

СООБЩЕСТВА БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В БИОГЕННОМ КСИЛОЛИЗЕ ВАЛЕЖА ЛИСТВЕННИЦЫ В УСЛОВИЯХ НП «ВОДЛОЗЕРСКИЙ» (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

А. В. Руоколайнен¹, Е. В. Шорохова^{1,2}, Е. А. Капица^{2,1}, В. М. Коткова³, И. В. Ромашкин¹

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», anpauo@krc.karelia.ru;

² Государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова;

³ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Лиственница (*Larix* spp.) – одна из распространенных пород хвойных деревьев, относящихся к семейству *Pinacea*. На Северо-Западе России произрастает лиственница архангельская (*Larix archangelica* С. Lawson), которая рассматривается многими авторами в составе лиственницы сибирской (*L. sibirica* Ledeb.), в качестве подвида (*L. sibirica* subsp. *archangelica* (С. Lawson) Tzvelev) или даже синонима (Дылис, 1961; Abaimov, 1988). В настоящее время видовой статус таксона подтвержден популяционно-генетическими и молекулярными исследованиями (Орлова, 2011).

В Республике Карелия лиственница архангельская естественно произрастает преимущественно в Пудожском районе в Национальном парке «Водлозерский» вдоль северо-восточного побережья оз. Водлозеро. Чистых насаждений на территории НП лиственница не образует, а встречается в составе сосняков и ельников черничных. Общая площадь распространения лиственницы на территории НП «Водлозерский» составляет 3952 га, в том числе с долевым участием лиственницы в размере 10 % по запасу – 1610 га, 20 % – 116 га. Ее возраст в основном варьирует от 160 до 250 лет. Подрост лиственницы в насаждениях отсутствует (Ананьев, Раевский, 2010; Кищенко, 2015). Лиственница архангельская (syn. Лиственница Сукачева) занесена в Красную книгу Республики Карелия (2007).

Одним из важных компонентов, участвующих в процессах биологического разложения древесины в лесных экосистемах, являются деструктурирующие грибы. Сведения о видовом составе деструктурирующих базидиальных грибов, развивающихся на валеже лиственницы в Республике Карелия, до последнего времени были очень фрагментарными (Крутов и др., 2014; Руоколайнен, Коткова, 2018). Более детально они исследовались на территории соседнего региона – Архангельской области, где выявлено 125

видов грибов, ассоциированных с древесиной лиственницы (Ежов, 2015). Однако сообщества грибов, участвующих в биогенном ксилолизе лиственницы, и их динамика ранее не изучались.

Среди деструктурирующих макромицетов выделяются трофические группы – патогены, факультативные патогены и сапротрофы. Патогены и факультативные сапротрофы начинают свое развитие на живых деревьях и отмирают вскоре после гибели дерева, вызывая стволые и корневые гнили. Большая часть видов афиллофоровых грибов относятся к сапротрофам, которые развиваются на валежных стволах различной степени разложения (Стороженко, 2011). Факультативные патогены развиваются в основном как сапротрофы, но могут поселяться и на ослабленных живых деревьях. Некоторыми исследователями было показано, что структура и функция грибного сообщества зависят от так называемого «эффекта приоритета», когда виды-первопоселенцы определяют появление последующих видов грибов и структуру всего сообщества (Fukami et al., 2010; Ottosson et al., 2014). Таким образом, состав грибов, развивающихся на валежных стволах, которые начали разрушаться еще при жизни дерева, может отличаться от того, который сформировался после отмирания дерева.

Цель нашего исследования заключалась в анализе видового состава сообществ базидиальных грибов, развивающихся на валежных стволах лиственницы по трофическому статусу видов в зависимости от срока давности отмирания дерева и размера (диаметра) валежных стволов.

Материалы и методы

Исследование проводили в НП «Водлозерском» (62,413515°–62,416265° с.ш., 37,093483°–37,105613° в.д.) в подзоне средней тайги близ

р. Сухая Водла в ельнике черничном с участием лиственницы (18 % по запасу). На данной территории среднегодовая температура составляет +1,7 °С, температура января –12,4 °С, температура июля +16,3 °С, а среднегодовое количество осадков – 600–650 мм (Назарова, 2006). Почвы на участке выборки дерново-подзолистые и подзолистые, супесчаные и суглинистые, в некоторых местах глеевые на моренных отвалах.

