав Теллермановского лесничества // Продуктивность органической массы лесов в разных природных зонах. М.: Наука, 1973. С. 28–54.

Корнаковский Г. А. План хозяйства и общее описание Теллермановской рощи. СПб., 1904а. 63 с.

Корнаковский Г. А. О возобновлении дубовых насаждений в Теллермановской роще. СПб.: Лесопромышленный вестник, 1904б. № 43, 44, 46. С. 649–707.

Мамаев В. В. Сезонные изменения биомассы молодых поглощающих корней дуба в южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 4. С. 44–50.

Мамаев В. В., Рубцов В. В., Уткина И. А. Опыт изучения корневых систем деревьев в Теллермановском лесном массиве // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях. Воронеж: ВГПУ, 2010. С. 63–66.

Молчанов А. А. Влияние леса на окружающую среду. М.: Наука, 1973. 359 с.

Молчанов А. А. Лес и окружающая среда. М.: Наука, 1968. 247 с.

Молчанов А. А. Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах лесостепи. М.: Наука, 1964. 255 с.

Молчанов А. А., Губарева В. А. Формирование и рост дуба на вырубках в лесостепи. М.: Наука, 1965. 256 с.

Молчанов А. А. и др. Дубравы лесостепи в биогеоэкологическом освещении. М.: Наука, 1975. 374 с.

Романовский М. Г. Состояние и факторы устойчивости нагорных и пойменных дубрав в лесостепи // Дуб – порода третьего тысячелетия: Сб. науч. трудов НАН Беларуси. Гомель, 1998. Вып. 48. С. 320–327.

Романовский М. Г., Мамаев В. В. Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение. 2002. № 5. С. 6–11.

Романовский М. Г., Мамаев В. В., Сушков С. И. Динамика уровня грунтовых вод в Теллермановской дубраве // Лесоведение. 2008. № 6. С. 53–58.

Рубцов В. В., Уткина И. А. Влияние метеофакторов на прирост древесины // Лесоведение. 1995. № 1. С. 24–34.

Селочник Н. Н. Трахеомикоз в дубовых лесах Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 207–223.

Смирнов В. В., Семенова В. Г. Продуктивность надземных частей 28-летнего древостоя осины в подзоне южной лесостепи // Продуктивность органической массы лесов в разных природных зонах. М.: Наука, 1973. С. 71–80.

Стороженко В. Г. Структура грибных дереворазрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 224–251.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Тула: Гриф и К, 2007. 190 с.

Стукалова В. И. Продуктивность надземной части ясенников снытиево-осоковых в нагорных дубравах южной лесостепи // Продуктивность органической массы лесов в разных природных зонах. М.: Наука, 1973. С. 55–69.

Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. В. В. Осипова. М.: Наука, 2004. 340 с.

Заключение

Заинтересованный читатель, просмотрев содержание данной книги, может выразить некоторое недоумение относительно ее заявленной монографичности. Тем не менее, нам представляется это определение вполне уместным, так как все материалы, в нее включенные, посвящены одному объекту исследований, отличающемуся только различным географическим расположением – лесному сообществу и его грибной компоненте. Напротив, составители монографии надеются на определенный интерес к ее содержанию, в котором отражены различные аспекты научных интересов специалистов микологов, фитопатологов, ксилобиологов, лесоводов, биогеоценологов. Разнообразие тематических направлений в пределах одной общей парадигмы – структурного содержания грибной биоты лесов – объединяют отдельные работы в цельный массив новых знаний, которые, мы надеемся, будут интересны коллегам.

Издание выходит с периодичностью проведения Международных конференций «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». Организаторы конференций являются составителями и редакторами этой монографии, авторы которой определяются по специальным заказам и в порядке индивидуальных предложений.

Составители монографии выражают искреннюю благодарность авторам представленных материалов и приглашают к сотрудничеству тех ученых, в том числе и молодых специалистов, кто имеет багаж интересных идей и результатов исследований.

