



**ЭКОЛОГИЯ ПРОЦЕССОВ
БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ
ДРЕВЕСИНЫ**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

**ЭКОЛОГИЯ ПРОЦЕССОВ
БИОЛОГИЧЕСКОГО
РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ**



Издательство «Екатеринбург»
2000

УДК 595.7

Экология процессов биологического разложения древесины.
— Екатеринбург.: Издательство «Екатеринбург». 2000. – 152 с.

ISBN 5-88464-034-X

Излагаются результаты изучения процессов биологического разложения древесины в естественных и антропогенно трансформированных лесных экосистемах Урала при участии грибов, лишайников, мохообразных, миксомицетов и насекомых. Приводятся оригинальные данные, характеризующие биологическое разнообразие ксилобиоценозов и мицетофильных сообществ, их структуру на разных стадиях биодеструкции древесины и закономерности преобразования под влиянием различных факторов среды, включая антропогенные. Проанализированы основные типы взаимоотношений между организмами, формирующими ядро комплекса разрушителей древесины в лесах Среднего Урала. Предложены некоторые новые принципы изучения гетеротрофных сукцессий в условиях синантропизации растительного покрова и микобиоты.

Для экологов, ботаников, энтомологов, специалистов по лесному хозяйству, а также для преподавателей и студентов ВУЗов.

*Работы, помещенные в настоящий сборник,
выполнены и опубликованы при поддержке
Российского Фонда Фундаментальных Исследований
в рамках проектов 97-04-50130 и 98-04-48768
и подпрограммы «Биологическое разнообразие»*

**Ответственный редактор
академик П.Л. Горчаковский**

ISBN ISBN 5-88464-034-X

© Авторы, 2000

© Оформление. Издательство
«Екатеринбург», 2000

ПРЕДИСЛОВИЕ

Разложение органических веществ, большая часть которых растительного происхождения, — один из фундаментальных процессов в биосфере, контролирующийся комплексами живых организмов, составляющих детритную пищевую цепь.

В экосистемах суши значительная часть всей первичной продукции приходится на леса и здесь в составе древесины временно ассимилируется до 50% биологически связанного углерода. Дальнейшая его судьба связана с процессами биодеструкции древесины, которые, как известно, являются биоценотической функцией широкого круга организмов (микроорганизмов, грибов, беспозвоночных животных), образующих ксилотильные сообщества, или ксилобиоценозы. Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о важнейшей роли грибов, особенно, базидиальных в биохимическом разложении древесины и немаловажной роли беспозвоночных, преимущественно, насекомых из отрядов жуков, двукрылых и перепончатокрылых в ее механическом разрушении.

На протяжении более чем 40 лет в лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира Института экологии растений и животных УрО РАН, а в последние несколько лет и на кафедре ботаники Уральского государственного университета активно проводится изучение сообществ организмов гетеротрофного блока, обслуживающих процессы биологического разложения древесины и древесных остатков как в естественных, так и антропогенно трансформированных лесных экосистемах Азиатской части России.

Первоначально основное внимание уделялось изучению биологии и экологии базидиальных дереворазрушающих грибов как главных агентов биодеструкции древесины, способных самостоятельно, без участия других организмов, осуществлять полное разложение лигноцеллюлоз. Основоположник этого направления — д.б.н. Н.Т.Степанова подготовила ряд крупных работ, посвященных, главным образом, изучению видового разнообразия и биоэкологических особенностей афиллофоровых

грибов Урала: «Афиллофоровые грибы Урала» (1967), «Эколого-географическая характеристика афиллофоровых грибов Урала» (1971). Ее последователь д.б.н. В.А.Мухин значительно расширил круг вопросов экологии дереворазрушающих грибов, уделив особое внимание анализу формационной и пространственной структуры микобиоты на огромной территории Западной Сибири, изучению закономерностей расселения грибов в широтном экологическом градиенте, их адаптивных стратегий, трофических связей и роли в разложении древесины с учетом зональных особенностей. Результаты этих исследований были опубликованы в двух монографиях: «Основы экологии дереворазрушающих грибов» (1979) (совместно с Н.Т.Степановой) и «Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины» (1993).

В 80-х и 90-х годах В.А.Мухин активно работал над формированием полноценного научного коллектива, способного охватить разнообразные аспекты изучения детритных пищевых цепей. В это время продолжалось всестороннее изучение биоты ксилотрофных базидиомицетов Урала и Зауралья — как естественных ненарушенных местообитаний (работы И.В.Ставищенко, Н.В.Ушаковой), так и антропогенно трансформированных (работы Е.В.Брындиной), причем особое значение придавалось исследованию закономерностей формирования микосообществ на разных стадиях разрушения древесины, оценке скорости процессов биодеструкции под влиянием различных факторов среды, включая антропогенные, изучению процессов синантропизации микобиоты. В конце 90-х годов оформились такие новые направления, как изучение сообществ микоризообразующих грибов (Д.В.Веселкин), миксомицетов (К.А.Фефелов), эпиксильных лишайников (А.Г.Пауков) и мхов (И.А.Гольдберг) на разрушающейся древесине и их роли в ксилобиоценозах. Одним из наиболее интересных разделов исследований стало изучение взаимоотношений дереворазрушающих грибов с насекомыми в мицетофильных сообществах и ксилобиоценозах (работы Б.В.Красуцкого «Экологические связи жесткокрылых с ксилотрофными базидиальными грибами в

Равнинном Зауралье» (1990), «Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья» (1996)).

Работы, помещенные в настоящий сборник, подводят некоторые итоги многолетнего изучения группировок организмов, формирующих ядро сообщества разрушителей древесины в лесных экосистемах Урала. Основной комплекс исследований выполнен на охраняемых территориях (Печоро-Ильчский, Висимский и Ильменский заповедники, заповедник «Басеги», национальный парк «Югыд-Ва»), часть материалов, напротив, получена из районов, подверженных сильному техногенному влиянию (территории, прилегающие к Среднеуральскому медеплавильному заводу).

Б.В.Красуцкий

ГРИБЫ – ИНДИКАТОРЫ КОРЕННЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ УРАЛА

Ушакова Н.В.

*Уральский государственный университет,
кафедра ботаники*

In the paper we tried to distinguish the group of polypore species which can serve as an indicator of old-growth and virgin spruce and spruce-abies forests in the Ural. Distribution of species in this area, their frequency in different part of the Ural and peculiarities of their origin were analysed and discussed. In our opinion many of the rare species are relicts.

Лесной покров Урала испытывал и в настоящее время испытывает значительные антропогенные нагрузки и трансформации. Начало промышленного освоения лесов этого региона относится к середине XVI века, что было связано с развитием солеварного промысла на территории бассейна Верхней Камы и ее притоков Лысьвы и Чусовой. Вырубка леса в то время составляла около 3000 гектаров в год (Петров, 1952). Дальнейшее усиление эксплуатации лесов было обусловлено развитием горнозаводской промышленности Урала: к концу XVIII века вырубалось ежегодно 26,5 тыс. гектаров леса, и в дальнейшем эта цифра все более увеличивалась. За период 1700-1917 гг. в лесах Урала вырубили 3 млрд. м³ древесины, с 1917 по 1985 гг. — 2,8 млрд. м³, а в 70-80-е годы нашего столетия вырубалось по 50-55 млн. м³ в год (Мамаев, 1999). Все это не могло не сказаться на лесных ресурсах Урала. Кроме того, что лес использовался для нужд промышленности, большие площади его были сведены под сельскохозяйственные угодья. Последствия этого особенно сильно проявляются в Пермской области, в Прикамье, и в Свердловской — в долинах рек Пышмы, Исети, Ницы, где богатые черноземовидные почвы издавна используются под сельскохозяйственные культуры. Таким образом, в настоящее время высокая лесистость сохранилась только на севере региона; в основном, в малодоступных

горных районах, Средний же и Южный Урал вследствие хозяйственной деятельности человека значительно обезлесены или же покрыты вторичными, производными лесами.

В силу этого особую актуальность получили исследования по выявлению и последующему сохранению естественных участков уральских лесов. При решении этой задачи можно и необходимо учитывать состояние сообществ ксилотрофных базидиомицетов, которые, как показано в ряде работ (Мухин, 1993, Мухин, Веселкин, 1996, Renvall, 1995 и др.) адекватно реагируют на изменения лесных экосистем. В частности, коренные климаксовые леса обладают специфическим составом грибов, многие из которых исчезают уже при самых незначительных антропогенных трансформациях. Совершенно ясно, что такого рода грибы могут являться индикаторами естественных лесных экосистем и с их использованием возможно выявление девственных — не затронутых хозяйственной деятельностью — лесных массивов. Принципы подобного подхода были разработаны впервые финскими микологами, создавшими и соответствующие оценочные шкалы для еловых и сосновых лесов Финляндии, построенные опытным путем (Kotiranta & Niemela, 1996).

Использование вышеназванных оценочных шкал по отношению к лесам Урала вряд ли возможно, учитывая особенности природных условий, истории лесов Урала и Фенноскандии. Совершенно ясно, что необходима разработка регионально адаптированных методов оценки качества лесной среды. В качестве первого условия в достижении этой цели выступает выделение грибов-индикаторов, и, что особенно важно, установление причин их высокой чувствительности к изменениям окружающей среды.

В связи с вышеизложенным нами были проведены исследования по выделению трутовых грибов, специфичных для не нарушенных хозяйственной деятельностью темнохвойных лесов Урала. Обращение к данной группе грибов неслучайно и обусловлено тем, что они играют исключительную роль в биологическом круговороте лесных экосистем, обеспечивая, наряду с

другими ксилотрофными базидиомицетами, биологическое разложение древесины (Мухин, 1993).

МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Полевые работы проведены с июля по сентябрь 1999 г в горных и предгорных пихто-еловых лесах Западного склона Урала: национального парка Югыд-Ва (Приполярный Урал, Республика Коми), Печоро-Ильчского биосферного заповедника (Северный Урал, Республика Коми), а также на Среднем Урале — заповедник «Басеги» (Пермская область). Климат этих районов несколько различается при продвижении с юга на север, но в целом для центральной и северной части западного склона Уральской горной страны его можно определить как субконтинентальный, прохладный или холодный и избыточно влажный. Преобладающие типы леса представлены на хребте Басеги пихто-еловыми мшистыми и крупнопоротниковыми среднетаежными лесами, с единичной примесью кедра, в Печоро-Ильчском заповеднике — пихто-ельниками травяными, на территории Национального парка «Югыд-Ва» — пихто-ельниками зеленомошными. Эти лесные массивы, в основном вследствие своей малодоступности, не испытывали на себе выраженной антропогенной нагрузки и сохранились практически в первозданном виде, и, как можно было предполагать, здесь должны были быть представлены соответствующие по сохранности грибные сообщества.

Для выявления видового состава трутовых грибов применялась стандартная методика радиальных маршрутов со сплошным осмотром всего разнообразия сообществ в исходной точке и разреженными рекогносцировочными ходами по периферии участка (Толмачев, 1986). Таким образом выявлялся состав локальных микобиот (Мухин, 1993). В пределах локальной микобиоты отдельно изучались и анализировались микобиоты зональных и пойменных биотопов — парциальные биоты ксилотрофных базидиомицетов (для составления индикаторных шкал нами использовались только представители зональных микобиот). С целью выяснения особенностей субстратной спе-

специализации видов во время маршрутных учетов фиксировали, сколько раз и на какой древесине встречен тот или иной вид, а также состояние субстрата — вегетирующее или отмершее дерево, и стадия разложения древесины (по Renvall, 1995).

Определение собранных образцов проводилось по следующим руководствам: «European Polypores» (Ryvarden & Gilbertson, 1993, 1994); «Nordic Macromycetes», v.3 (1997); «Guide to the Polypores of Finland» (Niemela, 1996). При объединении видов в семейства и порядки мы руководствовались Микологическим Словарем (Ainsworth & Bisby, 1996).

Собранные образцы обрабатывали и гербаризировали в соответствии с методическими рекомендациями А.С.Бондарцева (1953), Ривардена и Гильбертсона (Ryvarden & Gilbertson, 1993). Все они хранятся в гербарии Уральского государственного университета.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 98-04-48768) и подпрограммы «Биологическое разнообразие».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований для темнохвойных лесов западного макросклона Урала нами было описано 78 видов трутовых грибов (Таблица 1), принадлежащих к 35 родам, 7 семействам и 5 порядкам отдела *Basidiomycota*. Коэффициент видовой насыщенности рода составляет 2.2 (для сравнения, для трутовых грибов Урала в целом — 2.8), видовой насыщенности семейства — 11.1 (в целом для Урала — 17.2). Наиболее крупным семейством является сем. *Coriolaceae* пор. *Poriales* — к нему относится большая часть видов (55 видов 28 родов). К сем. *Hymenochaetaceae* относится 12 видов 2 родов, к сем. *Polyporaceae* — 6 видов рода *Polyporus*, к сем. *Ganodermataceae* — 2 вида рода *Ganoderma*. Семейства *Huiphodermataceae*, *Stecherinaceae*, *Schizophyllaceae* представлены в микобиоте обследованного района одним видом. Наиболее крупными родами являются рода *Phellinus* (9 видов), *Polypogon* (6 видов), *Antrodia* (5 видов).

**Трутовые грибы темных хвойных лесов
западного макросклона Урала**

Название вида	Природный заповедник «Басеги»	Печоро-Ильчский биосферный заповедник	Национальный парк Югыд-Ва
<i>Amylocystis lapponica</i> (Romell) Singer	+	+	
<i>Antrodia heteromorpha</i> (Fr.:Fr) Donk	+		
<i>Antrodia serialis</i> (Fr.) Donk	+	+	
<i>Antrodia sinuosa</i> (Fr.) P. Karsten	+	+	
<i>Antrodia vailantii</i> (Fr.) Ryv.	+		
<i>Antrodia xantha</i> (Fr.: Fr.) Ryv.		+	+
<i>Antrodiella semisupina</i> (Berk. & M.A.Curtis) Ryv.	+		
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.:Fr.) P.Karsten	+	+	+
<i>Ceriporia viridans</i> (Berk. & Br.) Donk	+		
<i>Ceriporiopsis mucida</i> (Pers.: Fr.) Gilb. & Ryv.	+		
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.:Fr.) Murril	+	+	+
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kott. & Pouzar	+		+
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton:Fr.) Schrot.	+		+
<i>Daedaleopsis septentrionalis</i> (P.Karsten) Niemela	+	+	
<i>Daedaleopsis tricolor</i> (Pers.) Bond. & Sing.	+		
<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk	+	+	
<i>Datronia stereoides</i> (Fr.: Fr.) Ryv.	+	+	
<i>Diplomitoporus crustulinus</i> (Bres.) Domansky	+		
<i>Fomes fomentarius</i> (L.:Fr.) Fr.	+	+	+
<i>Fomitopsis cajanderi</i> (Karst.) Kott. et Pouz.	+	+	
<i>Fomitopsis officinalis</i> (Vill.: Fr.) Bond. & Sing.		+	
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.:Fr.) P.Karsten	+	+	+
<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. & Schwein.:Fr.) P.Karsten	+	+	+
<i>Funalia trogii</i> (Berk.) Bond. & Sing.		+	
<i>Ganoderma applanatum</i> (Batsch.) G.F.Atk.	+	+	+
<i>Ganoderma lucidum</i> (M.A.Curtis: Fr.) P.Karsten	+	+	
<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Bull.: Fr.) P.Karsten	+	+	+
<i>Gloeophyllum odoratum</i> (Wulfen.: Fr.) Imazeki		+	
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen: Fr.) P.Karsten	+	+	+
<i>Gloeophyllum trabeum</i> (Pers.: Fr.) Murril	+	+	
<i>Gloeoporus taxicola</i> (Pers.: Fr.) Gilb. & Ryvarde	+		+
<i>Hapalopilu salmonicolor</i> (Berk. & Curt.) Pouz.	+		
<i>Hapalopolus nidulans</i> (Fr.) Karst.	+	+	
<i>Heterobasidium radiciperda</i> (R.Hartig)	+	+	
<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.: Fr.) Pilat	+	+	+

Таблица 1 (продолжение)

Название вида	Природный заповедник «Басегги»	Печоро-Ильчский биосферный заповедник	Национальный парк Югд-Ва
<i>Inonotus radiatus</i> (Sowerby: Fr.) P.Karst.	+	+	
<i>Inonotus rheades</i> (Pers.) Karst.	+	+	
<i>Irpex lacteus</i> (Fr.) Fr.	+	+	+
<i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.: Fr.) P.Karst.	+		
<i>Lenzites betulina</i> (L.:Fr.) Fr.	+	+	
<i>Leptoporus mollis</i> (Pers.: Fr.) Quel.	+		
<i>Oligoporus floriformis</i> (Quel. ex Bres.) Gilb. & Ryvarde	+	+	
<i>Oligoporus renyi</i> (Berk. & Broome) Donk	+		
<i>Oligoporus sericeomollis</i> (Romell) M.Bondartzeva	+		
<i>Oxyporus populinus</i> (Schumach.:Fr.) Donk	+		
<i>Perenniporia subacida</i> (Peck) Donk	+		
<i>Phellinus chrysoloma</i> (Fr.) Donk	+	+	+
<i>Phellinus conchatus</i> (Pers.: Fr.) Quel.	+		
<i>Phellinus contiguus</i> (Pers.:Fr.) Pat.	+		
<i>Phellinus ferrugineofuscus</i> (P.Karsten) Bourdot	+	+	+
<i>Phellinus igniarius</i> (L.:Fr.) Quel.	+	+	+
<i>Phellinus laevigatus</i> (Fr.) Bourdot	+	+	
<i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot	+	+	
<i>Phellinus punctatus</i> (P.Karsten) Pilat	+	+	
<i>Phellinus viticola</i> (Schwein. in Fr.) Donk	+		
<i>Polyporus badius</i> (Pers.) Schwein.	+	+	
<i>Polyporus brumalis</i> (Pers.: Fr.) Fr.	+		+
<i>Polyporus ciliatus</i> Fr.: Fr.	+		+
<i>Polyporus pseudobetulinus</i> (Pilat) Thorn, Kotir. & Niemela		+	
<i>Polyporus tubaeformis</i> (P.Karsten) Ryvarde & Gilb.	+	+	
<i>Polyporus varius</i> Fr.		+	
<i>Postia caesia</i> (Schr.: Fr.) P.Karsten	+		
<i>Postia guttulata</i> (Peck) Julich	+		
<i>Postia leucomallella</i> (Murrill) Julich	+		
<i>Pycnoporellus alboluteus</i> (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar	+	+	
<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk	+	+	
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.: Fr) P.Karsten	+	+	+
<i>Schizopora paradoxa</i> (Schr.: Fr.) Donk		+	
<i>Skeletocutis amorphia</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar	+	+	
<i>Skeletocutis carneogrisea</i> A.David	+		
<i>Trametes hirsuta</i> (Wulfen: Fr.) Pilat	+		

Таблица 1 (окончание)

Название вида	Природный заповедник «Басеги»	Печоро-Ильчский биосферный заповедник	Национальный парк Югд-Ва
<i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden	+	+	+
<i>Trametes pubescens</i> (Schumach.: Fr.) Pilat	+	+	
<i>Trametes versicolor</i> (L.:Fr.) Pilat	+	+	+
<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.: Fr.) Ryv.	+	+	+
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.: Fr.) Ryv.	+	+	+
<i>Trichaptum pargamenum</i> (Fr.) G.Cunn	+	+	+
<i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P.Karsten	+		

В контексте рассматриваемой нами проблемы наибольший интерес имеют трутовые грибы, во-первых, редкие для малонарушенных темнохвойных лесов, а, во-вторых, обычные для них, но редкие для хозяйственно эксплуатируемых. Редкими, согласно нашим данным, являются *Antrodia heteromorpha*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Ganoderma lucidum*, *Gloeophyllum trabeum*, *Leptoporus mollis*, *Phellinus contiguus*, *Ph. laevigatus*, *Ph. nigrolomitatus*, *Ph. viticola*, *Postia leucomallella*, *Polyporus pseudobetulinus*, *Pycnoporellus alboluteus*, *Pycnoporus cinnabarinus*, *Skeletocutis lenis*, *Harpalopilus salmonicolor*. Ко второй группе мы отнесли *Amylocystis lapponica*, *Fomitopsis cajanderi*, *Phellinus chrysoloma*, *Phellinus ferrugineofuscus*, *Pycnoporellus fulgens*, *Perenniporia subacida*. Вторая группа видов, на наш взгляд, более удобна для использования в качестве редких для темнохвойных лесов Урала служит тот факт, что многие из выделенных нами видов внесены в региональные Красные Книги (Таблица 2).