Для выявления видового состава сообществ базидиальных дереворазрушающих грибов было отобрано 38 валежных стволов *Larix archangelica*. Для каждого ствола регистрировался вид отпада дерева (ветровал или бурелом), давность отпада (т. е. время, прошедшее после отмирания дерева), которую определяли дендрохронологическими методами по изменению радиального прироста или механическим повреждением камбиального слоя соседних деревьев (Dynesius, Jonsson, 1991), диаметр на расстоянии 1,3 м от комля. Визуально оценивали объем и тип гнили, класс разложения валежа (по: Шорохова, Шорохов, 1999), процент покрытия ствола корой. На основании знаний о биологии видов грибов, типах вызываемой ими сердцевинной гнили и наличии плодовых тел патогенных грибов разлагающиеся валежные стволы были отнесены к одному из двух типов ксилолиза – биотрофному или сапротрофному. Стволы, разлагаемые патогенами, факультативными патогенами и факультативными сапротрофами, относили к биотрофному типу ксилолиза, остальные стволы – к сапротрофному.

Учет и сбор образцов дереворазрушающих базидиальных грибов (*Basidiomycetes*) проведен 1–5 июля 2016 г. и 8–9 сентября 2017 г. на отобранных валежных стволах лиственницы. Идентификация материала выполнена в лабораторных условиях с использованием микроскопов ЛОМО Микмед–6, стандартных реактивов и современных определителей (Bernicchia, 2005; Bernicchia, Gorjón, 2010). Собранные образцы хранятся в гербариях Института леса КарНЦ РАН (PTZ) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Данные о присутствии видов грибов на стволах были проанализированы с использованием ординационного метода многомерного шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS) (Oksanen et al., 2013). Все анализы были выполнены в программном пакете R (R CoreTeam, 2015). Единично встреченные виды не учитывались. В качестве показателей различия рассчитывались

коэффициенты Брэя-Куртиса, а в качестве факторов, влияющих на состав сообществ, анализировали такие векторные переменные, как диаметр ствола, тип ксилолиза и давность отпада.

Результаты и обсуждение

На обследованных валежных стволах лиственницы, давность отпада которых варьировала от 0 до 88 лет, обнаружены 62 вида базидиальных дереворазрушающих грибов из 42 родов (табл. 1). Среди них 3 вида внесены в Красную книгу Республики Карелия (2007) и 7 видов являются индикаторными для старовозрастных (высоковозрастных) и девственных таежных лесов (Kotiranta, Niemelä, 1996).

Основная часть выявленных видов грибов вызывает белую гниль древесины (53 вида, или 83 %) и 9 видов (или 15 %) – бурю гниль. По морфологии плодового тела 12 видов относятся к полипоровым грибам (с трубчатым гименофором), 49 видов – к кортициоидным (с распростертым гименофором) и 1 вид – к агарикоидным (с пластинчатым гименофором).

На относительно свежем валеже (с давностью отпада от 0 до 9 лет 1 класса разложения) отмечены 16 видов дереворазрушающих грибов, среди которых *Crustoderma dryinum*, *Phaeolus schweinitzii*, являющиеся индикаторными видами старовозрастных лесов, и *Peniophora septentrionalis*, занесенный в Красную книгу Республики Карелия (2007). Также встречаются *Amphinema byssoides*, *Aphanobasidium pseudotsugae*, *Botryobasidium subcoronatum*, *Coniophora arida*, *C. olivaceae*, *Fomitopsis pinicola*, *Leptosporomices galzinii*, *Pseudochaete tabacina*, *Resinicium furfuraceum*, *Stereum sangiunolentum*, *Tomentella terrestris*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum*.