В. И. Крутов, В. Г. Стороженко

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	
<i>В. Г. Стороженко.</i> Дереворазрушающие грибы в формировании баланса накапливаемой и разлагаемой биомассы в лесных биогеоценозах.....	7
<i>В. Г. Стороженко, Е. В. Шорохова.</i> Биогеоценотические и ксилолитические параметры устойчивых таежных ельников.....	22
<i>В. А. Мухин, Д. К. Диярова.</i> Сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов	41
<i>С. П. Арефьев.</i> Оценка видового разнообразия и численности дереворазрушающих грибов по параметрам древостоя	49
II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	
<i>Б. П. Чураков.</i> Состояние и биологическая продуктивность осиновых древостоев в связи с поражением их сердцевинной гнилью.....	67
<i>И. Н. Павлов.</i> Роль корневых патогенов в усыхании хвойных лесов юга Сибири	85
<i>Л. Г. Переведенцева.</i> Агарикоидные базидиомицеты Пермского края	96
<i>В. И. Крутов, А. В. Руоколайнен, В. М. Коткова, Л. Г. Исаева, Ю. Р. Химич.</i> Афиллофоровые грибы ООПТ Российской части Зеленого пояса Фенноскандии.....	117
<i>О. О. Предтеченская.</i> Агарикоидные макромицеты Зеленого пояса Фенноскандии	147
<i>В. Б. Звягинцев, А. А. Сазонов.</i> Массовое усыхание ясеня обыкновенного в Беларуси	159
<i>В. В. Чеботарёва, П. А. Чеботарёв.</i> Научные исследования в Теллермановском лесничестве	179
Заключение	189

TABLE OF CONTENTS

Foreword	5
I. THEORETICAL STUDIES	
<i>V. G. Storozhenko</i> . Contribution of wood-attacking fungi to the balance of aggrading and decaying biomass in forest coenoses.....	7
<i>V. G. Storozhenko, E. V. Shorokhova</i> . Biogeocoenosis and xylolytic parameters of steady-state boreal spruce forests.....	22
<i>V. A. Mukhin, D. K. Diyarova</i> . Seasonal patterns in the conversion activity of polypores.....	41
<i>S. P. Aref'ev</i> . Assessment of the species diversity and abundance of wood decay fungi based on tree stand parameters.....	49
II. EXPERIMENTAL STUDIES	
<i>B. P. Churakov</i> . Condition and biological productivity of aspen stands as related to heart rot infections.....	67
<i>I. N. Pavlov</i> . Role of root pathogens in die-back of coniferous forests in southern Siberia.....	85
<i>L. G. Perevedentseva</i> . Agaricoid basidiomycetes of the Perm Region.....	96
<i>V. I. Krutov, A. V. Ruokolainen, V. M. Kotkova, L. G. Isaeva, Yu. R. Khimich</i> . Aphylophoroid fungi in PAs in the Russian part of the Fennoscandian Green Belt.....	117
<i>O. O. Predtechenskaya</i> . Agaricoid macrofungi of the Fennoscandian Green Belt.....	147
<i>V. B. Zvyagintsev, A. A. Sazonov</i> . Mass die-back of European ash in Byelorussia.....	159
<i>V. V. Chebotaryova, P. A. Chebotaryov</i> . Scientific research in Tellermanovskoye forest district.....	179
Conclusions	189

Научное издание

**ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

*Печатается по решению
Ученых советов Института лесоведения РАН
и Института леса Карельского научного центра РАН*

Фото на обложке:
Мицена кровяноножковая
(*Mycena halmatorus* (Pers.) P. Kumm) –
О. О. Предтеченская
Редактор *М. А. Радостина*
Оригинал-макет *М. И. Федорова*

Подписано в печать 25.09.2012 г. Формат 60x84¹/₁₆. Гарнитура «NewtonCTT».
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 10,89. Усл. печ. л. 11,16.
Тираж 200 экз. Изд. № 313. Заказ № 72

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50