Причины низкой численности рассматриваемой группы грибов могут быть самыми разнообразными, но основными из них, по-видимому, являются несоответствие их эколого-биологических особенностей современным природным режимам региона (Мухин, 1993), в частности, особенностям биотопов, к которым мы относим, прежде всего, количественный и качественный состав древесных остатков. Так, некоторые из числа вышеназванных представителей этой группы — *A.lapponica*,

Ph.nigrolimitatus, *Ph.ferrugineofuscus* — встречаются только на валежных стволах более 40 см в диаметре (Renvall, 1995). Для них характерна и приуроченность к определенным стадиям биологического разложения древесины. Например, *Ph.nigrolimitatus*, некоторые виды рода *Skeletocutis*, по нашим наблюдениям, развивается только на заключительных (III и IV) стадиях. Для этих и им подобных видов условия, складывающиеся в хозяйственно эксплуатируемых (или эксплуатировавшихся) лесах, неблагоприятны, так как здесь значительно сокращается как общий объем валежа (Ярошенко и др., 1998), так и объем его крупномерных фракций.

Таблица 2

**Виды грибов, внесенные в региональные
Красные Книги.**

Красная Книга Среднего Урала	Красная Книга ЯНАО	Красная Книга республики Коми
<i>Amylocystis lapponica</i>	<i>Amylocystis lapponica</i>	<i>Diplomitoporus crustulinus</i>
<i>Fomitopsis cajanderi</i>	<i>Diplomitoporus crustulinus</i>	<i>Fomitopsis cajanderi</i>
<i>Ganoderma lucidum</i>	<i>Fomitopsis cajanderi</i>	<i>Ganoderma lucidum</i>
	<i>Ganoderma lucidum</i>	<i>Psycnoporellus alboluteus</i>
	<i>Leptoporus mollis</i>	
	<i>Phellinus ferrugineofuscus</i>	
	<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	
	<i>Psycnoporellus fulgens</i>	
	<i>Psycnoporus cinnabarinus</i>	

Возможно (хотя об этом трудно судить с большой достоверностью), что многие из рассматриваемых нами видов являются реликтовыми для уральской микобиоты, и именно это является причиной их редкости. Например, по мнению Мурашкинского (1939), *F.cajanderi*, *P. alboluteus*, *P. fulgens*, *A. lapponica*, *A. heteromorpha*, *Ph. ferrugineofuscus*, *Ph. nigrolimitatus*, являются горно-таежными реликтами, а Э. Х.

Пармасто (1959) относил их к видам «субаркто-горной дизъюнкции», основной ареал которых приходится на северные районы и горные леса. К. Мурашкинский полагал, что *P.alboluteus*, *A.lapponica*, *Ph.ferrugineofuscus* — это, возможно, антропогенные консервативные реликты, уцелевшие только благодаря сохранению типичных для них местообитаний. К таежным реликтам, скорее всего, относится и *P.pseudobetulinus*, редкий на всем протяжении своего ареала (плодовые тела этого вида встречаются только на крупных живых и сухостойных осинах в старовозрастных темнохвойных лесах).

Кроме названных горно-таежных реликтов, среди отмеченных нами редких видов имеется один вид — *C.lucidum*, — возможно, являющийся третичным реликтом хвойно-широколиственных лесов (Мурашкинский, 1939, Мухин, 1993).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, многие из выявленных нами редких видов с достаточно большой долей вероятности являются реликтовыми для Урала. Так как именно реликтовые виды более всего чувствительны к изменениям окружающей среды, то они и должны, прежде всего, рассматриваться в качестве индикаторных для коренных темнохвойных лесов. С другой стороны, многие из них способны развиваться только на субстратах, образующихся в ненарушенных лесных экосистемах. Это повышает их ценность как биологических индикаторов соответствующего рода сообществ. Поэтому выделенные нами виды можно использовать для биологической индикации состояния качества лесной среды, поиска девственных участков темнохвойных лесов Уральской горной страны.

ЛИТЕРАТУРА

- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.
- Красная Книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных

- и растений / Под ред. В.Н.Большакова и П.Л. Горчаковского. — Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та, 1996. 279 с.
- Красная Книга Ямало-Ненецкого автономного округа: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н.Добринский. — Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та, 1997. 240 с.
- Мурашкинский К.Е. Горно-таежные трутовики // Тр. Омск.с.-х. ин-та, 1939. С. 75–108.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, УИФ «Наука», 1993. 253 с.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В. Грибы как индикаторы антропогенной динамики экологических систем // Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика. Екатеринбург, 1996. С.32.
- Пармасто Э.Х. Трутовые грибы Эстонской ССР // Споровые растения (Тр.Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 11) 1959. Вып.12. С. 213–273.
- Степанова-Картавенко Н.Т. Афилофоровые грибы Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1967. 293 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 195 с.
- Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника / С.В. Дегтева, Г.В.Железнова, Д.И.Кудрявцева и др.; РАН. УрО. Коми науч. центр. Ин-т биологии. — Екатеринбург, 1997. 386 с.
- Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Агафонова А.А. и др. Леса заповедника «Басеги»: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего столетия. М.: Изд-во Диалог МГУ, 1998. 50 с.
- Kotiranta H. & Niemela T. Uhanalaiset kaavat suomessa. Suomen Ymparistokeskus edita, Helsinki, 1996. 184 p.
- Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in nothern Finland. // Karstenia, 1995, № 35, p. 1–51.

СУКЦЕССИИ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ В ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЯХ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Ставищенко И. В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН

The study of fallen bole colonization by wood — decaying fungi in forest ecosystems of the Visim natural reserve showed change in functional structure of fungal communities. The pathogenic fungal species and their quantity (without latent rots) are assessed.

Биологическое разложение древесины характеризуется сменой состава грибов — грибными сукцессиями. На первых этапах разложения на древесине поселяются аско — и дейтеромицеты, утилизирующие легкодоступные сахара клеточных стенок. Биодеструкция более устойчивых соединений: клетчатки и лигнина осуществляется базидиальными грибами (Рипачек, 1967; Частухин, Николаевская, 1969).

По плану мониторинговых исследований, направленных на анализ биологического разложения валежала, в лесных экосистемах Висимского заповедника в 1996—1998 г.г. проводилось изучение колонизации древесных остатков ксилотрофными базидиальными грибами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проект 97—04—50130).

МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Учет и сбор плодовых тел ксилотрофных грибов проводился с валежной древесины различных стадий разложения (с валежа прошлых лет и со стволов, упавших после ветровала 1995 года).

Стадии разложения древесины оценивались по пятибальной шкале, предложенной П. В. Гордиенко (1979):

1 — древесина с плотной корой, отмершая в текущем году;

2 — древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции;

3 — верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала;

4 — разложение, оцениваемое визуально, проникает на значительную глубину, гниль пластинчатая или призматическая;

5 — остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников.

Ксилотрофные грибы учитывались на постоянных пробных площадях в кв. 12, 21, 45, 69, 84, 85, 101 и на маршрутах по межквартальным визирам. За счетную единицу принималась заселенная единица субстрата (Мухин, 1993). При проведении учетов численности ксилотрофных грибов было обследовано на площади 4.6 га более 2000 валежных стволов. При проведении массовых учетов численности ксилотрофов в лиственной формации учитывался валеж березы (Б), осины (Ос), ивы (Ив), черемухи (Чр), рябины (Р) и ольхи (Ол); в хвойной — валеж сосны (С), ели (Е), пихты (П) и кедра (К).

В основу изучения функциональной структуры микобиоты положены флористические воззрения А. И. Толмачева (1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Доминирующие виды ксилотрофных грибов в лиственных и хвойных формациях Висимского заповедника

При учете плодовых тел в 1996 г. (до интенсивного разложения вывала 1995 г.) в биоте ксилотрофных грибов лиственных формаций доминировал *Fomes fomentarius* (65 экз/га), субдоминантом выступал *Phellinus igniarius* (31 экз/га), к сопутствующим массовым видам были отнесены *Pleurotus ostreatus* (11 экз/га), *Fomitopsis pinicola* (10 экз/га), *Piptoporus betulinus* (8 экз/га), *Shizophyllum commune* (8 экз/га) и *Trichaptum bifforme* (5 экз/га). В сообществах ксилотрофных грибов хвойных формаций доминировал *Fomitopsis pinicola* (60 экз/га), *Shizophyllum commune* (31 экз/га) выступал как субдоминант, к сопутствующим массовым видам были отнесены *Trichaptum fusco-violaceum* (24 экз/га), *Fomitopsis*

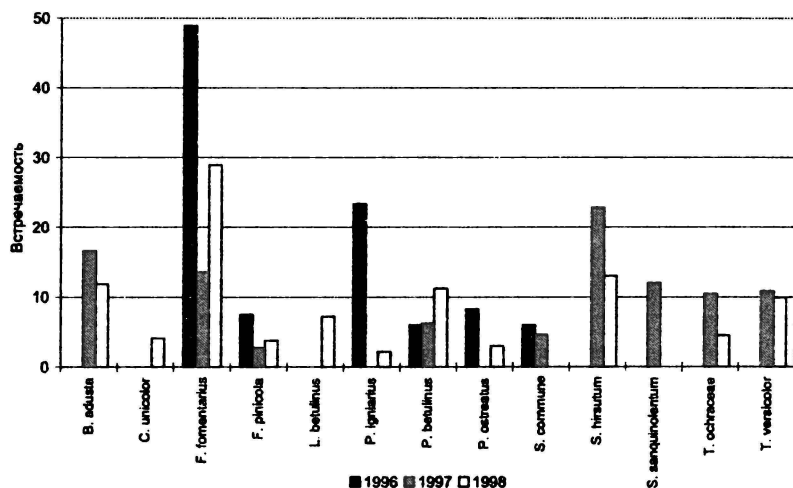
rosea (16 экз/га), *Trichaptum abietinum* (11 экз/га) (Ставищенко, 1997).

Согласно результатам учетов макромицетов в 1997 г. в сообществах ксилотрофных грибов лиственных формаций доминировал *Stereum hirsutum* (35.3 экз/га), субдоминантами являлись *Bjerkandera adusta* (25.7 экз/га), *Fomes fomentarius* (21.0 экз/га), *Stereum sanguinolentum* (18.6 экз/га), *Trametes versicolor* (16.8 экз/га) и *T. ochraceae* (16.2 экз/га), к массовым сопутствующим видам были отнесены *Piptoporus betulinus* (9.6 экз/га), *Schizophyllum commune* (7.2 экз/га), *Hymenochaete tabacina* (5.4 экз/га), *Fomitopsis pinicola* (4.2 экз/га). В сообществах ксилотрофных макромицетов хвойных формаций доминировал *Stereum sanguinolentum* (26.3 экз/га), субдоминантами являлись *Schizophyllum commune* (18.6 экз/га) и *Gloeophyllum sepiarium* (16.2 экз/га), массовыми сопутствующими — *Fomitopsis pinicola* (10.2 экз/га), *F. rosea* (9.6 экз/га), *Trichaptum fusco-violaceum* (6.6 экз/га), *T. abietinum* (4.8 экз/га).

Согласно данным результатов учетов численности ксилотрофных грибов в хвойных и лиственных формациях в 1998 г., в микобиоте лиственных формаций доминировал *Fomes fomentarius* (209.9 экз/га), к субдоминантам были отнесены *Stereum hirsutum* (94.7 экз/га), *Bjerkandera adusta* (86.3 экз/га), *Piptoporus betulinus* (81.7 экз/га), *Trametes versicolor* (72.5 экз/га), *Lenzites betulinus* (52.7 экз/га); наиболее массовыми сопутствующими видами являлись *Trametes ochraceae* (32.8 экз/га), *Cerrena unicolor* (29.8 экз/га), *Fomitopsis pinicola* (27.5 экз/га), *Pleurotus ostreatus* (22.1 экз/га), *Phellinus igniarius* (16.0 экз/га), *Daedaleopsis tricolor* (9.9 экз/га), *Trametes hirsuta* (9,9 экз/га), *Trichaptum biforme* (9,9 экз/га), *Trametes pubescens* (7.6 экз/га). В микобиоте хвойных формаций в качестве доминантов выступали *Gloeophyllum sepiarium* (221.1 экз/га) и *Stereum sanguinolentum* (188.5 экз/га), к субдоминирующим были отнесены *Exidia sacharina* (72.5 экз/га), *Fomitopsis pinicola* (60.3 экз/га), *Trichaptum abietinum* (56.5 экз/га), *Schizophyllum commune* (48.1 экз/га); наиболее массовыми

сопутствующими видами были *Trichaptum fusco-violaceum* (20.6 экз/га), *Fomitopsis cajanderi* (14.5 экз/га), *F. rosea* (8.4 экз/га), *Lentinus strigosus* (7.6 экз/га).

Таким образом, в сообществах ксилотрофных грибов лесных формаций Висимского заповедника в течение трехлетнего периода происходили структурные перестройки, выражающиеся в смене видов-доминантов и в изменении общей численности видов (рис. 1, рис. 2). Причиной этому явлению послужили естественные природные нарушения в лесных экосистемах (ветровал 1995 г.), в результате которых появились дополнительные незаселенные грибами валежные древесные субстраты, активно колонизируемые в последующее после ветровала время. Кроме того, на численность и видовую структуру микобиоты воздействовали и климатические условия. Так, в наиболее теплый вегетационный период 1998 г. наблюдалось общее увеличение численности грибов, особенно термофильных мезофилов,



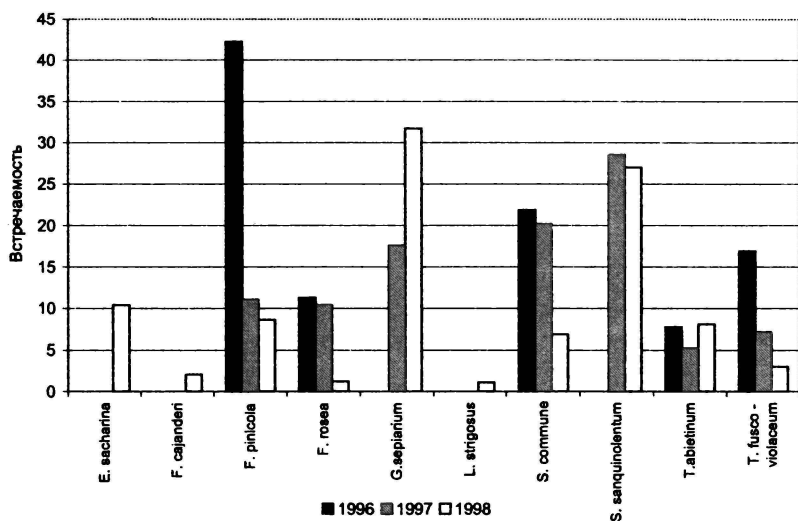


Рис. 2. Микогенные сукцессии в хвойных формациях

характерных для южно-таежной подзоны (например, *Lenzites betulinus*, *Руспорорус cinnabarinus*).

2. Сукцессии ксилотрофных грибов на валеже разных стадий разложения

В данной работе приведена динамика численности видов ксилотрофных макромицетов при разложении валежа на разных стадиях биодеструкции для березы (*Betula pubescens*), ели (*Picea obovata*) и пихты (*Abies sibirica*), поскольку валеж других древесных пород представлен в настоящее время в незначительном количестве. Особенно мало материала накоплено по валежу сосны, так как он разлагается медленно, по сравнению с другими породами, и только в 1998 г. начал колонизироваться *S. sanguinolentum*.