На среднеразложившихся стволах (с давностью отпада, варьирующей от 12 до 48 лет 1–4 классов разложения), выявлены 42 вида, в том числе индикаторные виды – *Anomoporia bombycina*, *Fomitopsis rosea*, *Postia guttulata*, *Postia sericeomollis*. Продолжают развиваться виды, которые заселились раньше – *Amphinema byssoides*, *Aphanobasidium pseudotsugae*, *Coniophora arida*, *C. olivacea*, *Fomitopsis pinicola*, *Leptosporomices galzinii*, *Resinicium furfuraceum*, *Tomentella terrestris*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum*. Дополнительно появляются *Amylocorticium suaveolens*, *Amylostereum chailletii*, *Athelia decipiens*, *Boidinia furfuracea*, *Botryobasidium laeve*, *B. medium*, *B. obtusisporum*, *B. subcoronatum*,

B. vagum, *Botryohyphochmus isabellinus*, *Ceraceomyces serpens*, *Dichostereum boreale*, *Fomitopsis rosea*, *Gloeodontia subasperispora*, *Gloiothele citrina*, *Hymenochaete fuliginosa*, *Ischnoderma benzoinum*, *Phanerochaete laevis*, *Ph. sanguinea*, *Peniophorella praetermissa*, *Piloderma bicolor*, *P. byssinum*, *Suillosporium cystidiatum*, *Tomentella sublilacina*, *Trechispora farinacea*, *Xylodon asperus*, *X. brevisetus*, *Xenasmatella vaga*. Также на стволе этой группы был отмечен *Armillaria mellea*.

На сильно разложившихся стволах (с давностью отпада 64–88 лет 2–5 классов разложения) были отмечены 26 видов, включая индикаторные виды *Junghuhnia collabens* и *Phellinus nigrolimitatus*. Продолжают развиваться виды, которые заселились раньше – *Amphinema byssoides*, *Amylocorticium suaveolens*, *Athelia decipiens*, *Botryobasidium medium*, *B. vagum*, *Coniophora olivacea*, *Ischnoderma benzoinum*, *Leptosporomyces galzinii*, *Resinicium furfura-ceum*, *Tomentella terrestris*, *Xenasmatella vaga*, *Xylodon asperus*. Дополнительно появляются *Athelia cystidiolophora*, *Coronicium gemmiferum*, *Leptosporomyces fuscostratus*, *Phlebia lilascens*,

Pseudotomentella mucidula, *P. tristis*, *Resinicium bicolor*, *Sistotrema brinkmannii*, *Suillosporium cystidiatum*, *Tomentella badia*, *T. coerulea*, *Trechispora kavinioides*.

На валежных стволах 1 класса разложения отмечено 25 видов, 2 класса – 33 вида, 3 класса – 10 видов, 4 класса – 20 видов, 5 класса – 18 видов. Индикаторные виды развиваются на валеже всех пяти классов разложения.

Стволы по диаметру были разделены на три группы: до 30 см, от 31 до 60 см и более 61 см. На тонких (до 30 см) валежных стволах отмечено 33 вида, на средних (от 31 до 60) – 45 видов, на толстых (более 61 см) – 5 видов.

Наибольшее число видов отмечено на стволах с фрагментированной корой (от 10 до 90 %), а наименьшее – со слабым покрытием корой (до 10 %).

На состав сообществ грибов, связанных с лиственничным валежом, влияние оказали следующие его характеристики: давность отмирания дерева, диаметр ствола на высоте 1,3 м, процент покрытия корой (табл. 1, 2, рис.).

Т а б л и ц а 1

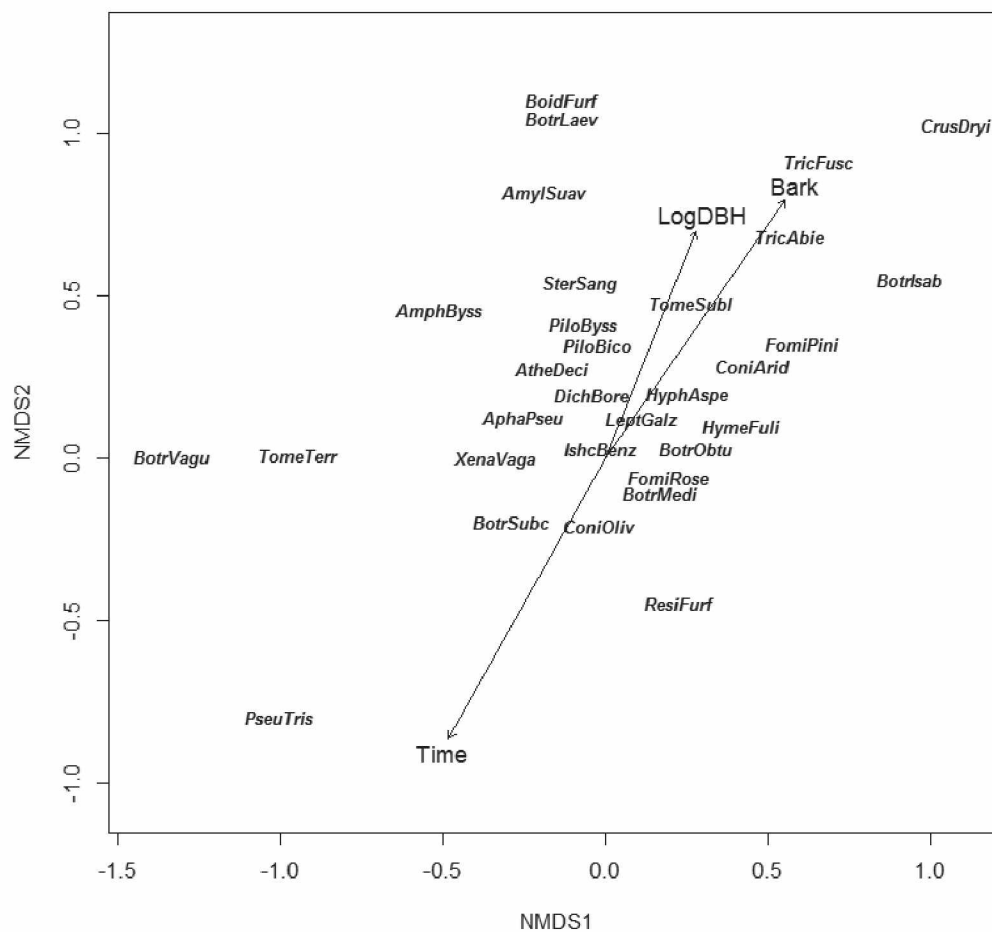
**ВСТРЕЧАЕМОСТЬ БАЗИДАЛЬНЫХ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ
НА ИССЛЕДОВАННЫХ ВАЛЕЖНЫХ СТВОЛАХ ЛИСТВЕННИЦЫ**

Виды	Сокр.	Частота встречаемости	Морфологические/функциональные группы	ГТД	Диаметр, см	Класс разложения	Покрытие корой, %	Тип ксилолиза
<i>Amphinema byssoides</i> (Pers.) J. Erikss.	AmphByss	F	cor / wr	7–84	25–59	1–5	30–90	sap
<i>Amylocorticium suaveolens</i> Parmasto	AmylSuav	R	cor / br	12–66	36–51	1–2	55–100	bio+sap
<i>Amylostereum chailletii</i> (Fr.) Boidin	AmylChai	Rr	cor / wr	13	39	2	85	sap
* <i>Anomoporia bombycina</i> (Fr.) Pouzar	AnomBomb	Rr	pol / br	43	28	4	70	sap
<i>Aphanobasidium pseudosugae</i> (Burt) Boidin et Gilles	AphaPseu	F	cor / wr	8–46	26–59	1–3	30–100	bio+sap
<i>Armillaria mellea</i> (Vahl : Fr.) Kumm. s.str.	Armi	Rr	aga / wr	36	56	2	100	sap
<i>Athelia cystidiolophora</i> Parmasto	AtheCyst	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>A. decipiens</i> (Hohn. et Litsch.) J. Erikss.	AtheDeci	R	cor / wr	22–84	22–36	2–5	55–70	bio+sap
<i>Boidinia furfura-cea</i> (Bres.) Stalpers et Hjortstam	BoidFurf	R	cor / wr	13–34	39–47	2	85–90	sap
<i>Botryobasidium laeve</i> (J. Erikss.) Parmasto	BotrLaev	R	cor / wr	13–35	39–47	2	85–90	sap
<i>B. medium</i> J. Erikss.	BotrMedi	R	cor / wr	27–84	25–57	2, 5	40–70	sap
<i>B. obtusisporum</i> J. Erikss.	BotrObtu	R	cor / wr	22–27	22–29	2, 4	65–70	sap