В таблице 1 представлены ксилотрофные грибы, разрушающие березовый валеж. На первой (I) стадии разложе-

**Динамика численности ксилотрофных грибов
при разложении березы**

Виды грибов	Стадии деструкции валежа				
	I	II	III	IV	V
<i>Bjerkandera adusta</i>		34.6	16.1	1.3	
<i>Cerrena unicolor</i>	1.2	10.1			
<i>Dacrymyces chrysospermus</i>		0.3			
<i>Daedaleopsis septentrionalis</i>		0.7	0.3		
<i>D. tricolor</i>	1.8	2.7	2.0		
<i>Datronia mollis</i>		0.3			
<i>Exidia glandulosa</i>			0.7		
<i>Fomes fomentarius</i>		51.3	44.6	6.4	0.3
<i>Fomitopsis pinicola</i>		4.4	8.1	1.3	0.3
<i>Ganoderma applanatum</i>			0.7		
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>			0.3		
<i>Gloeoporus dichrous</i>			0.3		
<i>Hymenochaete tabacina</i>			0.3		
<i>Irpex lacteus</i>		1.3	0.7	0.3	
<i>Laxitextum bicolor</i>			0.7		
<i>Lentinus strigosus</i>		0.3	1.0	0.3	
<i>Lenzites betulinus</i>		20.5	3.0		
<i>Piptoporus betulinus</i>		20.1	20.8		
<i>Phellinus igniarius</i>		1.7	4.7	1.3	
<i>P. laevigatus</i>		1.0			
<i>Pleurotus ostreatus</i>		7.4	4.0		
<i>Plicaturopsis crispa</i>		0.3			
<i>Риснопореллус фульгенс</i>			0.3		
<i>Риснопорус синнабаринус</i>		1.0	0.3		
<i>Schizophyllum commune</i>	8.0	2.0	1.3	0.3	
<i>Stereum hirsutum</i>	1.2	40.6	19.1	0.3	
<i>S. sanguinolentum</i>		1.3	7.7	0.3	
<i>Trametes hirsuta</i>	1.2	3.7	0.7		
<i>T. ochraceae</i>		15.1	6.4	1.3	
<i>T. pubescens</i>		3.0	1.0		
<i>T. versicolor</i>		32.2	7.7	0.3	
<i>Trichaptum bifforme</i>		2.0	2.3	0.3	
Общее количество (экз/га)	13.4	257.9	155.1	13.7	0.6

ния доминирует *Schizophyllum commune* — слабый деструктор древесины, разрушающий преимущественно кору. Остальные виды малочисленны и встречаются преимущественно на ветвях.

На второй (II) стадии деструкции древесины березы доминируют *Fomes fomentarius*, *Stereum hirsutum* и *Bjerkandera adusta*, субдоминантами являются *Trametes versicolor*, *Lenzites betulinus*, *Piptoporus betulinus*. Среди сопутствующих к многочисленным отнесены *Trametes ochraceae*, *Cerrena unicolor*, *Pleurotus ostreatus*, *Fomitopsis pinicola*, *Trametes hirsuta*.

На третьей (III) стадии биодеструкции древесины березы доминирует *Fomes fomentarius*. Среди сопутствующих многочисленными являются *Piptoporus betulinus*, *Stereum hirsutum*, *Bjerkandera adusta*.

На четвертой (IV) стадии биодеструкции древесины березы доминирующим видом снова является *Fomes fomentarius*. Наиболее часто встречаются следующие сопутствующие виды: *Bjerkandera adusta*, *Fomitopsis pinicola*, *Phellinus igniarius*, *Trametes ochraceae*.

Валеж березы пятой (V) стадии деструкции на данном этапе представлен очень слабо. Здесь практически с одинаковой частотой отмечаются базидиокарпы *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*.

На рисунке 3 показаны сукцессии видов дереворазрушающих грибов на разных этапах разложения валежа березы.

В таблице 2 показано изменение численности и видового состава ксилотрофных макромицетов при разложении валежа ели. На основании этих данных можно видеть, что в ходе первого (I) этапа деструкции доминирует *Schizophyllum commune*.

На второй (II) стадии деструкции еловой древесины доминантами являются *Stereum sanguinolentum* и *Gloeophyllum sepiarium*. К наиболее массовым среди сопутствующих относятся *Exidia sacharina*, *Trichaptum abietinum*, *Fomitopsis pinicola*.

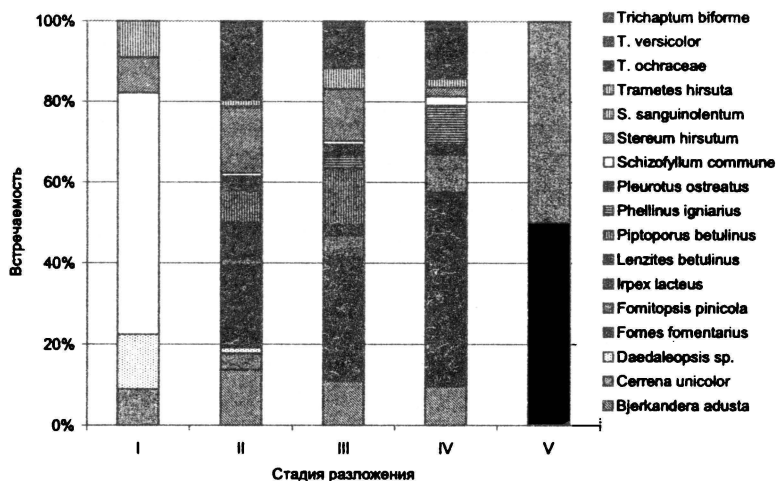


Рис. 3. Сукцессии ксилотрофных грибов при деструкции древесины березы

На третьей (III) стадии деструкции валежа ели доминирует *Gloeophyllum sepiarium*, субдоминантами являются *Fomitopsis pinicola* и *Stereum sanguinolentum*, а наиболее многочисленными сопутствующими видами — *Fomitopsis rosea*, *Trichaptum abietinum*, *Trichaptum fusco-violaceum*.

На четвертой (IV) стадии деструкции елового валежа доминирует *Fomitopsis rosea*, а наиболее массовые среди сопутствующих — *Fomitopsis pinicola* и *Gloeophyllum sepiarium*.

Валеж ели пятой (V) стадии деструкции представлен в очень небольшом количестве. В ходе учетов на нем были отмечены *Pholiota squarrosa*, виды рода *Oligoporus*, *Climacocistis borealis* (рис. 4).

При разложении валежа пихты (данные таблицы 3) на первом (I) этапе доминирует *Schizophyllum commune*.

Доминантом второй (II) стадии деструкции древесины пихты также является *Schizophyllum commune*, но здесь уже

**Динамика численности ксилотрофных грибов
при разложении древесины ели.**

Виды грибов	Стадии деградации валежа				
	I	II	III	IV	V
<i>Antrodia sinuosa</i>			0.3		
<i>Armillaria mellea</i>		0.7			
<i>Bjerkandera adusta</i>		3.4	1.3		
<i>Dichomitus squalens</i>		0.7	0.3		
<i>Dacrymyces chrysospermus</i>		0.3	1.3	0.3	
<i>Exidia sacharina</i>		30.9	1.7		
<i>Fomitopsis cajanderi</i>		2.3	3.0	2.3	
<i>F. pinicola</i>		15.1	12.4	3.7	
<i>F. rosea</i>		3.0	7.0	5.4	
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>		70.1	19.1	3.7	
<i>Hymenochaete tabacina</i>			0.7		
<i>Inonotus leporinus</i>		0.7			
<i>Lentinus strigosus</i>		3.0			
<i>Lenzites betulinus</i>		0.3			
<i>Phellinus chrisoloma</i>		0.3			
<i>Pholiota squarrosa</i>					0.3
<i>Pleurotus ostreatus</i>		2.3	2.3		
<i>Plicaturopsis crispa</i>		0.3			
<i>Pycnoporellus fulgens</i>			0.3		
<i>Schizophyllum commune</i>	20.0	8.7	2.0		
<i>Stereum sanquinolentum</i>	1.3	81.5	11.1		
<i>Trametes hirsuta</i>		0.7			
<i>T. ochraceae</i>		0.3			
<i>T. versicolor</i>		2.0	0.7		
<i>Trichaptum abietinum</i>		16.8	6.0		
<i>T. fusco - violaceum</i>		5.4	5.0	0.7	
Общее количество (экз/га)	21.3	248.8	74.5	16.1	0.3

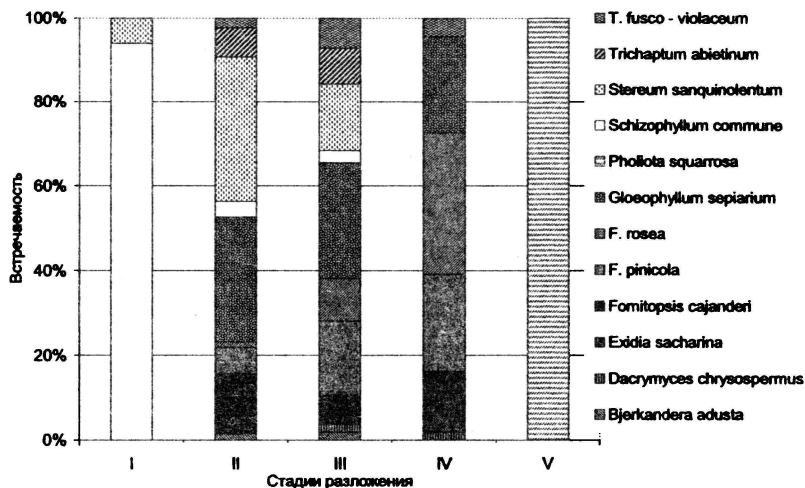


Рис. 4. Сукцессии ксилотрофных грибов при деструкции древесины ели.

появляются и массовые сопутствующие виды: *Gloeophyllum sepiarium*, *Stereum sanguinolentum*.

На третьей (III) стадии деструкции пихтового отпада доминирует *Gloeophyllum sepiarium*, а из сопутствующих наиболее часто встречаются *Schizophyllum commune*, *Trichaptum abietinum*, *T. fusco — violaceum*.

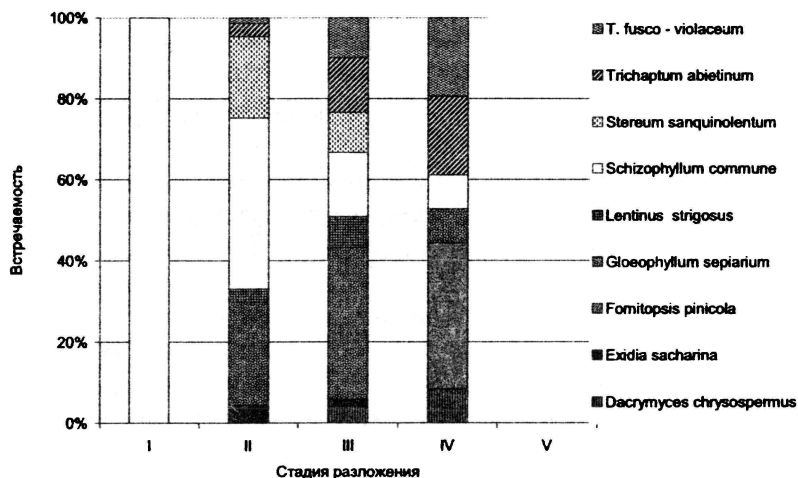
На четвертой (IV) стадии разложения доминантом выступает *Fomitopsis pinicola*, из сопутствующих видов более часто встречаются *Trichaptum abietinum*, *T. fusco — violaceum*.

На пятой (V) стадии разложения древесины пихты грибы не обнаружены.

Сукцессии видов на разных этапах разложения валежа пихты приведены на рис. 5.

**Динамика численности ксилотрофных грибов
при разложении древесины пихты**

Виды грибов	Стадии деградации валежа				
	I	II	III	IV	V
<i>Antrodia serialis</i>				0.3	
<i>Dacrymyces chrysospermus</i>			0.7	0.3	
<i>Exidia sacharina</i>		2.3	0.3		
<i>Fomitopsis pinicola</i>				1.3	
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>		13.1	6.4	0.3	
<i>Lentinus strigosus</i>		1.7	1.3		
<i>Phellinus hartigii</i>		0.3			
<i>Schizophyllum commune</i>	11	21.8	2.7	0.3	
<i>Stereum sanquinolentum</i>		10.4	1.7		
<i>Trichaptum abietinum</i>		1.7	2.3	0.7	
<i>T. fusco - violaceum</i>		0.7	1.7	0.7	
<i>Trametes versicolor</i>		0.3			
Общее количество (экз/га)	11	52.3	17.1	3.9	



**Рис. 5. Сукцессии ксилотрофных грибов
при деградации древесины пихты**

3. Физиологические типы ксилотрофных грибов

Декомпозиция древесины ксилотрофными грибами в природе идет в зависимости от их ферментовооруженности, в основном, двумя способами: либо разрушается только целлюлоза клеточных стенок, либо кроме целлюлозной части древесины разлагается также и лигнин.

Роль целлюлозоразрушающих грибов для лесных экосистем исключительно важна, так как лигнинсодержащие остатки древесины очень стабильны и сохраняются в почве многие сотни лет. В хвойных лесах они могут накапливать более 30% объема питательных веществ верхних почвенных горизонтов (Mc Fee & Stone, 1966). Почвы с большим количеством лигнинсодержащих остатков имеют высокую водопоглощающую способность, являются благоприятными для развития микориз и несимбиотической фиксации N, имеют высокую катионообменную способность и оптимальную кислотность. В таких почвах наблюдается тенденция к повышению температуры. Все эти характеристики почвы очень важны для развития хвойных пород, особенно в местах с суровыми климатическими условиями (Larsen et al., 1980).

Наибольшее количество видов целлюлозоразрушающих грибов лесных сообществ Висимского заповедника представлено в хвойных формациях (Ставишенко, 1997). По мере разложения валежа хвойных пород (от первой стадии к пятой) наблюдается увеличение долевого участия грибов, вызывающих деструктивный тип гнили. Так, в еловой формации целлюлозоразрушающие грибы на II стадии разложения древесины составляют 36.4%, на III — 56.1%, на IV — 93.8%, на V стадии (по предварительным данным) преобладают виды р. *Oligorogus*; в пихтовой формации доля целлюлозоразрушающих грибов на II стадии составляет 25%, на III — 37.4%, на IV — 41%. На основании этих данных можно заключить, что в хвойных формациях деструктивный путь разложения древесины выражен в значительной степени.

В лиственных формациях на всех этапах деструкции древесины преобладает коррозионный путь. Однако, на поздних

стадиях разложения некоторая часть валежа остается питательным субстратом только для целлюлозоразрушающих грибов.

4. Фитопатогенные сукцессии

Ксилотрофы, разлагающие древесину живого дерева, определяют фитопатогенный путь микогенных сукцессий (Мухин, 1993).

Детальные фитопатологические исследования в лесах Висимского заповедника не проводились, однако, при проведении массовых учетов базидиокарпов и в ходе инвентаризации микобиоты были получены данные по видовому составу патогенных ксилотрофов и количеству некоторых из них (без учета скрытых гнилей).

Фитопатогенные сукцессии в лиственных формациях

В березовой формации данный тип сукцессий определяет растущий только на живых стволах *Inonotus obliquus* — чага (4 экз/га). Гораздо реже встречаются на живых стволах берез *Phellinus igniarius* (1.7 экз/га) и *Fomes fomentarius* (0.7 экз/га), *Piptoporus betulinus* (единично, на усохшей ветви живого дерева).

В долинных лесах на живых стволах и ветвях *Salix sp.* развивается *Phellinus punctatus* (0.8 экз/га), на живых ветвях *Padus avium* — *Trametes hirsuta* и *T. versicolor* (отмечены единично).

Фитопатогенные сукцессии в хвойных формациях

Из наиболее опасных патогенов в микобиоте хвойных формаций отмечены следующие виды:

— *Heterobasidion apposum* (на корнях живого кедра, на валежном стволе ели),

— *Phellinus pini* (на стволе растущей сосны),

— *P. hartigii* (единично на стволах живых деревьев и на валеже пихты 0.3 экз/га),

— *Armillaria mellea* (на комлевой части ствола усохшей ели)

Кроме этих видов, встречаются характерные для сообществ ксилотрофных грибов ненарушенных темнохвойных формаций *Climacocystis borealis* (на валеже, сухостое ели, кедр, пихты

и единично — на корнях и стволе растущих елей), *Inonotus leporinus* (на сухостойных деревьях ели, 0.7 экз/га), *Phellinus chrysoloma* (на сухостое и пнях ели).

На старых растущих деревьях ели отмечен *Fomitopsis pinicola* (0.7 экз/га).

ВЫВОДЫ

1. Аллогенные сукцессии формационных сообществ ксилотрофных макромицетов в лесных экосистемах Висимского заповедника происходят в результате природных нарушений (ветровал 1995 года) и под воздействием ежегодно меняющихся климатических условий.

2. В процессе микогенного разложения древесины выявлены видовые и структурные перестройки формационных биот ксилотрофных макромицетов — автогенные сукцессии, обусловленные различной функциональной значимостью видов.

3. В биоте ксилотрофных базидиомицетов лиственных формаций лесных экосистем Висимского заповедника преобладают массовые виды, определяющие коррозионный путь биодеструкции. В биоте хвойных формаций — около половины общей численности массовых видов представлены целлюлозоразрушающими грибами. Кроме того, в процессе разложения хвойной древесины наблюдается увеличение долевого участия целлюлозоразрушающих грибов, численность которых на поздних стадиях деструкции составляет около 70%.

4. Патогенные виды макромицетов, обеспечивая прижизненное разложение древесины растущих деревьев и ускоряя биогенный круговорот, не увеличивают своей численности в результате микогенных сукцессий и являются естественным компонентом микобиоты квазинатуральных лесных сообществ Висимского заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Гордиенко П.В. Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биоценозах среднего Сихотэ-Алиня: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979.

- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 232с.
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная промышленность, 1967. 276 с.
- Ставищенко И. В. Микологический мониторинг в Висимском заповеднике // Проблемы охраны окружающей Среды Уральского региона: Тез. докл. научно-практического семинара на международной выставке «Уралэкология — 97», 1997. С. 164–165.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 324с.
- McFee W. W., Stone E. L. The persistence of decaying wood in the humus layers of northern forests // Proc. Soil. Sci. Am., 1966 N. 30. P. 513–516.
- Larsen M. J., Harvey A. E., Jurgensen M. F. Residue decay processes and associated environmental functions in northern Rocky Mountain forests // Environmental Consequences of Timber Harvesting in Rocky Mountain Coniferous Forests: Gen. Tech. Rep. U. S. D. A.: For. servis, 1980. INT 90. P. 157–174.

РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ КСИЛОТРОФНЫМИ БАЗИДИОМИЦЕТАМИ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Брындина Е.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН

The analysis of destructional activity of wood-rotting fungi in the area of a copper-melting factory is carried out. Along with strong degradation of phytocenoses caused by airborne emissions structural changes in wood-decaying fungal communities are observed: the change of dominant species, the increase in eurytrophes percentage, sharp decrease in the number of colonised boles that reduces a speed of wood destruction.