<i>B. subcoronatum</i> (Höhn. et Litsch.) Donk	BotrSubc	R	cor / wr	9–42	26–41	1–4	70–90	bio+sap
<i>B. vagum</i> (Berk. et M.A. Curtis) D.P. Rogers	BotrVagu	R	cor / wr	21–84	21–41	2, 4	5–85	sap
<i>Botryohyphodermis</i> <i>isabellinus</i> (Fr.) J. Erikss.	BotrIsab	R	cor / wr	35–37	51–56	1–2	90–100	sap
<i>Ceraceomyces</i> <i>serpens</i> (Tode) Ginns	CeraSerp	Rr	cor / wr	46	38	3	30	sap
<i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	ConiArid	R	cor / br	6–35	22–51	1, 4	65–100	bio+sap
<i>C. olivacea</i> (Fr. : Fr.) P. Karst.	ConiOliv	C	cor / br	9–88	22–57	1–5	30–90	bio+sap
<i>Coronicium gemmiferum</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Ryvarde	CoroGemm	Rr	cor / wr	84	41	4	5	sap
* <i>Crustoderma dryinum</i> (Berk. et M.A. Curtis) Parmasto	CrusDryi	Rr	cor / wr	6	45	1	100	sap
<i>Dichostereum boreale</i> Pouzar	DichBore	R	cor / wr	21–48	26–51	1, 2	85–90	sap
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw. : Fr.) P. Karst.	FomePini	C	pol / br	6–48	22–65	1–4	40–100	bio+sap
* <i>F. rosea</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) P. Karst.	FomeRose	R	pol / br	22–42	22–29	2–4	70	sap
<i>Gloeodontia subasperispora</i> (Litsch.) E. Larss. et K.H. Larss.	GleoSuba	Rr	cor / wr	46	38	3	30	sap
<i>Gloiothele citrina</i> (Pers.) Ginns et G.W. Freeman	GloeCitr	Rr	cor / wr	36	56	2	100	sap
<i>Hymenochaete fuliginosa</i> (Pers.) Lév.	HymeFuli	Rr	cor / wr	22	22	4	65	sap
<i>Hyphodontia alutaria</i> (Burt) J. Erikss.	HyphAlut	Rr	cor / wr	42	28	4	70	sap
<i>Ischoderma benzoinum</i> (Wahlenb.) P. Karst.	IschBenz	R	pol / wr	12–84	25–45	1–5	45–100	bio+sap
* <i>Junghuhniacolabens</i> (Fr.) Ryvarde	JungColl	Rr	pol / wr	84	25	5	70	sap
<i>Leptosporomyces fuscostratus</i> (Burt) Hjortstam	LeptFusc	R	cor / wr	66–84	25–36	2–5	55–70	bio+sap
<i>L. galzinii</i> (Bourdot) Jülich	LeptGalz	C	cor / wr	8–84	25–65	1–5	30–100	bio+sap
<i>Peniophora septentrionalis</i> Laurila	PeniSept	Rr	cor / wr	8	65	1	100	bio+sap
<i>Peniophorella praetermissa</i> (P. Karst.) K.H. Larss. [= <i>Hyphoderma praetermissum</i> (P. Karst.) J. Erikss. et A. Strid]	PeniPrae	Rr	cor / wr	35	51	1	90	sap
* <i>Phaeolus schweinitzii</i> (Fr.) Pat.	PhaeSchw	Rr	pol / br	9	34	1	100	bio+sap
<i>Phanerochaete laevis</i> (Fr.) J. Erikss. et Ryvarde	PhanLaev	Rr	cor / wr	34	47	2	90	sap
<i>Ph. sanguinea</i> (Fr.) Pouzar [= <i>Atheliachaete sanguinea</i> (Fr.) Spirin et Zmitr.]	PhanSang	Rr	cor / wr	35	51	1	90	sap
* <i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot et Galzin	PhelNigr	Rr	pol / wr	84	41	4	5	sap
<i>Phlebia lilascens</i> (Bourdot) J. Erikss. et Hjortstam	PhleLila	Rr	cor / wr	66	36	2	55	bio+sap

Виды	Сокр.	Частота встречаемости	Морфологические/функциональные группы	TTD	Диаметр, см	Класс разложения	Покровие корой, %	Тип ксиллиза
<i>Piloderma bicolor</i> (Peck) Jülich	PiloBico	R	cor / wr	21–34	26–57	2	40–90	sap
<i>P. byssinum</i> (P. Karst.) Jülich	PiloByss	R	cor / wr	34–40	47–57	1–3	65–90	sap
* <i>Postia guttulata</i> (Sacc.) Jülich	PostGutt	Rr	pol / br	35	51	1	90	sap
<i>P. sericeomollis</i> (Romell) Jülich	PostSeri	Rr	pol / br	21	26	2	85	sap
<i>Pseudochaete tabacina</i> (Sowerby) T. Wagner et M. Fisch. [= <i>Hymenochaete tabacina</i> (Fr.) Lév.]	PseuTaba	Rr	cor / wr	9	34	1	100	bio+sap
<i>Pseudotomentella mucidula</i> (P. Karst.) Svrček	PseuMuci	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>P. tristis</i> (P. Karst.) M.J. Larsen	PseuTris	R	cor / wr	81–88	25–30	5	50–65	sap
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) Parmasto	ResiBico	R	cor / wr	64	14	2	65	sap
<i>R. furfuraceum</i> (Bres.) Parmasto	ResiFurf	C	cor / wr	9–74	14–57	1–4	30–90	bio+sap
<i>Sistotrema brinkmannii</i> (Bres.) J. Erikss.	SistBrin	Rr	cor / wr	67	36	2	55	bio+sap
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) Fr.	SterSang	R	cor / wr	7–8	59–65	1	90–100	bio+sap
<i>Suillosporium cystidiatum</i> (D.P. Rogers) Pouzar	SuilCyst	Rr	cor / wr	64	45	2	75	sap
<i>Tomentella badia</i> (Link) Stalpers	TomeBadi	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>T. coerulea</i> Höhn. et Litsch.	TomeCoer	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>T. ferruginea</i> (Pers.) Pat.	TomeFerr	Rr	cor / wr	22	22	4	65	sap
<i>T. sublilacina</i> (Ellis et Holw.) Wakef.	TomeSubl	R	cor / wr	34–48	43–47	2	45–90	sap
<i>T. terrestris</i> (Berk. et Broome) M.J. Larsen	TomeTerr	F	cor / wr	8–84	25–59	1–5	5–90	sap
<i>Trechispora farinacea</i> (Pers.) Libertá	TrecFari	Rr	cor / wr	22	22	4	65	sap
<i>T. kavinioides</i> B. de Vries	TrecKavi	Rr	cor / wr	88	25	5	65	sap
<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers. : Fr.) Ryvarden	TricAbie	R	pol / wr	8–35	45–65	1	90–100	bio+sap
<i>T. fuscoviolaceum</i> (Ehrenb. : Fr.) Ryvarden	TricFusc	R	pol / wr	6–35	45–51	1	90–100	sap
<i>Xenamatella vaga</i> (Fr.) Stalpers	XenaVaga	F	pol / wr	21–84	25–51	1–5	50–90	sap
<i>Xylodon asperus</i> (Fr.) Hjortstam et Ryvarden [= <i>Hyphodontia aspera</i> (Fr.) J. Erikss.]	XyloAspe	R	cor / wr	64–67	36–45	2	55–75	bio+sap
<i>X. brevisetus</i> (P. Karst.) Hjortstam et Ryvarden [= <i>Hyphodontia breviseta</i> (P. Karst.) J. Erikss.]	XyloBrev	Rr	cor / wr	46	38	3	30	sap

Примечание. Названия видов приведены в соответствии с международной базой данных *Index Fungorum* (2018). Звездочкой (*) отмечены индикаторные виды (по: Niemelä, 2016), жирным шрифтом – виды, внесенные в Красную книгу Республики Карелия (2007). Встречаемость: Rr (1 находка) – очень редко, R (2–4 находки) – редко, F (5–7 находок) – нередко, C (> 8 находок) – очень часто. Морфологические группы: cor – кортициоидные, aga – агариикоидные, pol – полиспоровые. Функциональные группы: wr – грибы, вызывающие белую гниль, br – вызывающие бурую гниль. TTD – давность отпада (лет). Тип ксиллиза: bio – биотрофный, sap – сапротрофный.