Ксилотрофные базидиомицеты являются обязательным компонентом лесных экосистем, контролирующим процессы разложения древесины. Техногенное загрязнение приводит к существенным изменениям в деятельности микоценозов на экосистемном уровне, связанным, в первую очередь, со структурными перестройками сообществ дереворазрушающих грибов. Это может явиться причиной нарушения целостности экосистемы. Поэтому, важность анализа выявленных изменений интенсивности биодеструкционных процессов в градиенте техногенной нагрузки не вызывает сомнений.

В данной статье представлен анализ большей частью косвенных данных по деструкционной активности ксилотрофных базидиомицетов, свидетельствующих о том, что структурные перестройки сообществ дереворазрушающих грибов накладывают свой отпечаток на активность микокомпонента в разных зонах токсической нагрузки.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проекты 97-04-50130 и 98-04-48768).

МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Исследования проведены на экотоксикологическом полигоне Института экологии растений и животных УрО РАН, расположенном в районе действия медеплавильного завода. Описание структуры и объема выбросов, а также характера техногенной трансформации лесных экосистем приведено в работе Е.Л. Воробейчика с соавт. (1994). Ключевые участки заложены в трех зонах нагрузки: импактной (на расстоянии от 0,2 до 1 км от границы завода), буферной (от 1 до 8 км) и фоновой (от 9 до 10 км при маршрутном учете и от 29 до 30 км при учете на пробных площадях). На всех участках преобладают ельники-пихтарники разных растительных ассоциаций с вкраплениями вторичных березняков на серых лесных и бурых горно-лесных почвах. В импактной зоне концентрации подвижных форм тяжелых металлов в почве значительно превышают фоновый уровень: Cu — в 5–7, Pb — в 13,8–19,5, Cd — в 7,4–12,3 раза. С удалением от завода загрязнение территории экспотенциально уменьшается. Общий индекс загрязнения (показывает во сколько раз превышены над фоном концентрации Cu, Pb, Cd в верхнем слое почвы) равен: в буферной зоне — 4,0–7,2, на фоновой территории — 1,0–2,4 (Воробейчик и др., 1994) — 2.

Анализ структуры микоценозов проведен в июле-августе 1994 г методом маршрутных учетов. Общая площадь обследованной территории — 12 га. На каждом ключевом участке отмечали количество встреч всех видов ксилотрофных базидиомицетов на субстратах всех пород (учитывались только легкодиагностируемые виды, большей частью трутовые грибы). В июле-августе 1996 г учет численности ксилотрофных базидиомицетов проведен методом пробных площадей (30 площадок 10×10 м). При определении грибов использованы отечественные определители (Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

К наиболее информативным показателям интенсивности биодеструкционных процессов в лесных экосистемах, на наш взгляд, относятся численность, видовая и трофическая струк-

тура микоценозов. Деградация лесных фитоценозов в градиенте токсических нагрузок вызвала резкое изменение структуры комплекса ксилотрофных базидиомицетов, в частности, комплекса доминантных видов микосообществ. На основании этого, можно выделить ряд зон, отличающихся по данному признаку (Таблица 1).

Таблица 1

**Доминантные виды ксилотрофных базидиомицетов
в зонах с различной нагрузкой**

<i>Импактная</i>	<i>Буферная</i>	<i>Фоновая</i>
<i>Хвойный субстрат</i>		
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>
	<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	<i>Hymenochaete mougeotii</i>
	<i>Fomitopsis pinicola</i>	
<i>Лиственный субстрат</i>		
<i>Fomes fomentarius</i>	<i>Fomes fomentarius</i>	<i>Piptoporus betulinus</i>
<i>Stereum hirsutum</i>	<i>Fomitopsis pinicola</i>	<i>Fomes fomentarius</i>
<i>Fomitopsis pinicola</i>	<i>Trichaptum biforme</i>	

Каждой зоне присущ свой комплекс доминантных видов. К доминантным видам ксилотрофных базидиомицетов, способствующих разложению древесных остатков хвойных пород (рассматривается на примере деструкторов остатков *Abies*), относятся *G. sepiarium*, *T. fuscoviolaceum*, *F. pinicola*, *H. mougeotii* (Таблица 2).

К доминантным видам ксилотрофных базидиомицетов, способствующих разложению древесных остатков лиственных пород (рассматривается на примере деструкторов остатков *Betula*) относятся *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *T. biforme*, *S. hirsutum*, *P. betulinus* (Таблица 2).

Таблица 2

**Структура комплекса доминантных видов
ксилотрофных базидиомицетов основных
лесообразующих пород в зонах с различной нагрузкой**

Показатель	Зона нагрузок		
	Импактная	Буферная	Фоновая
<i>Пихта</i>			
<i>Доля вида в общем числе встреч, %</i>			
Trichaptum fuscoviolaceum (Ehrenb.:Fr.) Ryv.	7,2	53,2	57,5
Gloeophyllum sepiarium (Fr.) Karst.	78,6	13,5	0,9
Fomitopsis pinicola (Swartz.; Fr.) Karst.	7,2	13,4	4,4
Hymenochaete mougeotii (Fr.) Cooke	-	8,0	33
<i>Береза</i>			
<i>Доля вида в общем числе встреч, %:</i>			
Fomes fomentarius (L.; Fr.) Fr.	43,8	54,4	57,9
F. pinicola (Swartz.; Fr.) Karst.	12,5	15,3	7,9
Stereum hirsutum (Willd.; Fr.) Gray	25,0	2,4	2,1
Trichaptum bifforme (Fr. in Kl.) Ryv.	6,3	11,8	8,2
Piptoporus betulinus (Bull.; Fr.) Karst.	-	4,3	12,4

Важная характеристика структуры микоценоза — соотношение видов ксилотрофных базидиомицетов по их преимущественной приуроченности к остаткам определенных видов деревьев. В зависимости от спектра поражаемых пород выделяют три трофические группы — эвритрофы первого порядка (развиваются на древесине всех основных лесообразующих пород), эвритрофы второго порядка (развиваются на древесине хвойных или лиственных пород), стенотрофы (развиваются на остатках какой-либо одной породы).

На загрязненных территориях увеличена доля эвритрофных видов (Таблица 3).

Здесь активизируют свою деятельность *G. sepiarium*, *C. unicolor*, *Trametes versicolor* (L.; Fr.) Pil., *S. hirsutum*, *Shizophyllum commune* Fr.. Поэтому эти виды можно выделить в комплекс антропоотолерантных, образующих «пионерные» групп-пировки.

Таблица 3

Встречаемость эвритрофов в зонах с различной нагрузкой

Параметр	Зона нагрузок		
	Импактная	Буферная	Фоновая
Встречаемость эвритрофов, %	97,7	87,9	70,8

Численность ксилотрофных базидиомицетов — один из наиболее информативных показателей степени заселения древесных остатков и важный косвенный показатель интенсивности биодеструкционных процессов в лесной экосистеме. В микологии общепринято, что показателем численности для дереворазрушающих грибов является количество субстратов, на котором развивается тот или иной вид, тем более, что «дискретность древесных остатков делает такую оценку сравнительно простой процедурой» (Мухин, 1993, с. 120).

В Таблице 4 представлены данные по изменению численности ксилотрофных базидиомицетов в разных зонах нагрузки. К сожалению, метод маршрутного учета является менее точным для оценки встречаемости ксилотрофов, поэтому полученные им значения оказались несколько заниженными. Однако, это не помешало выявить общую тенденцию — уменьшение степени заселения древесных остатков в градиенте техногенной нагрузки. Так, в буферной зоне, по данным маршрутного учета, численность дереворазрушающих грибов на хвойном субстрате близка к фоновому значению, на лиственном — уменьшена в 2,0 раза; по данным учета на пробных площадях, численность

ксилотрофов на хвойном субстрате снижена в 2,3 раза. К сожалению, у нас нет возможности привести достоверные данные по заселению листовного субстрата в связи с преобладанием на отобранных площадках хвойных пород. В импактной зоне численность снижена, соответственно, в 5,3; 23,5 и 45,9 раз.

Таблица 4

**Численность ксилотрофных базидиомицетов
в зонах с различной нагрузкой**
(число встреч заселенных единичных субстратов, шт\га).

Численность грибов	Зона нагрузок		
	Импактная	Буферная	Фоновая
Маршрутный учет:			
на хвойном субстрате	9,6	57,5	51,3
на листовном субстрате	8,3	97,8	194,6
Учет на пробных площадях:			
на хвойном субстрате	16,7	333,3	766,7
на листовном субстрате	0,0	50,0	0,0

Необходимо подчеркнуть, что полевая методика оценки численности не позволяет учесть грибы при отсутствии плодовых тел на субстрате. Однако, по нашим данным, например, в зоне повышенной токсической нагрузки значительное число деревьев имеют «скрытую» стволую гниль (Таблица 5). Поэтому численность ксилотрофных базидиомицетов и их биогеоэкологическая роль оказываются заниженными.

Однако, несмотря на то, что оценка пораженности древесных субстратов ксилотрофами занижена, численность последних в градиенте токсической нагрузки резко падает.

Заселение древесных остатков ксилотрофными базидиомицетами является одним из основных факторов, контролирующей интенсивность биологического разложения древесины в естественных условиях. Необходимо учитывать то, что снижение общей численности дереворазрушающих грибов на техногенных

территориях приводит к неравномерному заселению древесных остатков и, в конечном итоге, тормозит их утилизацию.

Очевидно, что заселение субстратов — процесс детерминированный многими факторами. При равенстве условий, главными могут быть чисто стохастические факторы — случайное попадание спор грибов на отдельные древесные остатки и соответственно быстрое их заселение и разложение (Мухин, 1993).

Таблица 5

**Встречаемость деревьев со «скрытой»
стволовой гнилью в зонах с различной нагрузкой
(на примере пихты)**

Параметр	Зона нагрузок		
	Импактная	Буферная	Фоновая
Число обследованных деревьев, шт	35	58	76
Доля деревьев со «скрытой» стволовой гнилью, % от числа обследованных деревьев	28,6	12,1	13,2

Примечание. Учет проведен методом пробных площадей.

В градиенте техногенной нагрузки роль стохастических факторов, возможно, будет уменьшаться. При неблагоприятных условиях, какие наблюдаются в импактной зоне, основная роль в регуляции заселения будет принадлежать абиотическим факторам — термо- и гидрорежиму и др. Лимитирующими факторами заселяемости и соответственно последующего быстрого разложения древесины будут являться доля прорастающих спор и скорость роста мицелия, то есть скорости освоения субстрата и утилизации пищевых ресурсов.

По мере удаления от источника эмиссии давление со стороны абиотических факторов будет снижаться, условия будут постепенно оптимизироваться, что, соответственно, благоприятно отразится на скорости заселения древесных остатков и их последующем разложении.

Косвенными показателями скорости заселения и разложения древесных остатков могут служить количество особей в различного типа группировках на единичном субстрате и высота подъема плодовых тел по стволу.

Надо отметить, что в градиенте техногенной нагрузки наблюдается тенденция уменьшения количества индивидуумов на единичном субстрате и высоты подъема плодовых тел по стволу. Так, например, средняя максимальная высота подъема карпофоров по стволу составила в импактной зоне 50–52, в буферной — 122–161 и фоновой — 162 см.

По мере снижения техногенного давления на экосистемы, происходит оптимизация условий среды обитания, что, соответственно, отражается на распределении ксилотрофных базидиомицетов по субстратам различного типа. В импактной зоне микобиота в большей степени предпочитает заселять валежные стволы, нежели сухостой и пни.

Возможно, это связано с тем, что «валеж как субстрат для ксилотрофов обладает рядом специфических благоприятных экологических свойств, так как находится в непосредственном контакте с почвой и подвергается более интенсивному, чем сухостой и пни, разложению напочвенными и почвенными деструкторами» (Бурова, 1986, с. 124). Сухостойные стволы — совершенно иное с экологической точки зрения местообитание для дереворазрушающих грибов. Здесь наблюдаются более резкие колебания термо- и гидрорежимов, особенно в условиях техногенной нагрузки. Очевидно, что распределение ксилотрофных базидиомицетов фоновой территории по древесным остаткам более равномерное. Это связано, в первую очередь, с большим видовым богатством сообществ дереворазрушающих грибов на территориях, не подверженных действию загрязнения промышленными выбросами.

Известны два способа заселения субстрата ксилотрофными базидиомицетами: спорами, переносимыми воздушными потоками, и мицелиальными тяжами через почву и подстилку. Виды, расселяющиеся спорами, способны к быстрому заселению субстратов, но обладают пониженной конкурентоспособно-

стью в сравнении с колонизирующим субстрат мицелием. Первые образуют в ходе гетеротрофной сукцессии «пионерные» группировки (Coates, Rayner, 1985, 1985а, цит. по: Мухин, 1993), тогда как вторые — своего рода климаксные сообщества. В градиенте загрязнения по мере оптимизации условий происходит постепенное вытеснение «пионерных» спороколонизирующих видов, таких как *Gl. sepiarium*, *S. unicolor*, *T. versicolor*, *S. commune*.

Уменьшение численности грибов разных групп в условиях техногенной нагрузки меняет относительную значимость отдельных путей микогенного разложения древесины. В фитоценозах исследуемого района преобладает сапротрофный путь деструкции древесного опада и его значение возрастает по мере приближения к источнику эмиссии (Таблица 6).

Соответственно снижается значение альтернативного — фитопатогенного пути, обусловленного деятельностью паразитических ксилотрофных базидиомицетов, таких как *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *H. mougeotii*, *I. obliquus*, *Ph. chrysoloma*, *Ph. tremulae*, *Ph. igniarius* (L.; Fr.) Quel. Их деятельность направлена на уменьшение периода жизни деревьев, и, как следствие, времени разложения древесины (Мухин, 1993).

Среди ксилотрофных базидиомицетов можно выделить два физиологических типа: лигнинразрушающие грибы, вызывающие белую гниль древесины, и целлюлозоразрушающие, ассоциирующиеся с бурой гнилью древесины. В основе данных физиологических типов лежат особенности ферментативного аппарата гриба (Мухин, 1993).

В буферной зоне в 1,9 раза увеличивается доля видов — целлюлозоразрушителей и в 2,1 раза — количество субстратов, пораженных бурой гнилью; в импактной зоне, соответственно, в 4,0 и 3,0 раза (Таблица 6).

Грибы бурой гнили представлены в основном в комплексе дереворазрушителей хвойного субстрата. Деструктивное разложение наиболее выражено в условиях импактной зоны (Таблица 6).

**Пути разложения древесного опада ксилотрофными
базидиомицетами в зонах с различной нагрузкой**

Параметр	Зона нагрузок		
	Импактная	Буферная	Фоновая
<i>Путь разложения, доля, %</i>			
<i>Сапротрофный</i>	100,0	95,3	88,7
<i>Фитопатогенный</i>	0,0	4,7	11,3
<i>Бурые гнили древесины</i>			
<i>Доля видов целлюлозоразрушителей, % от общего числа видов</i>	36,4	17,5	9,1
<i>Доля субстратов, пораженных бурой гнилью, %</i>	46,5	32,0	15,6
<i>Соотношение физиологических типов (Ц:Л) грибов</i>			
<i>Хвойного субстрата</i>	1:0,3	1:2,2	1:2,0
<i>Лиственного субстрата</i>	1:3,0	1:8,5	1:13,0

Возможно, это обусловлено тем, что целлюлозоразрушающие грибы способны успешно развиваться в местообитаниях с коротким вегетационным сезоном (Gilbertson, Ryvardeen, цит. по: Мухин, 1993). На техногенных территориях уменьшение суммарного периода функционирования ксилотрофных базидиомицетов обусловлено, главным образом, действием неблагоприятных абиотических и антропогенного факторов. Целлюлозоразрушающие грибы, вероятно, быстрее заселяют и осваивают субстрат как раз за счет способности к регуляции метаболизма и микросреды в резко изменяющихся, непостоянных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог, можно констатировать изменение биоценотической функции ксилотрофных базидиомицетов при техногенной нагрузке вследствие деградации микоценозов. Это связано со снижением численности дереворазрушающих грибов, сменой доминирующих видов, сопровождающейся угнетением или элиминацией более чувствительных и компенсаторным увеличением обилия антропотолерантных видов; изменением трофической структуры в сторону уменьшения участия паразитических и стенотрофных видов и увеличения доли видов —

целлюлозоразрушителей; смещении максимума численности на более оптимальные субстраты и увеличении доли спороколонизирующих видов. На основании этих, а также ряда косвенных данных (снижение высоты подъема плодовых тел по стволу) можно сделать вывод об ингибировании процесса деструкции древесины на техногенных территориях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А.С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1006 с.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Порядок Афиллофоровые. Вып. 1. Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые // Определитель грибов СССР. Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Мухин В.А. Ксилотрофные базидиомицеты Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.

южнотаежному лесорастительному округу Среднеуральской низкогорной провинции. Исследования проведены на постоянных пробных площадях в коротко- и длительно-производных лесах с преобладанием ели сибирской и пихты сибирской.

Для изучения особенностей микоризообразования у ювенильных особей темнохвойных (возраст 2 года) отобрано по 30–100 экземпляров растений с древесных остатков, разлагающихся по типу бурой и белой гнили. На этих же пробных площадях собраны растения, укореняющиеся на поверхности почвы, которые послужили своеобразным контролем. Наличие микориз и их количество определялось под биноклем. Строение микориз изучено с использованием традиционных (Селиванов, 1981) и оригинальных (Веселкин, 1997, 1999а) методических разработок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные морфометрические параметры двулетних особей ели и пихты, произрастающих на валеже в южнотаежных темнохвойных лесах Среднего Урала, описаны ранее (Веселкин, 1998), там же приводятся основные количественные характеристики микоризообразования.