Многомерное шкалирование (NMDS ординация) сообществ дереворазрушающих грибов, основанное на присутствии/отсутствии видов на валежном стволе. Векторы для значимых переменных: давность с момента отмирания (Time), степень покрытия ствола корой (Bark) и диаметр стволов (DBH) показаны на ординационной диаграмме

Т а б л и ц а 2

КОЭФФИЦИЕНТ ДЕТЕРМИНАЦИИ (R²) И ЕГО ЗНАЧИМОСТЬ (P) ДЛЯ ФАКТОРОВ (ВЕКТОРОВ) В ОРДИНАЦИОННОМ ПРОСТРАНСТВЕ

Векторные переменные	r ²	p
Давность отпада (time)	0,420	0,003
Покрытие корой (bark)	0,404	0,002
Диаметр ствола (LogDBH)	0,243	0,035
Класс разложения	0,513	0,001
Тип ксилолиза	0,039	0,343

Пр и м е ч а н и е. Значения r², значимые на уровне p < 0,05, отмечены жирным шрифтом.

Результаты исследования видового состава грибных сообществ, связанных с лиственницей, не подтвердили нашу гипотезу о различиях в последовательных траекториях с биотрофным и сапротрофным этапом начала разложения. Ранее в экспериментальных полевых исследованиях была

показана зависимость состава сообществ сапротрофных грибов от первоначально инокулированных видов грибов (Lindner et al., 2011; Ottosson et al., 2014). Возможное снижение воздействия первоначального вида-колонизатора с течением времени (Cline, Zak, 2015) может частично объяснить то, что мы не зафиксировали разницу в столь длительном временном промежутке.

Мы не имели возможности получить данные о нулевой точке отсчета разложения стволов и, следовательно, не имели возможности проверить эффект приоритета.

В нашем случае у основных биотрофов, например *Porodaedalea laricis*, после отмирания дерева начинается «новая» последовательность смены видов. Мы не обнаружили плодовые тела факультативных биотрофов, таких, как *Fomitopsis pinicola*, на живых деревьях, что говорит о том, что в районе исследований этот вид действует в основном как сапротроф. Тем не менее дальнейшие исследования, в которых сравниваются сооб-

щества дереворазрушающих грибов с различными биотрофными и сапротрофными свойствами и разным периодом времени их развития в живом дереве в различных географических широтах (Hiscox et al., 2016), необходимы для полного понимания последовательностей смены видов грибных сообществ в связи с разложением древесины лиственницы.

С точки зрения сохранения биологического разнообразия наши результаты демонстрируют важность наличия валежа лиственницы всех возрастов.

Заключение

Валеж лиственницы способен в течение многих десятков лет поддерживать разнообразие видов дереворазрушающих грибов и представляет собой важный ресурс для находящихся под угрозой исчезновения видов полипоровых и кортициоидных грибов. Разработка методик определения скорости разложения в структуре живого дерева, происхождение и распределение корневых, сердцевинных и стволовых гнилей в стволе дерева, а также роль грибных сообществ в разложении лиственницы составляют задачи для будущих исследований.

Проведенные исследования существенно дополнили сведения о видовом разнообразии базидиальных дереворазрушающих грибов, ассоциированных с валежом лиственницы в регионе. Всего в Республике Карелия на древесине лиственницы в настоящее время зарегистрировано 65 видов афиллофоровых грибов. Выявленные виды составляют около 25 % от числа известных для НП «Водлозерский» афиллофоровых грибов, в котором отмечено 244 вида грибов данной группы (Предтеченская, Руоколайнен, 2014; Руоколайнен, Коткова, 2016а, б, 2017, 2018).