Главной отличительной чертой микоризных ассоциаций, формирующихся на разлагающейся древесине, по сравнению с лесной почвой, является меньшая интенсивность преобразования сосущих корней в микоризы. Так у всходов пихты при произрастании на поверхности почвы значения интенсивности микоризации составляют в среднем $80.63 \pm 1.94\%$, в то время как на валеже, разлагающемся с участием грибов белой гнили — $69.34 \pm 2.50\%$, а на валеже с бурой гнилью — $68.47 \pm 4.11\%$. Аналогичные оценки для ели составляют $91.38 \pm 3.60\%$, $80.76 \pm 2.91\%$ и $80.38 \pm 2.84\%$. Среди особей хвойных, собранных с валежа, часть растений (3.7–12.9%) оказались полностью безмикоризными (Таблица 1) с неметаморфизированными всасывающими корнями и нередко с корневыми волосками. Слабомикоризованные растения также чаще встречаются на древесных остатках чем на поверхности почвы. Основываясь на этих данных, можно считать, что в условиях темнохвойной юж-

**Частота встречаемости растений с разной
интенсивностью микоризации в различных
микроместообитаниях, %**

Группа растений и диапазон значений интенсивности микоризации, %		Ель сибирская			Пихта сибирская		
		Белая гниль	Бурая гниль	Почва	Белая гниль	Бурая гниль	Почва
Немикоризованные	0	6.45	4.76	0.00	3.70	12.90	0.00
Очень слабо микоризованные	1-10	0.00	0.00	0.00	4.94	0.00	0.00
Слабомикоризованные	11-60	8.06	6.35	2.55	18.52	16.13	10.71
Среднемикоризованные	61-90	32.26	42.86	22.45	39.51	48.39	59.29
Сильномикоризованные	91-100	53.23	46.03	75.00	33.33	22.58	30.00

ной тайги в разлагающемся валеже, как правило, имеются грибы, способные формировать микоризные ассоциации с хвойными растениями. Однако в 5–10% случаев в толще древесных остатков отсутствуют propagулы микоризообразователей или условия для их развития, и микоризы в этих случаях не образуются.

На следующем этапе, после установления факта постоянного присутствия микоризообразователей на валеже, желательно исследовать различия и особенности видового состава грибов, формирующих микоризы на валеже и в толще лесных почв. По литературным данным, на валежной древесине встречаются плодовые тела таких родов микоризных грибов как *Leccinum*, *Tylophillus*, *Boletinus*, *Suillus*, *Xerocomus*, *Laccaria*, *Lactarius*, *Russula*, *Paxillus*, *Tricholoma*, *Cortinari*, *Dermocybe*, *Thelephora*, *Amphinema*, *Ramaria*, *Peziza* (Степанова, Сирко, 1977; Петренко, 1978; Шубин, 1988), то есть вполне обычных для бореальной зоны микоризообразователей. Нами не проводилось изучения видового состава грибов, плодоносящих на валеже. Однако, известно, что можно оценить своеобразие состава микоризообразователей в различных условиях, изучая разнообразие собственно микориз, основываясь на особенностях их внутреннего и внешнего строения (Deacon et al., 1983; Danielson,

Ruden, 1989). Микоризы образуемые одним и тем же видом или близкородственными видами грибов имеют сходное строение, как правило, более или менее отличающееся от строения микориз других, таксономически более удаленных видов (Чумак, 1981; Godbout, Fortin, 1984; Gronbach, Agerer, 1986).

Всего, на основании классификации, учитывающей макроскопические признаки микориз (Веселкин, 1997), у всходов в разных микроместообитаниях выявлено 11 морфотипов микориз, а в каждом варианте — от 5 до 9 морфотипов (Таблица 2). Во всех микроместообитаниях более 60% микориз имеют однотипное строение — бурые (от светлого до темного) микоризы без поверхностных гифальных образований, различимых под бинокулярной лупой — морфотип Б1. Из других разновидностей более 10% всех микориз образуют в некоторых случаях четыре морфотипа — Б4, Б6, Б8 и Ч1, а остальные, как правило, встречаются редко.

Анализируя представленные данные, можно заключить, что наборы морфотипов микориз в разных микроместообитаниях являются схожими, а различия вариантов обусловлены, в основном, присутствием или отсутствием малообильных разновидностей. Заметной приуроченности определенных морфотипов к какому-либо типу субстрата не выявляется, за исключением лишь микориз морфотипа Ч1. У обоих исследованных видов растений эти микоризы (черные, без поверхностных гифальных образований) заметно чаще встречаются на валеже с бурой гнилью, чем в других условиях произрастания. Отметим, что у всходов ели, произрастающих на древесных остатках с белой гнилью, присутствует довольно много (около 30%) бурых микориз с обильным поверхностным «войлоком» из светлоокрашенных грибных гиф (морфотипы Б4 и Б6), которые заметно слабее представлены в других микроместообитаниях, однако у всходов пихты эта закономерность не выражена.

В ходе исследования анатомических особенностей строения микориз всего обнаружено 14 подтипов грибных чехлов, а в каждом варианте — от 7 до 10 подтипов, среди которых представлены чехлы всех основных планов строения: плектенхиматические, псевдопаренхиматические, двойные и бесструктурные (Таблица 3).

Обилие микориз разных морфотипов в различных микроместообитаниях, % от общего количества микориз

Группы морфотипов и морфотипы микориз		Ель сибирская			Пихта сибирская		
		Белая гниль	Бурая гниль	Почва	Белая гниль	Бурая гниль	Почва
Бурые	Б1	64.28	62.57	75.74	81.41	67.67	80.78
	Б4	11.31	3.71	3.16	2.98	-	2.01
	Б5	1.02	1.68	0.31	0.53	7.51	0.26
	Б6	19.18	8.34	6.89	9.59	5.12	7.14
	Б8	3.10	14.30	9.02	2.14	-	2.11
Черные	Ч1	1.02	8.74	2.56	1.32	19.23	2.04
	Ч2	0.09	0.28	1.94	2.03	0.47	4.57
	Ч4	-	0.28	-	-	-	-
	Ч6	-	-	-	-	-	1.09
	Ч7	-	0.10	-	-	-	-
Зеленые	З1	-	-	0.78	-	-	-
Всего морфотипов		7	9	8	7	5	8

Во всех исследованных микроместообитаниях отмечены чехлы подтипов А, В, ВF, F и микоризы с бесструктурными грибными чехлами, остальные разновидности обнаружены в 1–4 проанализированных выборках. Наиболее часто встречающиеся подтипы являются и самыми обильными: микоризы с чехлом В образуют от 21 до 62% всех микориз, микоризы с чехлом F — от 12.5 до 32%. Довольно многочисленны микоризы с бесструктурными чехлами — 10–17%. Из разновидностей, которые отмечены не во всех вариантах, только микоризы с чехлом I могут формировать более 10% всех микориз (у обоих видов растений на валеже с бурой гнилью).

На разлагающихся древесных остатках отмечено меньшее чем на почве богатство подтипов со сложными (псев-

**Обилие микориз с чехлами разных подтипов
в различных микроместообитаниях,
% от общего количества микориз**

Типы и подтипы микоризных чехлов		Ель сибирская			Пихта сибирская		
		Белая гниль	Бурая гниль	Почва	Белая гниль	Бурая гниль	Почва
Плектенхимитические	A	3.53	8.33	2.25	10.25	1.72	4.78
	B	62.35	43.05	31.46	35.89	31.03	20.74
	C	1.18	4.16	-	-	-	-
	E	-	-	-	1.28	-	-
Переходные	BF	3.53	4.16	10.11	7.69	13.79	17.02
Псевдопаренхиматические	F	17.64	12.50	31.46	15.38	31.03	31.91
	G	-	2.78	4.50	6.41	-	7.45
	H	-	-	-	3.84	1.72	1.60
	I	-	11.11	1.12	-	8.62	2.13
Двойные	K	-	2.78	-	-	-	-
	N	1.18	-	-	-	-	-
	O	-	1.39	1.12	-	-	-
	P	-	-	2.25	-	-	1.06
	Q	-	-	1.12	1.28	-	1.60
Бесструктурные		10.59	9.72	14.61	17.95	12.07	11.70
Всего подтипов		7	10	10	9	7	10

допаренхиматическими и двойными) чехлами: на валеже с белой гнилью — 2 подтипа (ель) и 4 (пихта), на валеже с бурой гнилью — 5 и 3, на почве — по 6 подтипов у обоих видов. Таким же образом в рассматриваемом ряду микроместообитаний изменяется и обилие микориз с данными чехлами: лучше всего они представлены у всходов с почвы

(41.57—45.75% всех микориз), в то время как на валеже с бурой гнилью на них приходится от 30.56 до 41.37%, а на валеже с белой гнилью — от 18.82 до 26.91%. Таким образом, закономерность большего обилия псевдопаренхиматических и двойных чехлов при произрастании растений на почве отчетливо просматривается в отношении обоих видов хвойных, при этом крайние оценки различаются в 1.7—2.2 раза. Противоположным образом изменяется представленность микориз с плектенхиматическими чехлами. На разлагающихся древесных субстратах относительная значимость плектенхиматических чехлов, по сравнению с их обилием на почве (25.52—33.89%), увеличивается: на бурой гнили в 1.3—1.6 раза (до 32.57—55.54%), а на белой — в 1.8—2 раза (до 47.42—67.06%).

Микоризы на корнях одного растения формируются, как правило, несколькими видами грибов. Для исследования индивидуального спектра микоризообразователей всходы представляют удобный объект, так как у них может быть отпрепарирована и проанализирована вся корневая система. Данные, представленные в таблице 4, показывают, что количество разновидностей микориз на корнях одной особи закономерно изменяется в зависимости от занимаемого микроместообитания. У всходов, произрастающих на валеже, более 50—60% особей имеют микоризы только одной разновидности, а на долю особей с 3—4 морфотипами микориз приходится около 10%. У всходов, собранных с почвы около 50% особей имеют микоризы двух морфотипов, а доля всходов с 3—4 разновидностями составляет 16—20%.

Представленные данные, характеризующие особенности разнообразия эктомикориз всходов ели сибирской и пихты сибирской при произрастании на валеже, позволяют сделать следующие основные заключения. Первое: основное количество микориз у всходов (70—90%) представлено разновидностями, одинаково встречающимися во всех рассмотренных микроместообитаниях. Второе: некоторые разновидности микориз или их группы со сходным строением проявляют тенденцию преиму-

Доля всходов с различным числом морфотипов микориз в различных микроместообитаниях, % от всего количества растений

Количество морфотипов микориз у одного растения	Ель сибирская			Пихта сибирская		
	Белая гниль	Бурая гниль	Почва	Белая гниль	Бурая гниль	Почва
1	52.54	53.13	35.71	63.51	65.38	28.78
2	37.29	37.50	47.62	28.38	34.62	51.08
3 и более	10.17	9.38	16.67	8.11	0.00	20.14

щественной встречаемости в определенных микроместообитаниях: либо на древесных остатках, либо на поверхности почвы. Третье: в толще разлагающихся древесных остатков в определенной единице объема субстрата (в объеме, занимаемом корневыми системами всходов) формируются относительно менее богатые по составу наборы микориз, по сравнению с почвой.

Предполагая, что разнообразие микориз в той или иной степени коррелирует с разнообразием микоризных грибов, полученные данные можно интерпретировать следующим образом. Состав микоризных грибов, принимающих участие в процессах формирования эктомикоризных ассоциаций в толще разлагающихся древесных остатков заметно не отличается от состава грибов, формирующих микоризы в лесных почвах. Однако, группировки грибов, формирующих микоризы на валеже, обладают, по всей вероятности, некоторым своеобразием и при этом в определенном объеме валежной древесины реализуется меньшее разнообразие микоризообразователей, чем в сравнимом объеме почвы.

При анализе измеряемых анатомических параметров развития эктомикоризных ассоциаций, таких как толщина микоризного чехла, также выявляются особенности их строения, связанные с местом укоренения растений. В таблице 5 представлены оценки толщины грибных чехлов основных, наиболее

Толщина чехлов в разных микроместообитаниях, μ

Типы чехлов	Ель сибирская			Пихта сибирская		
	Белая гниль	Бурая гниль	Почва	Белая гниль	Бурая гниль	Почва
Плектенх.	10.9±0.8 [#]	15.3±1.1	17.9±1.2	22.4±1.4	24.1±3.5	26.4±1.8
Псевдопар.	32.7±4.1 [#]	45.2±4.8	35.8±3.3	35.5±2.4 [#]	52.1±4.1 [*]	38.1±1.9
Бесструкт.	25.7±3.6	24.7±1.9	29.1±3.4	36.5±3.0	43.4±11.1	43.3±4.5
Все чехлы	17.1±1.5 ^{#*}	27.8±2.6	29.0±1.7	30.3±1.5 ^{#*}	43.1±3.1 [*]	35.4±1.3

Примечание: * — значения, достоверно ($p < 0,05$) отличающиеся от значений, приведенных для растений, укореняющихся на почве; # — достоверные различия значений для разных типов гнили.

распространенных типов. Общей для обоих видов растений является закономерность формирования очень мощных псевдопаренхиматических грибных чехлов на валеже с бурой гнилью, где они в 1.3–1.4 раза толще, чем на почве и в 1.4–1.5 раза толще, чем на валеже с белой гнилью. Следует отметить, что у всходов ели при развитии на древесных остатках с белой гнилью понижена толщина псевдопаренхиматических чехлов (наиболее распространенных в этом микроместообитании). В целом на валеже с белой гнилью у обоих видов грибные чехлы оказываются наиболее тонкими из всех микроместообитаний, в то время как на валеже с бурой гнилью, как например у пихты, они могут оказываться лучше развиты, чем при укоренении в почве.

Вопрос о том, какие параметры оказывают преимущественное влияние на толщину грибных чехлов (экологические условия местообитания или вид гриба) в настоящее время не исследован. Ранее нами (Веселкин, 1999 а,б) показано, что грибные чехлы разных подтипов, но имеющие сходное сложение (плектенхиматические, псевдопаренхиматические), в пределах одного местообитания не различаются между собой по

толщине, в то время как чехлы разных типов по данному параметру, как правило, достоверно различаются. С другой стороны, в зависимости от условий местообитания толщина чехлов также варьирует (Шкараба и др., 1991; Мехоношин, 1994; Веселкин, 1999а,б). По всей видимости, мощность чехлов зависит от обоих этих факторов, и в экологическом плане по степени их развития можно судить о доле ресурсов, направляемых фитобиотом на развитие грибного партнера (Веселкин, 1999а).

Установленные различия средней толщины всей совокупности чехлов всходов хвойных в изученных микроместообитаниях можно рассматривать как свидетельство существования в этих условиях различных сочетаний экологических факторов, оказывающих влияние на систему «гриб-растение». С этих позиций необходимо еще раз подчеркнуть, что различия по толщине чехлов ярко выражены в парах «белая гниль-почва» и «белая гниль-бурая гниль» и слабее в паре «бурая гниль-почва». Характерно, что при анализе морфометрических параметров всходов ели и пихты различия в паре «белая гниль — почва» тоже выражены более ярко, чем в паре «бурая гниль — почва» (Веселкин, 1998).

Таким образом, по признаку «интенсивность микоризации» и по параметрам разнообразия микориз выявляются, в первую очередь, отличительные особенности процесса микоризообразования на валеже в целом, по сравнению с почвой. А по параметру «толщина чехла» намечаются различия в строении микориз на древесных остатках с разными типами гнили.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В южнотаежных лесах Среднего Урала эктомикоризные грибы являются постоянным компонентом ксилобиоценозов и при этом они выполняют присущую этой группе организмов функцию — участвуют в формировании эктомикоризных ассоциаций древесных растений. Насыщенность или заселенность разлагающиеся древесины пропагулами микоризообразователей оказывается несколько ниже (90—95%), чем в

лесных почвах (100%). В тоже время состав микоризообразователей в толще разлагающихся древесных остатков значительно не отличается от состава грибов, формирующих микоризы в лесных почвах, хотя, по всей видимости, и обладает некоторым своеобразием. В целом на валежных остатках микоризообразование у ювенильных хвойных протекает иначе, чем в толще почвы, что отражает экологические особенности отмершей древесины как места развития всходов. Эктомикоризы всходов, развивающихся на древесных остатках, разлагающихся по разным путям микогенной деструкции (деструктивному или коррозийному), также характеризуются рядом отличий.

ЛИТЕРАТУРА

- Абражко М.А. К характеристике роста подроста ели в субклимаксальных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 885–890.
- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Веселкин Д.В. Разнообразие микориз темноквойных видов при загрязнении // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С. 45–51.
- Веселкин Д.В. Особенности строения ювенильных особей ели и пихты, укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах // Вертикаль: вестник молодой науки Урала. серия «Биологические науки». Т. III. № 2. Оренбург, ОМИЦ, 1998. С. 8–13.
- Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз на техногенное воздействие: анатомический уровень // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии. Екатеринбург, 1999а. С. 11–18.
- Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз хвойных на техногенное загрязнение: : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999б. 21 с.
- Дыренков С.А. Демографические особенности ели европейской и ели сибирской // Экология популяций. М., 1988. С. 216–217.
- Еропкин К.И. Микоризы голосеменных // Изучение грибов в биогеоценозах. Свердловск, 1988. С. 44.

- Лобанов Н.В. Микоторофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. Некоторые закономерности эволюции ксилофильных сообществ // Успехи соврем. биол. 1982. Т. 94, № 2 (5), С. 284–269.
- Махатков И.Д. Возобновительный процесс в пихтовых лесах Салаира в связи с микрорельефом // Лесоведение. 1998. № 5. С. 12–17.
- Мехоношин Л.Е. Экологические аспекты взаимоотношений лесных растений и макромицетов в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1994. 23 с.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 230 с.
- Петренко И.А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 1978. 131 с..
- Пугачевский А.В. Влияние мозаичности нижних ярусов на рост и размещение подроста под пологом ельников // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Европейско-Уральской зоны. Л., 1983. С. 42–48.
- Родионова С.В. Макромицеты древесины и подстилки в ельнике черничном южной карелии // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971. С. 273–278.
- Савченко А.М. Возобновление пихтовых лесов. М.: «Лесная пром-сть», 1970. 97 с.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. 324 с.
- Чумак Н.Ф. Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus* у сосны обыкновенной // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15. № 3. С. 202–207.