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса) и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-14-10023-МКН). Работа В. М. Котковой поддержана Программой фундаментальных исследований РАН I.2.41 (проект «Биологическое разнообразие и динамика растительного мира России»).

ЛИТЕРАТУРА

Ананьев В. А., Раевский Б. В. Методическое пособие по организации и ведению лесного мониторинга

на особо охраняемых природных территориях северо-запада России (на примере НП «Водлозерский»). Петрозаводск, 2010. 47 с.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 208 с.

Ежов О. Н. Афиллофоровые грибы минорных субстратов в Архангельской области // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 9-й междунар. конф. (Минск, 19–24 октября 2015 г.). Минск – Москва – Петрозаводск, 2015. С. 79–82.

Кищенко И. Т. Лиственница сибирская на западной границе ареала // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 2. С. 61–73. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4142.

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

Крутов В. И., Шубин В. И., Предтеченская О. О. и др. Грибы и насекомые – консорты лесообразующих древесных пород Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 216 с.

Назарова Л. Е. Изменение основных характеристик климата карельской части Национального парка «Водлозерский» // Водлозерские чтения: естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях русского Севера. Петрозаводск, 2006. С. 27–30.

Орлова Л. В. Конспект дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Larix* Mill. (Pinaceae) флоры восточной Европы // Новости систематики высших растений. 2011. Т. 43. С. 5–19.

Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В. Грибы НП «Водлозерский» (Республика Карелия) // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. Москва – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. С. 76–88.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*) // Труды КарНЦ РАН. 2016а. № 3. С. 90–96. DOI: 10.17076/bg190.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*). II // Труды КарНЦ РАН. 2016б. № 7. С. 93–99. DOI: 10.17076/bg277.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*). III // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 6. С. 89–94. DOI: 10.17076/bg553.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые сведения об афиллофоровых грибах (*Basidiomycota*) Национального парка «Водлозерский» // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 8. С. 126–131.

Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках средней подзоны тайги // Труды СПбНИИЛХ. СПб., 1999. Вып. 1. С. 17–24. DOI: 10.17076/bg745.

- Abaimov A., Lesinski J., Martinsson O., Milyutin L.* Variability and ecology of Siberian larch species. Swedish Univ. Agr. Sci. Report. 1998. Vol. 43. P. 1–123.
- Bernicchia A.* *Polyporaceae* s.l. *Fungi Europaei* 10. Edizioni Candusso, Alassio, Italy. 2005. 806 p.
- Bernicchia A., Gorjón S. P.* *Corticiaceae* s.l. *Fungi Europaei* 12. Edizioni Candusso, Alassio, Italy. 2010. 1008 p.
- Cline L. C., Zak D. R.* Initial colonization, community assembly, and ecosystem function: fungal colonist traits and litter biochemistry mediate decay rate // *Mol. Ecol.* 2015. Vol. 24. P. 5045–5058.
- Dynesius M., Jonsson B. G.* Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest // *Can. J. For. Res.* 1991. Vol. 21. P. 655–665.
- Fukami T., Dickie I. A., Wilkie J. P. et al.* Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities // *Ecol. Lett.* 2010. 13. P. 675–684.
- Hiscox J., Savoury M., Johnston S. R. et al.* Location, location, location: priority effects in wood decay communities may vary between sites // *Environ. Microbiol.* 2016. 18. P. 1954–1969.
- Index Fungorum*, 2018. CABIDatabase. <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 18.11.2018)
- Kotiranta H., Niemelä T.* *Uhanalaiset käävät Suomessa*. Helsinki, 1996. 184 p.
- Lindner D. L., Vasaitis R., Kubartova A. et al.* Initial fungal colonizer affects mass loss and fungal community development in *Picea abies* logs 6 years after inoculation // *Fungal Ecol.* 2011. 4. P. 449–460.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R. et al.* Community ecology package “vegan” 2013 (R Development Core Team, 2013).
- Ottosson E., Norden J., Dahlberg A. et al.* Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities // *Fungal Ecol.* 2014. 11. P. 17–28.
- R Core Team*, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>