- Шкараба Е.М., Переведенцева Л.Г., Мехоношин Л.Е. Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12–17.
- Шубин В.И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР: Экол. характеристика. Петрозаводск, 1988. 194 с.
- Bradley R.K. Fungi from decayed wood as ectomycorrhizal symbionts of western hemlock // Can. J. For. Res. 1982. Vol. 12. № 1. P. 36–39.
- Danielson R.M., Pruden M. The ectomycorrhizal status of urban spruce // Mycologia. 1989. Vol. 81. № 3. P. 335–341.
- Deacon J. W., Donaldson S.J., Last F.T. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch // Plant and Soil. 1983. Vol. 71. P. 257–262.
- Godbout C., Fortin J.A. Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization // Can. J. Bot. 1984. Vol. 63. № 2. P. 252–256.
- Gronbach E., Agerer R. Charakterisierung und Inventur der Fichten-Mykorrhizen im Hügwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung // Forstwiss. Cbl. 1986. Bd. 105. H. 4. S. 329–335.
- Runge A. Pilzsukzession während der Finalphase auf Pappel-stümpfen // Z. Mycol. 1986. H. 52. № 1. S. 217–224.
- Väre H. Influence of decaying birch to spruce pine mycorrhizae at clear-cut ploughed sites in northern Finland // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 539–545.

КСИЛОФИЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА МИКСОМИЦЕТОВ

Фефелов К.А.

Уральский государственный
университет им. А.М. Горького

About 70% of myxomycete species are facultative or obligate epixyles. Despite of a low degree of «host»-tree specialization in a global scale, the specialization is seen within a limited territory, that is connected to a relative little substrate variety and the specific conditions of wood decomposition. The researches which have been carried out at the Middle Urals have shown, that the maximum quantity of species is found on the pine (*Pinus sylvestris* L.) wood — 40, the least is found on fir (*Abies sibirica* Ledeb.) — 27 and spruce (*Picea obovata* Ledeb.) — 26 species. The maximal abundance and a variety of species are on the substrates of intermediate stages of decomposition. On the second is 1.22, on the third — 3.23. At the third stage — 57 and at the first — only 13 species are revealed.

Миксомицеты (отд. *Myxomycota*) — типичные обитатели наземных экосистем. Для развития и образования спорофоров они используют разнообразные субстраты: подстилка, разлагающаяся древесина, кора деревьев, помет растительных животных, а также любую другую органику растительного происхождения. Считается, что большинство видов не приурочено к определенному типу субстрата. Тем не менее некоторые виды и даже более крупные таксоны достаточно узко специализированы, как например р. *Cribraria* специализированный к древесине хвойных, а также р. *Didymium*, большинство представителей которого предпочитают развиваться на подстилке. Однако до сих пор нет данных о приуроченности отдельного вида миксомицета к определенной породе дерева или роду в целом. Из работ посвященных связи миксомицетов с древесным субстратом стоит отметить всего несколько. Дроздович (*Drozdowicz, 1977*), изучал субстратное распределение миксомицетов на различных древесных породах и отметил, что раз-

личия касаются только того к какому классу относится дерево — голосеменным или покрытосеменным. Очень небольшое число исследователей изучали закономерности распределения спорофоров миксомицетов в связи с рН субстрата при полевых сборах (Emoto, 1938). Наиболее полная работа, касающаяся связи миксомицетов с субстратом проведена Стефенсоном (Stephenson, 1988) в западной Виржинии, где автор определял такие параметры субстрата как степень разложения, кислотность и влажность, им сделана попытка определения ширины ниши и перекрывание ниш для различных видов миксомицетов на древесине, а также оценка обилия их на исследуемой территории.

Как отмечалось многими авторами (Новожилов, 1993; Мир растений, 1991; Stephenson, 1994), наибольшее количество видов ассоциировано с древесиной. На сегодняшний день известно около тысячи видов миксомицетов (Ainthews, Bisby, 1995), из них около 70% видов в той или иной степени приурочено к древесине. Однако, эта цифра приведена только для бореальных лесов. В растительных сообществах, где отсутствует или плохо развита подстилка, а также другие типы субстратов эта цифра может доходить до 90 и более процентов.

МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Сбор материала производился в полевых условиях с разлагающейся древесины (валеж, пни, отпад) различных пород деревьев. Для образцов указывался тип субстрата и стадия его разложения. Основные работы были проведены на Среднем Урале: сосновые леса в окрестностях г. Екатеринбурга и междуречья рек Исеть и Сысерть. Темнохвойные леса окрестностей г. Ревда и Нижние Серьги. На Северном Урале исследования проведены в окрестностях г. Карпинска, на склонах горы Конжаковский Камень. Также небольшие исследования проведены на Южном Урале на Аргазинском водохранилище и в Ильменском государственном заповеднике.

При изучении зависимости распределения миксомицетов на субстратах разной стадии разложения мы использовали шкалу близкую к предложенной Буровой: I стадия — дре-

весина крепкая, на ней присутствуют пятна другого цвета, волокна древесины с трудом отщепляются, кора обычно присутствует; II — древесина мягкая, волокна легко отщепляются, но в комок не скатываются, кора местами присутствует; III — древесина мягкая, волокна отщепляются и легко скатываются в комок, коры обычно нет. VI — древесина полностью зарастает лишайниками, мхами или высшими растениями.

Относительное количество миксомицетов определялось как количество образцов на субстрат. При этом, образцом считается спорофор или колония спорофоров образованная из одного плазмодия.

Работа выполнена при поддержке подпрограммы «Биологическое разнообразие».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Сообщества ксилофильных миксомицетов

Все сообщества ксилофильных миксомицетов являются полидоминантными т.е. на небольшое количество видов приходится половина всех образцов. С другой стороны, отмечается большое количество редких видов, всего 1—3 находки. На их долю приходится до 50% всего видового состава. Среди обычных доминантов можно отметить: *Comatricha nigra*, *Ce-ratiomyxa fruticulosa*, *Cribraria cancellata*, *Enertenema papillatum*, *Fuligo septica*, *Lycogala epidendrum*, *Metatrichia vesparium*, *Physarum nutans*, *Trichia botritis*. В зависимости от растительной формации, времени года и субстрата их обилие может отличаться, однако хотя бы несколько из них всегда будут доминантами. Так *Fuligo septica* является одним из доминантов в светлохвойных лесах и относительно редок в темнохвойных. *Metatrichia vesparium* преобладает на лиственных породах. Во время полевого сезона, для наших широт, июль является наиболее благоприятным временем для представителей порядка *Trichiales* (*Trichia botritis*, *Metatrichia vesparium*), а конец августа начало сентября — *Physarales* (*Physarum nutans*, *Fuligo septica*).

Изучение сообществ ксилофильных миксомицетов различных растительных ассоциаций показало высокое сходство хвойных лесов друг с другом, коэффициент сходства сообществ 0,7—0,8. Наименьшее видовое сходство — между хвойными и лиственными формациями. Причем сходные лесные формации разных природных зон Урала, ближе по видовому составу миксомицетов друг к другу, чем разные формации в одной природной зоне. Это в какой-то степени может доказывать субстратную специализацию миксомицетов.

2. Субстратная специализация ксилофильных миксомицетов

Как показывают наши исследования, проведенные в некоторых районах Среднего и Северного Урала, из тех видов, что предпочитают образовывать плодовые тела на древесине 65% используют также другие субстраты, и лишь 35% могут быть обнаружены только на древесине, причем 84% всех ксилофильных видов обитают как на древесине хвойных, так и лиственных пород, 11% в большей степени приурочены к хвойным, 5% — к лиственным.

Несмотря на невозможность определить более узко субстратную специализацию для многих видов в глобальном масштабе, это возможно сделать на относительно небольшой территории, с небольшим выбором субстратов. Например, на Среднем Урале, на основных древесных породах нами обнаружено 70 видов миксомицетов, из них семь встречаются только на березе — *Betula pendula*, *Betula pubescens* (*Physarum psitacinum* Ditmar, *Didymium melanospermum* (Pers.) Macbr. и др.); на сосне — *Pinus sylvestris* L. — двенадцать (*Amaurochaeta atra* (Alb. et Schw.) Rost., *Comatricha elegans* (Racib.) G. Lister, *Physarum notabile* Macbr.); на пихте — *Abies sibirica* Ledeb. — два (*Physarum leucophaeum* Fr., *Badhamia utricularis* (Bull.) Perk.); на еле — *Picea obovata* Ledeb. — 3 (*Calomyxa metallica* (Berk) Nieuwl., *Dymium clavus* (Alb. Et Schw.) Rab.). Однако, в большинстве случаев, количество образцов видов обнаруженных только на одном субстрате не превышает 1—2

весина крепкая, на ней присутствуют пятна другого цвета, волокна древесины с трудом отщепляются, кора обычно присутствует; II — древесина мягкая, волокна легко отщепляются, но в комок не скатываются, кора местами присутствует; III — древесина мягкая, волокна отщепляются и легко скатываются в комок, коры обычно нет. VI — древесина полностью зарастает лишайниками, мхами или высшими растениями.

Относительное количество миксомицетов определялось как количество образцов на субстрат. При этом, образцом считается спорофор или колония спорофоров образованная из одного плазмодия.

Работа выполнена при поддержке подпрограммы «Биологическое разнообразие».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Сообщества ксилофильных миксомицетов

Все сообщества ксилофильных миксомицетов являются полидоминантными т.е. на небольшое количество видов приходится половина всех образцов. С другой стороны, отмечается большое количество редких видов, всего 1—3 находки. На их долю приходится до 50% всего видового состава. Среди обычных доминантов можно отметить: *Comatricha nigra*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Cribraria cancellata*, *Enertenema papillatum*, *Fuligo septica*, *Lycogala epidendrum*, *Metatrichia vesparium*, *Physarum nutans*, *Trichia botritis*. В зависимости от растительной формации, времени года и субстрата их обилие может отличаться, однако хотя бы несколько из них всегда будут доминантами. Так *Fuligo septica* является одним из доминантов в светлохвойных лесах и относительно редок в темнохвойных. *Metatrichia vesparium* преобладает на лиственных породах. Во время полевого сезона, для наших широт, июль является наиболее благоприятным временем для представителей порядка *Trichiales* (*Trichia botritis*, *Metatrichia vesparium*), а конец августа начало сентября — *Physarales* (*Physarum nutans*, *Fuligo septica*).

Изучение сообществ ксилофильных миксомицетов различных растительных ассоциаций показало высокое сходство хвойных лесов друг с другом, коэффициент сходства сообществ 0,7—0,8. Наименьшее видовое сходство — между хвойными и лиственными формациями. Причем сходные лесные формации разных природных зон Урала, ближе по видовому составу миксомицетов друг к другу, чем разные формации в одной природной зоне. Это в какой-то степени может доказывать субстратную специализацию миксомицетов.

2. Субстратная специализация ксилофильных миксомицетов

Как показывают наши исследования, проведенные в некоторых районах Среднего и Северного Урала, из тех видов, что предпочитают образовывать плодовые тела на древесине 65% используют также другие субстраты, и лишь 35% могут быть обнаружены только на древесине, причем 84% всех ксилофильных видов обитают как на древесине хвойных, так и лиственных пород, 11% в большей степени приурочены к хвойным, 5% — к лиственным.

Несмотря на невозможность определить более узко субстратную специализацию для многих видов в глобальном масштабе, это возможно сделать на относительно небольшой территории, с небольшим выбором субстратов. Например, на Среднем Урале, на основных древесных породах нами обнаружено 70 видов миксомицетов, из них семь встречаются только на березе — *Betula pendula*, *Betula pubescens* (*Physarum psitacinum* Ditmar, *Didymium melanospermum* (Pers.) Macbr. и др.); на сосне — *Pinus sylvestris* L. — двенадцать (*Amaurochaeta atra* (Alb. et Schw.) Rost., *Comatricha elegans* (Racib.) G. Lister, *Physarum notabile* Macbr.); на пихте — *Abies sibirica* Ledeb. — два (*Physarum leucophaeum* Fr., *Badhamia utricularis* (Bull.) Perk.); на еле — *Picea obovata* Ledeb. — 3 (*Calomyxa metallica* (Berk) Nieuwl., *Dymium clavus* (Alb. Et Schw.) Rab.). Однако, в большинстве случаев, количество образцов видов обнаруженных только на одном субстрате не превышает 1—2

образца, т.е. они являются редкими, их находка на этом субстрате случайна и есть вероятность обнаружения и на других субстратах. Всего же на древесине основных пород обнаружено: на березе 37 видов, сосне — 40, пихте — 27 и еле 26 видов. 8 встречаются на всех древесных породах (*Trichia botritis* (Gmel.) Pers., *T. varia* (Pers.) Pers., *Physarum nutans* Pers.) (Таблица). Если же брать меньшую по размерам территорию в пределах данной, то эти различия будут выражены еще сильнее. В окрестностях г. Двуреченск — междуречье рек Исеть и Сысерть, в сосновых лесах с примесью березы количество видов обнаруженных на сосне — 36 из них 24 только здесь, на березе — 19 и 6 соответственно. Всего выявленное здесь видовое разнообразие ксилфильных миксомицетов оценивается 44 видами. Стоит отметить, что на данной территории выявляется специализация к определенному типу субстрата и на уровне рода. Например *Reticularia*, предпочитает образовывать спорофоры на березе, однако исследования, проведенные в других районах показывают, что виды этого рода могут образовывать спорофоры и на других древесных субстратах. Представители р. *Cribraria* встречаются только на сосне, есть рода которые с одинаковым успехом образуют спорофоры на обоих типах субстрата (*Lycogala*). Это не означает, что перечисленные рода и виды не могут образовывать плодовые тела на других субстратах в этом районе, однако вероятность нахождения их там довольно мала. Некоторые виды встречаясь на всех типах субстрата наибольшего обилия достигают только на одном из них. Например, *Ceratiomyxa fruticulosa* (Mull.) Macbr. на сосне, хотя может образовывать плодовые тела и на березе. На березе таким видом является *Metatrichia vesparium* (Batsch.) Nann.- Brem., который обнаружен также на сосне и осине (*Populus tremula* L.). Причину приуроченности отдельных видов к определенным типам субстратов на ограниченной территории можно объяснить отсутствием альтернативы и подходящими физико-химическими и эколого-биологическими условиями этих субстратов для развития и плодоношения миксомицетов. При большом разнообразии субстратов на определенной территории, возможно, таких закономерностей бы не наблюдалось.

Распределение видов миксомицетов по древесным породам на Среднем Урале

Вид	Порода				Стадия разложения			
	Сосна	Береза	Ель	Пихта	I	II	III	IV
<i>Amaurochaeta atra</i>	+				+			
<i>Arcyria cinerea</i>	+	+				+	+	+
<i>Arcyria ferruginea</i>	+	+	+	+			+	
<i>Arcyria incarnata</i>	+	+	+	+			+	
<i>Arcyria obvelata</i>	+	+				+	+	
<i>Arcyria pomiformis</i>	+		+	+	+	+	+	+
<i>Arcyria stipata</i>	+	+				+	+	
<i>Badhamia utricularis</i>				+		+		
<i>Calomyxa metallica</i>			+			+		
<i>Ceratiomyxa fruticulosa</i>	+	+				+	+	
<i>Clastoderma debaryanum</i>	+	+		+			+	
<i>Comatrycha irregularis</i>	+	+		+	+	+	+	
<i>Comatrycha elegans</i>	+					+	+	
<i>Comatrycha laxa</i>	+				+	+	+	
<i>Comatrycha nigra</i>	+	+	+	+		+	+	
<i>Comatrycha pulschella</i>	+					+	+	
<i>Comatrycha typhoides</i>	+		+	+			+	
<i>Cribraria argillacea</i>	+		+				+	
<i>Cribraria aurantiaca</i>	+					+		
<i>Cribraria cancellata</i>	+		+	+		+	+	+
<i>Cribraria intricata</i>		+				+	+	
<i>Cribraria rufa</i>	+		+			+	+	+
<i>Cribraria violacea</i>			+	+		+	+	
<i>Didymium clavus</i>			+				+	
<i>Didymium melanospermum</i>		+					+	
<i>Diderma radiatum</i>		+		+		+	+	+
<i>Enteridium papillatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Enteridium intermedia</i>	+					+		

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Порода				Стадия разложения			
	Сосна	Береза	Ель	Пихта	I	II	III	IV
<i>Enteridium lycoperdon</i>	+	+			+	+		
<i>Enteridium splendens</i>		+					+	
<i>Fuligo septica</i>	+	+			+	+	+	+
<i>Hemitrichia clavata</i>	+	+		+		+	+	+
<i>Hemitrichia serpula</i>		+				+		
<i>Lamproderma arcyonema</i>			+	+		+	+	
<i>Licea minima</i>	+		+			+	+	
<i>Lycogala epidendrum</i>	+	+			+	+	+	
<i>Lycogala exiguum</i>	+	+	+			+	+	
<i>Metatrichia vesparium</i>	+	+		+		+	+	+
<i>Paradiocheopsis fimbriata</i>	+				+	+		
<i>Perichaena corticalis</i>	+		+			+	+	
<i>Physarum auriscalpium</i>							+	
<i>Physarum conglomeratum</i>	+					+		
<i>Physarum globuliferum</i>	+					+	+	
<i>Physarum leucopus</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Physarum leucopheum</i>				+		+	+	
<i>Physarum notabile</i>	+					+	+	
<i>Physarum nutans</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>Physarum pulscherripes</i>	+		+	+		+	+	
<i>Physarum psittacinum</i>		+		+			+	+
<i>Physarum straminipes</i>						+	+	
<i>Physarum viride</i>	+		+			+	+	
<i>Stemonitis hyperopta</i>	+					+	+	
<i>Stemonitis axifera</i>	+	+	+			+	+	
<i>Stemonitis fusca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stemonitis pallida</i>	+	+				+	+	
<i>Stemonitis smithii</i>	+	+			+		+	
<i>Trichia botritis</i>		+					+	
<i>Trichia contorta</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>Trichia decipiens</i>	+	+				+	+	

Таблица 1 (окончание)

Вид	Порода				Стадия разложения			
	Сосна	Береза	Ель	Пихта	I	II	III	IV
<i>Trichia favogenita</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>Trichia floriformis</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>Trichia lutescens</i>				+			+	
<i>Trichia scabra</i>		+				+	+	
<i>Trichia varia</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Tubifera ferruginosa</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>Tubifera microsperma</i>	+						+	
Количество	48	37	27	27	133	51	57	15

3. Сообщества миксомицетов на древесине разных стадий разложения.

Существует довольно много работ посвященных проблеме разложения древесины и выделению стадий ее разложения (Бурова, 1986; Renval, 1995; Stephenson, 1988). Наибольшее число видов нами отмечено на III стадии разложения (57), 12 видов только здесь, а наименьшее — на I стадии (13), 2 вида. На II и IV стадиях 51 (3) и 15 (1) соответственно (Таблица 1). 4 вида, встречающиеся только на третьей стадии разложения достаточно обильны (количество образцов превышает 5). Это *Arcyria ferruginea* Sauter, *A. incarnata* (Pers.) Pers., *Clas-toderma debaryanum* Blytt, *Comatricha pulschella* (Bad. Et Berk.) Rost.. Всего один вид встречается на всех стадиях разложения — *Fuligo septica* L. Wigg. Наибольшее относительное количество миксомицетов наблюдается также на III стадии разложения 3.23; на I стадии — 0.35; на II — 1.22; IV стадия показывает, в среднем, 0.83 образца на субстрат. Максимальное зафиксированное количество образцов на одном субстрате одновременно — 15. Максимальное количество видов при этом равно 10.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обилие и богатый видовой состав миксомицетов на древесном субстрате может объясняться наличием достаточно разно-

образного материала для питания — бактерии, высокомолекулярные продукты разложения древесины, споры и гифы грибов, водоросли и др. С другой стороны разлагающаяся древесина способна достаточно долго удерживать влагу, необходимую для жизнедеятельности трофических стадий — миксаеб и плазмодия. Температурные колебания внутри древесины относительно небольшие в течении суток, что также немаловажно. Древесина содержит все биогенные элементы, накопленные в течении жизни деревом, необходимые для нормального существования организма. В процессе разложения древесины грибами эти элементы высвобождаются и становятся доступными для потребления. Все это создает довольно благоприятный микроклимат для жизнедеятельности миксомицетов, особенно проявляющийся, как нам кажется на третьей стадии разложения. Еще одной возможной причиной высокого обилия миксомицетов на древесине в целом может являться отсутствие конкуренции со стороны других организмов. Большое количество видов, которое можно обнаружить на одном субстрате свидетельствует также и о низкой конкуренции среди самих миксомицетов или использовании разными видами разных трофических ресурсов, предлагаемых разлагающейся древесиной.

Миксомицеты одни из постоянных обитателей разлагающейся древесины. Их обилие и видовое разнообразие на этом субстрате довольно высоко. В большинстве случаев, в глобальном масштабе, невозможно выявить приуроченность определенного вида миксомицета к древесине определенной породы дерева или стадии ее разложения. Возможно это говорит о том, что миксомицеты используют трофические элементы из древесины, присущие всем таким растениям, а также, что основные физико-химические факторы не ограничивают процессы жизнедеятельности ксилофильных видов. Вероятнее всего, в процессе эволюции миксомицеты возникли раньше высших растений, что подтверждено некоторыми исследованиями (Мирабдулаев, 1991). Очевидно, что первоначально они заселяли совершенно другие субстраты, однако после возникновения древесных растений данный субстрат оказался для жизнедеятель-

ности миксомицетов более благоприятным. Эволюция их шла параллельно с древесными растениями и это тоже может объяснять, в какой-то степени их низкую специализацию. С другой стороны можно отметить, что на относительно небольших территориях, при низком разнообразии субстратов возможно выявить приуроченность конкретных видов к определенной породе дерева. Как указывает Новожилов (Новожилов, 1981) есть сведения о том, что миксомицеты раньше других организмов заселяют кору и разлагают дубильные вещества, что создает благоприятную почву для заселения этого субстрата грибами. Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению миксомицетов на древесине их роль в ее разложении еще не определена. Не ясны также связи миксомицетов с другими организмами обитающими на данном субстрате. Все это говорит о необходимости проведения более детальных и тщательных исследований в этом направлении.

ВЫВОДЫ

1. Ксилофильные сообщества миксомицетов являются доминирующими. Их обилие может изменяться от времени полевого сезона, растительной ассоциации и субстрата.

2. Наиболее сходны ксилофильные сообщества однотипных лесов независимо от природной зоны и максимально различны в разнородных растительных ассоциациях даже в пределах одной зоны.

3. Несмотря на отмечаемую в литературе низкую субстратную специализацию миксомицетов, на ограниченной территории можно выделить группировки видов приуроченные к определенному субстрату.

4. Максимальное количество видов на исследованной территории отмечается на древесине хвойных промежуточных стадий разложения.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1996. 222 с.
- Мирабдулаев И.М. Эндосимбиотическая теория — от фантастики к парадигме // Природа, 1991. N 12. Стр. 11–19.
- Новожилов Ю.К. Миксомицеты Ладожско-Ильменского флористического района. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л. 1981.
- Новожилов Ю.К. Определитель грибов России. Отдел Мухомycota. вып. 1. Класс Мухомycetes. СПб: Наука. 1993.
- Мир растений. Грибы. Под ред. Горленко М.В. М.: Просвещение, 1991. Т. 2. С. 7–12.
- Drozdovicz A. Myxomycetes of the Wladislav Okan Forest Reserve at Turbacz in the Gorce Mountains. Zesz. Nauk. Uniw. Jageillon. Pr. Bot. Vol 5, 1977. p. 157–167.
- Emoto Y. Untersuchungen uber die entwichklundg der Myxomyceten auf afulenden holzern. Jpn. J. Bot., 1938. 9: 253–257.
- Stephenson S. L. Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests. Patterns and occurrence in the upland forests of southwestern Virginia. Can. J. Bot. Vol. 66, 1988. p. 2191–2207.
- Stephenson S.L., Kalanasundaram I., Lakhanpal T.N. A comparativ biogeographical study of myxomycetes in the mid-Appalachians of eastern North America and two regions of India. J. Biogeogr. 1993. 20: 645–657.
- Stephenson S. L. A handl book of Slime Moulds. Timber press. Portland, 1994.

ЭПИКСИЛЬНЫЕ ЛИШАЙНИКИ НА СУХОСТОЕ ПИХТЫ В ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Пауков А.Г.

*Уральский государственный университет,
кафедра ботаники*

In a present work the change in the structure and species composition of lichen groupings formed on erect dead fur boles (*Abies sibirica* Ledeb.) in coniferous forests of the Middle Urals is shown. Two basic series of microsuccessional process — on bark and wood — with different dominant species are distinguished. During the fur boles decomposition the addition of lichen species is observed, as a result at the last stage the community with the maximal variety of species is formed on this substrate. Changes in the spectrum of lichen ecological groups at different stages of decomposition are seen. As the substrate decomposes, the percentage of substrate — indifferent species decreases and the number of obligate epixyles forming a lichen cover on fur boles increases. Change in water-holding capacity of wood during decomposition is shown, that with the change of wood density is probably one factor determining the change in species composition and a cover of lichen species on fur boles.

Лишайники являются постоянным компонентом эпиксильных группировок. Изучение видового состава, экологии и сукцессионных процессов лихеносинузий на древесном субстрате производился рядом авторов (Истомина, 1988, 1993; Muhle & Le Blanc, 1972; Daniels, 1983; Faltynowicz, 1992; Schwerdtner, Cordes, 1993; Laaka, 1995). Очевидно, что по сравнению с такими распространенными экологическими группами, как эпифиты и эпилиты, эпиксилам уделялось очень мало внимания в лихенологической литературе. Данные, в основном, затрагивают лишайниковые группировки на вывале или касаются послерубочных сукцессий. В то же время мало известно об экологии эпиксильных лишайников на сухостое — в более ксерофитных местообитаниях, где почти отсутствует контакт с основными конкурентами лишайников на древесном субстрате — мохообразными.

Интерес к эпиксильным лишайникам заключается и в том, что эта группа обитает на одном из наименее стабильных во времени субстратов со сравнительно быстро изменяющимися механическими и химическими свойствами.

Целью настоящего исследования является изучение состава и динамики эпиксильных лишайниковых группировок на сухостое пихты в естественных темнохвойных лесах.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проект N 97-04-50130).

МАТЕРИАЛ И КАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Исследования производились в Нижне — Сергинском районе Свердловской области, располагающемся в Вильво-Уфимском низкогорно-хребтовом макрорайоне (Прокаев, 1976) и на территории Висимского Государственного заповедника.

Климатические и почвенно-грунтовые условия макрорайона определяют значительное преобладание южнотаежных темнохвойных лесов. В районе исследования преобладает ельник мшисто-мелкотравный. В западинах на плоских и плоско-выпуклых вершинах массивов и увалов, на надпойменных террасах, незаливаемых участках пойм, располагается ельник мшисто-хвощовый.

В точках исследования в пихтово — еловых кисличных и разнотравных лесах заложены пробные площади. На каждой площади был исследованы лишайники на сухостое пихты разных стадий разложения. На стволах учитывались виды, измерялось проективное покрытие, использованное в комбинированной шкале встречаемости — покрытия, предложенной Л.Н. Мартин (Мартин, 1984) (Таблица 1).

Для определения покрытия применялась шкала 1 — (1-5%), 2 — (6-20%), 3 — (21-40%), 4 — (41-65%), 5 — (66-100%). Встречаемость определялась на основании произрастания эпифита на десяти стволах. Встречаемость 1 — (1-2 дерева), 2 — (3-4), 3 — (5-6), 4 — (7-8), 5 — (9-10).

Полевое определение стадий разложения древесины осуществлялось согласно методу, разработанному П. В. Гордиенко

Индекс встречаемости — покрытия

5		4		3		2		1	
покр.	встр.	покр.	встр.	покр.	встр.	покр.	встр.	покр.	встр.
5	5	4	4	3	3	2	2	1	1
4	5	3	5	5	2	5	1	1	2
5	4	5	3	2	5	1	5	2	1
		3	4	4	2	4	1		
		4	3	2	4	1	4		
				3	2	1	3		
				2	3	3	1		

(Гордиенко, 1979, цит. по Бурова, 1986, стр. 116): 1 — древесина, отмершая в текущем году с плотной корой; 2 — древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции; 3 — верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала; 4 — разложение проникает на значительную глубину, пластинчатая или призматическая гниль; 5 — остается лишь форма ствола, древесина трухлявая, гумифицированная, кора полностью или частично отпала.

Определение даты гибели дерева производилось методом перекрестной датировки С.Г.Шиятова (Шиятов, 1990). Для этого с определяемого дерева делался спил и были взяты керны с 5 соседних взрослых живых деревьев. В лабораторных условиях с помощью бинокулярной лупы производились замеры ширины годичных колец у определяемого и живых деревьев. По результатам измерений были построены кривые изменения ширины колец. Годовой прирост деревьев в зависимости от временных изменений климатических условий, несмотря на разные величины, характеризуется сходными тенденциями, поэтому возможно определить дату гибели сопоставлением кривых прироста. Каждое кольцо живого дерева при изве-

стном годе взятии пробы легко датируется. При сопоставлении графиков и определении корреляций можно определить год образования последнего кольца у определяемого ствола.

Для определения влагоемкости с каждого ствола были взяты образцы древесины на глубину 1 см. Влагоемкость определялась по формуле:

$$\frac{M_{BD}}{M_{CD}} \times 100, \text{ где } M_{BD} \text{ — масса влажной древесины,}$$

$$M_{CD} \text{ — масса сухой древесины.}$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, в районе исследования с момента гибели пихты до начала второй стадии разложения сухостоя проходит 18–20 лет, до третьей — 32–35 лет, до четвертой — 38–42 года, до пятой около 50 лет.

1. Видовой состав лишайников на сухостое различных стадий разложения

Молодые деревья пихты с 25–45 летнего возраста заселяются видами *Scoliciosporum chlorococcum*, *Cladonia coniocraea*. Начиная с возраста 55 лет формируется синузия *Cladonia coniocraea* — *Hypogymnia physodes* — *Chaenotheca ferruginea*, на деревьях старше 90 лет имеющая высокую встречаемость (Михайлова, 1996).

В связи с различиями в видовом составе лишайников на коре и древесине сухостоя пихты мы считаем возможным выделить две серии микросукцессионного процесса.

После гибели дерева, на коре стволов первой стадии разложения встречаются эпифитные группировки, характерные для живых деревьев. В зависимости от возраста выпавшего дерева состав покрова варьирует, но, в основном, он образован следующими видами: *Cladonia coniocraea*, *Chaenotheca ferruginea*, *Hypogymnia physodes*, а также *Scoliciosporum chlorococcum* и *Leparia incana* (Таблица 2).

**Индекс встречаемости — покрытия
лишайников на коре сухостоя пихты**

ВИД	Стадия разложения и время после выпada				
	1	2	3	4	5
		18-20 лет	32-35 лет	38-42 года	50 лет
<i>Buellia schaeereri</i>			1	2	3
<i>Calicium parvum</i>				1	1
<i>Chaenotheca chrysocephala</i>		3	3	3	2
<i>Chaenotheca ferruginea</i>	4	4	3	3	1
<i>Chaenotheca hispidula</i>				1	1
<i>Chaenotheca stemonea</i>				1	1
<i>Chaenotheca trichialis</i>		2	3	1	2
<i>Cladonia coniocraea</i>	3	3	3	2	2
<i>Cladonia fimbriata</i>					1
<i>Hypocomyce scalaris</i>	2	2	2	2	
<i>Hypogymnia physodes</i>	4	3	3	3	2
<i>Lepraria incana</i>	2	2	3	1	1
<i>Micarea denigrata</i>					1
<i>Micarea melaena</i>					1
<i>Opegrapha vulgata</i>			1	3	3
<i>Pertusaria amara</i>				1	1
<i>Scoliosporum chlorococcum</i>	3	3	3	3	1
<i>Vulpicida pinastri</i>					1
Водоросль		2	3	3	3

На коре деревьев второй стадии разложения сохраняется доминирование *Cladonia coniocraea*, *Hypogymnia physodes* и *Chaenotheca ferruginea*, но наблюдается поселение эпиксильных

видов — не встречающихся на живых деревьях — *Chaenotheca chrysocephala*, *C. trichialis*. Отмечено, что в более влажных местообитаниях на коре сухостоя второй стадии *Chaenotheca ferruginea* увеличивает покрытие по сравнению с живыми деревьями. Молодые стволы, на которых к моменту выппада не поселяется *Chaenotheca ferruginea* обычно имеют высокое проективное покрытие *Scoliciosporum chlorococcum*.

На коре деревьев третьей стадии разложения формируется полидоминантное сообщество. Наибольшую встречаемость и покрытие имеют *Chaenotheca chrysocephala*, *C. ferruginea*, *Hypogymnia physodes*, *Scoliciosporum chlorococcum*, на основании стволов доминируют *Cladonia coniocraea*, *Lepraria incana* и водоросли. На этой стадии разложения на коре впервые появляются *Opegrapha vulgata* и *Buellia schaeferi*.

На четвертой стадии разложения, в целом, доминируют те же виды. Уменьшается встречаемость *Cladonia coniocraea*. Увеличивают покрытие и встречаемость *Opegrapha vulgata* и *Buellia schaeferi*. Поселяются *Calicium parvum*, *Pertusaria amara* и *Chaenotheca hispidula*.

Доминантами на пятой стадии являются *Opegrapha vulgata* и *Buellia schaeferi*. Первый вид чаще встречается в более влажных условиях на припочвенной, *Buellia schaeferi* — на верхней части стволов. Субдоминанты — *Chaenotheca chrysocephala*, *C. trichialis*, *Cladonia coniocraea*, *Hypogymnia physodes* и водоросли. Уменьшается покрытие *Chaenotheca ferruginea* и *Scoliciosporum chlorococcum*. На коре только этой стадии разложения отмечены *Cladonia fimbriata*, *Micarea denigrata*, *Micarea melana* и *Vulpicida pinastri* и не встречен *Hypocenomyce scalaris*.

Заселение древесины начинается только после частичного облетания коры сухостоя — на второй стадии разложения. В первую очередь лишайники поселяются по краю коры, на неровностях древесины, а также на древесных ходах насекомых. Наиболее активными колонизаторами являются *Scoliciosporum chlorococcum* и *Chaenotheca ferruginea*, а также *Mycocalicium* sp., покрытие которого наибольшее на наклонных стволах. На древесине этой стадии разложения отмечены также

Chaenotheca chrysocephala, *C. stemonea*, *Cladonia coniocraea* и молодые слоевища *Hypogymnia physodes* (Таблица 3).

Таблица 3

**Индекс встречаемости — покрытия
лишайников на древесине сухостоя пихты**

ВИД	Стадия разложения и время после выпada			
	2	3	4	5
	18-20 лет	32-35 лет	38-42 года	50 лет
<i>Calicium trabinellum</i>			2	4
<i>Calicium viride</i>		1		
<i>Chaenotheca brachypoda</i>				1
<i>Chaenotheca brunneola</i>				1
<i>Chaenotheca chrysocephala</i>	2	3	2	1
<i>Chaenotheca ferruginea</i>	2	2	2	3
<i>Chaenotheca hispidula</i>			2	2
<i>Chaenotheca stemonea</i>	1			
<i>Chaenotheca trichialis</i>		1	1	1
<i>Chaenotheca xyloxena</i>			2	2
<i>Cladonia coniocraea</i>	2	1	3	2
<i>Hypocenomyce scalaris</i>			2	1
<i>Hypogymnia physodes</i>	1	1	1	1
<i>Lepraria incana</i>				1
<i>Micarea denigrata</i>				1
<i>Micarea melaena</i>				1
<i>Micarea prasina</i>				1
<i>Micarea rhabdogena</i>				1
<i>Mycocalicium: sp.</i>	3	1	1	1
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	3	3	2	1
<i>Vulpicida pinastri</i>				1

На третьей стадии видовой состав доминирующих лишайников на древесине не изменяется. Поселяются *Calicium viride*, *Chaenotheca trichialis*, водоросли и резко уменьшается покрытие и встречаемость *Phaeocalicium praecedens*.

На четвертой стадии поселяются *Caicium trabinellum*, *Chaenotheca hispidula*, *S.xylohexa* и *Hurocenomyce scalaris*.

На пятой стадии разложения на древесине формируется очень мозаичное многовидовое лишайниковое сообщество. Покрытия отдельных видов незначительны. На древесине пятой стадии разложения доминирует *Calicium trabinellum*, отмечается ряд видов, не встреченных на предыдущих стадиях — *Chaenotheca brunneola*, *C. brachypoda*, *Leppraria incana*, *Micarea denigrata*, *Micarea melaena*, *Micarea prasina* и *Micarea rhabdogena*.

2. Изменение количества видов лишайников и проективного покрытия на сухостое пихты

В процессе разложения сухостоя пихты количество видов лишайников, населяющих кору и древесину увеличивается (рис. 1).

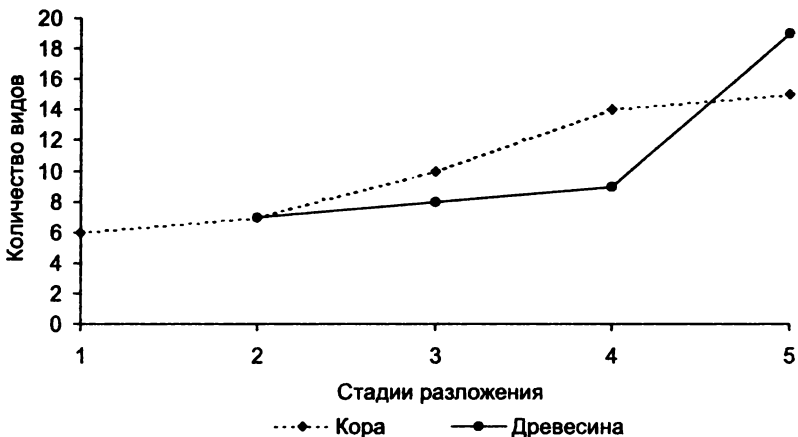


Рис. 1. Изменение количества видов лишайников в процессе разложения сухостоя пихты

На этих субстратах, главным образом, происходит внедрение новых видов к ранее сформированному сообществу. Заметно снижение встречаемости и покрытия *Hypogymnia physodes*, *Cladonia coniocraea* и *Chaenotheca ferruginea* по сравнению с группировками на коре живых деревьев. Это виды, проявляющие высокую конкурентную активность в качестве эпифитов, поэтому на сухостое, где доминируют накипные лишайники, многие из которых являются эндофлеоидными, конкурентное вытеснение их маловероятно. По-видимому, этот процесс связан с уменьшением пригодности субстрата на поздних стадиях разложения для этих видов лишайников.

Среднее проективное покрытие лишайников на древесине сухостоя постепенно возрастает с 30% на второй стадии разложения до 95% на пятой. На коре общее покрытие слоевищ с переходом к третьей стадии разложения увеличивается с 53 до 67%, но на четвертой стадии значение падает до 51%. Это происходит в связи с уменьшением среднего покрытия видов, характерных для коры живых стволов — *Chaenotheca ferruginea*, *Cladonia coniocraea*, *Hypocenomyce scalaris* и *Hypogymnia physodes*. На пятой стадии разложения покрытие увеличивается до 73%.

3. Спектр субстратных групп лишайников

На основании произрастания на коре и древесине виды, обитающие на сухостое пихты можно подразделить на три группы:

1. В исследуемом районе встреченные только на коре. Малочисленная группа, включающая *Buellia schaeereri* DNot., *Calicium parvum* Tibell, *Opergrapha vulgata* Ach., *Pertusaria amara* (Ach.)Nyl.

2. Встреченные только на древесине: *Calicium trabinellum* Ach., *C. viride* Pers., *Chaenotheca brachypoda* (Harm.)Lett., *Chaenotheca brunneola* (Ach.)Müll., *Ch. hispidula*(Ach.)Zahlbr., *Ch. xyloxena* Nadv., *Micarea prasina* Fr., *M. cf. rhabdogena* (Norman)Hedl. и *Mycocalicium* sp.

3. Индифферентные виды. *Bacidia phacodes* Kög., *Chaenotheca chrysocephala* (Tern.) Th. Fr., *Ch. ferruginea* (Turn.

& Borr.)Migula, *Ch. stemonea* (Ach.)Müll. Arg., *Ch. trichialis* (Ach.)Th. Fr., *Cladonia coniocraea* (Flk.)Spreng., *C. fimbriata* (L.)Fr., *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *Hypocenomyce scalaris* (Ach. ex Liljeb.)Choisy, *Hypogymnia physodes* (L.)Nyl., *Lepraria incana* (L.)Ach., *Placynthiella uliginosa* (Schrad.)Coppins & P.James, *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.)Vezda, *Vulpicida pinastri* (Scop.)Mattsson & J. Lai. Некоторые эвритопные виды встречаются преимущественно на древесине. Это *Micarea denigrata* (Fr.)Hedl. и *M. melaena* (Nyl.)Hedl.

Субстратная приуроченность калициевых, в целом, сходна с указанной Л. Тибеллом (Tibell, 1977).

Спектр экологических групп лишайников на разных стадиях разложения изменяется (рис 2). Эпифиты, встречающиеся на живых деревьях и деревьях первой стадии разложения по приведенной классификации относятся к индифферентным ви-

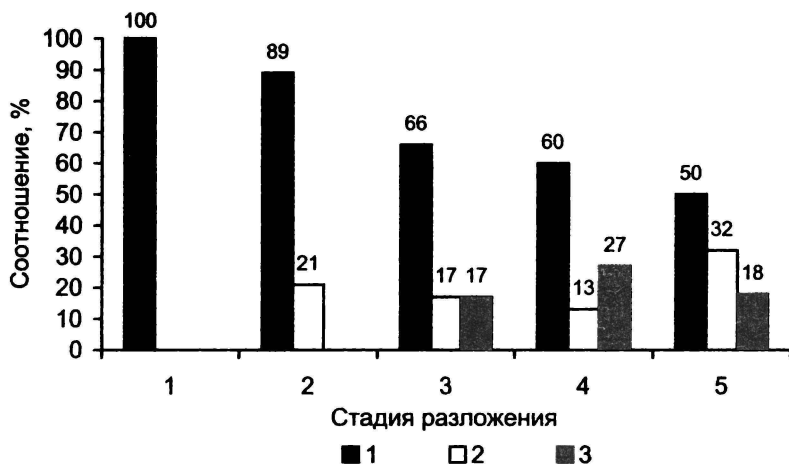


Рис. 2. Изменение соотношения групп видов, выделенных по субстратной специализации на сухостое пихты. Виды: 1 — индифферентные, 2 — обитающие на древесине, 3 — обитающие на коре.

дам. Доля их участия в образовании эпифитного лишайникового покрова и покрова на деревьях первой стадии разложения максимальна, а затем уменьшается. Участие облигатных эпиксиллов в формировании лишайникового покрова сухостоя, наоборот, увеличивается.

4. Изменение влагоемкости субстрата

Вероятно, одним из движущих факторов, определяющих изменение видового состава и покрытия видов на сухостое пихты является степень разложения древесины и связанные с ней изменения механических характеристик и химических свойств.

Результаты измерения влагоемкости древесины на разных стадиях разложения приведены в таблице 4.

Таблица 4

Влагоемкость образцов древесины

СТАДИИ РАЗЛОЖЕНИЯ			
2	3	4	5
1.4219 (0.0823)	1.4827 (0.069)	1.8418 (0.1278)	3.4873 (0.4792)

Примечание: в скобках — значение стандартной ошибки измерения.

Таким образом, влагоемкость различных стадий разложения различается статистически при $p < 0,05$. Влагоемкость зависит и обратнопропорциональна плотности древесины. Таким образом, для группировок лишайников, формирующихся на 4 и 5 стадии разложения, многие виды из которых характеризуются эндофлеондными слоевищами, низкая плотность субстрата является благоприятным фактором. Высокая влагоемкость древесины сухостоя поздних стадий разложения, вероятно, также благоприятствует лишайникам, поселяющимся на этом субстрате. Этот показатель достоверно коррелирует с вычисленными значениями встречаемости — покрытия ряда видов: *Opegrapha vulgata* ($r=0,97$), *Buellia schaereri* ($r=0,99$).

Химический состав древесины в процессе разложения сильно изменяется. Увеличивается количество растворимых веществ, золы, уменьшается количество пентозанов, увеличивается количество органических кислот (Частухин, Николаевская, 1969). Нет сведений, насколько зависимы эпиксилы от химического состава древесины, но, возможно, он играет для лишайников важную роль.

Выражаю благодарность И.Н. Михайловой, Е.Л. Воробейчику и Р.М. Хантемирову (ИЭРЖ УрО РАН г. Екатеринбург) за помощь в выполнении работы и А.Н. Титову (Ботанический институт г. Санкт-Петербург) за проверку определения калициевых лишайников.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 220 с.
- Истомина Н. Б. Формирование эпиксильных лишенофлор в ходе послерубочного восстановления неморальных ельников южной тайги // Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. докл. IV все-союзной конференции. Свердловск, 1988. С. 169–170.
- Истомина Н. Б. Особенности формирования эпиксильных лишайниковых группировок в ходе восстановительной сукцессии на вырубках // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 3. С. 104–109.
- Мартин Л. Н. Лихеноиндикация в условиях различного загрязнения воздуха. Дисс. ... канд. биол. наук. Таллинн, 1984. 178 с.
- Михайлова И. Н. Эпифитные лишеносинузии лесов Среднего Урала в условиях аэротехногенного загрязнения. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 24 с.
- Прокаев В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск, Свердловский пединститут, 1976. 136 с.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 326 с.
- Шнятов С. Г. Определение времени вывала деревьев дендрохронологическими методами // Лесоведение. 1990. № 2. С. 72–81.
- Daniels F.J.A. Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in Netherlands // *Phycologia*. 1983. V. 11. P. 431–444.

- Faltynowicz W. The lichens of Western Pomerania (NW Poland). An ecogeographical study // Polish botanical studies. 1992. V. 4. P. 1–85.
- Laaka S. Epixylic lichens on conifer logs in four natural forests in Finland // *Graphis Scripta*. V.7, N 1.: P. 25–31.
- Muhle H., Le Blanc F. Bryophyte and lichen succession on decaying logs.1. Analyses along evaporational gradient in eastern Canada // *J. Hattori Bot. Laboratory*. 1975.V. 39. P.1–33.
- Schwerdtner H., Cordes, H Zur Bedeutung von Mikrostandorten fur die kleinraumige Verteilung von Flechten auf Totholz // *Graphis Scripta*. 1993. V.5, N 1. P.121–136.
- Tibell L. Lavordningen Caliciales i Sverige. Inledning och släktet *Calicium* // *Svensk Bot. Tidskr.* 1977. B. 71. P. 239–259.

**МИЦЕТОФИЛЬНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ
(INSECTA, COLEOPTERA)
ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА.
СИСТЕМА «ГРИБЫ — НАСЕКОМЫЕ».**

Красуцкий Б.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН

The present work is a result of 10-year's researches of mycetophylous communities in Ilmen nature reserve and contains an information on fauna, biology and ecology of 104 beetle species from 29 families connected with main wood-rotting (46 species of *Agaricales* and *Aphylllophorales*) fungi. On the basis of the original and literary data the various types of mutual relation developing in system «fungi — insects» are characterized, the groups of specific fungal inhabitants forming a basis of mycetophylous community are revealed and the food relations of a majority of bugs species with fungi and their inhabitants are analysed. The materials of this review are the addition to a list of beetles of the Ilmen natural reserve in particular and Chelyabinsk area as a whole.

Мицетофильное сообщество — обширный комплекс лесных беспозвоночных, трофически и консортивно связанных с грибами и между собой. В его состав входят нематоды, кольчатые черви, многоножки, клещи, пауки, псевдоскорпионы, мокрицы, брюхоногие моллюски и, конечно же, насекомые, представленные не менее, чем 8 отрядами. Это коллемболы, равнокрылые, сетчатокрылые, полужесткокрылые, жесткокрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые и двукрылые. Среди них преобладают насекомые из отрядов жесткокрылых, двукрылых и чешуекрылых, число мицетофильных видов которых в фауне России достигает 2,5 тысяч, а семейств — более 100 (Халидов, 1984; Компанцев, 1984; Кривошеина, Зайцев, Яковлев, 1986; Красуцкий, 1990, 1996 и др.).

Структурно мицетофильное сообщество включает, по меньшей мере, два больших экологических комплекса беспозвоночных, трофически связанных с грибами (Красуцкий, 1994а). Первый — мицетобионты или обитатели собственно плодо-

вых тел грибов. Это специфические и, во многих случаях, узкоспециализированные разрушители высших грибов, формирующих на определенной стадии онтогенеза плодовые тела (карпофоры или базидиомы). Весь жизненный цикл мицетобионты проходят либо на поверхности, либо в толще живых и отмерших базидиом и, последовательно замещая друг друга на различных стадиях существования плодовых тел, а также в течение сезона, осуществляют начальные этапы утилизации большой массы грибной органики. Второй комплекс более обширен и включает животных, связанных с грибным мицелием, пронизывающим различные органические субстраты, в связи с чем виды этого комплекса могут структурно входить в группу ксилобионтов, педобионтов и т.д. в зависимости от субстрата, в котором развивается мицелий грибов. Связь с грибницей очень характерна для личинок огромного числа ксилофильных видов жесткокрылых и двукрылых насекомых (Мамаев, 1977), но в целом ряде случаев не исключает возможность полного перехода к развитию в «тканях» плодовых тел грибов, растущих на древесине. Этот и некоторые другие факты, с которыми приходится сталкиваться при детальном изучении форм взаимоотношений беспозвоночных с грибами, позволяют считать подразделение мицетофильного сообщества на отдельные комплексы в известном смысле весьма условным и оправданным, по-видимому, лишь в методическом и теоретическом плане.

В мицетофильное сообщество, вероятно, следует включать своеобразную группу хищных и паразитических форм, жертвами и хозяевами которых являются яйца и личинки мицетофагов. Многие из них отличаются высокой избирательностью и поэтому могут быть обнаружены в местах произрастания только определенных видов грибов.

В основу настоящей работы положены материалы 10-летних исследований (июнь–сентябрь 1990–99 гг.) сообществ жесткокрылых насекомых, связанных с ксилотрофными базидиальными грибами Ильменского заповедника, преимущественно, его юго-восточной части в пределах Чебаркульского кордона, и прилегающей охранный зоны.

Выполнение работы на завершающем этапе (1997—99 гг.) в значительной степени стало возможным благодаря финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проект N 97—04—50130).

МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Методика настоящей работы предполагала проведение как полевых, так и лабораторных исследований. Материалом послужили жесткокрылые насекомые (доминирующая группа обитателей древесных грибов), собранные на различных стадиях онтогенеза с поверхности и из толщи плодовых тел основных дереворазрушающих грибов, а также прилежащих к карпофорам участков субстрата (древесины). Исследовано более 3500 плодовых тел 46 видов ксилотрофных базидиальных грибов, относящихся к 10 семействам и 2 порядкам, а также 180 образцов древесины березы, осины и сосны, пораженных мицелием 14 видов грибов. Насекомые обнаружены на поверхности и в толще 2344 плодовых тел 30 видов грибов и в мицелиальном слое 12 видов грибов.

Основной формой полевых работ были маршрутные учеты, общая протяженность которых за период исследований составила 458 км. Для постоянных наблюдений в различных биотопах были заложены пробные площадки, каждая размером 25×25 м.

Во время маршрутных учетов решались, в основном, две задачи: изучение видового состава мицетофильных жуков и оценка их встречаемости. Встречаемость определяли как процентное соотношение между числом заселенных тем или иным видом насекомых плодовых тел и общим числом исследованных. При проведении работ на пробных площадях основное внимание уделялось изучению характера взаимоотношений насекомых с грибами, закономерностей формирования сообществ мицетобионтов на различных стадиях существования плодовых тел, рассмотрению сезонных аспектов динамики видового состава и численности (встречаемости) жуков.

Во всех случаях брались пробы, каждая из которых представляла собой комплекс насекомых, собранных с поверхности и из толщи всех плодовых тел определенного вида грибов с одного образца субстрата.

Открытоживущие насекомые собирались с помощью пробирки, подводимой своим краем к поверхности карпофоров. После этого плодовые тела разламывались или раскалывались и проводился учет скрытноживущих видов. При необходимости выведения имаго часть плодовых тел помещалась в садки на субстрат из древесных опилок.

Все исходные данные (дата и место сбора, характеристика биотопа, порода древесины и ее состояние, вид гриба и его возраст, положение плодовых тел на субстрате и их состояние, видовой состав мицетобionтов данного вида грибов, фазы их жизненного цикла, локализация в базидиомах и древесине) заносились в учетные карты.

Для изучения энтомокомплексов, формирующихся в мицелиальном слое грибов под корой и в древесине, после удаления плодовых тел с анализируемого субстрата проводился сбор насекомых, обитающих под корой и в участках древесины, подверженных грибному разложению (определялось по наличию мицелиальных пленок и состоянию древесины). В некоторых случаях участок ствола дерева, пораженного грибами, выпиливался до отрезка длиной 50 см, помещался в плотный холщовый или брезентовый мешок, а затем подвешивался в темном помещении. Все вылетающие насекомые замаривались и регистрировались.

Определение грибов проводилось В.А.Мухиным (ИЭРиЖ УрО РАН) и автором лично. В определении жесткокрылых принимали участие Г.И. Юферев (Свечинский пункт сигнализации и прогнозов, Кировская обл.) — семейства блестянок, лейодид, скрытников и челновидок и Н.Б. Никитский (Зоологический музей МГУ) — семейства гладкотелов, грибоедов, ризофагид, блестянок и некоторых других. Всем этим специалистам автор выражает глубокую признательность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени в составе мицетофильного сообщества дереворазрушающих грибов Ильменского заповедника выявлено 104 вида жесткокрылых, относящихся к 29 семействам. Ниже приводится полный аннотированный список жуков, так или иначе связанных с ксилотрофными базидиальными грибами заповедника. Сведения по биологии и экологии видов приводятся по оригинальным и литературным данным. В ссылаках упомянута только основная литература по отдельным группам и видам, а также специальные литературные источники, в которых затронуты вопросы взаимодействия насекомых и грибов.

I. Семейство Alleculidae — пыльцееды

Относительно небольшое семейство, представленное в фауне России и сопредельных стран (бывший СССР) 20 родами и примерно 80 видами (Дубровин, 1992). Фауна пыльцеедов заповедника практически не изучена, до настоящего времени было известно 5 видов (Лагунов, Новоженев, 1996). Развиваются в гнилой древесине, в трухлявых пнях, стволах и дуплах, реже в подстилке и в почве, где, по всей вероятности, питаются мицелием грибов и продуктами его жизнедеятельности. Тенденция к мицетофагии наиболее выражена у представителей рода *Mycetochara* Berth. (Benick, 1952, Красущий, 1996). Мнотью отмечен один вид:

1. *Mycetochara flavipes* F. — единично отмечался на стадии имаго на поверхности спороносящих плодовых тел настоящего трутовика *Fomes fomentarius*. Характер связей с грибами до конца не выяснен, по-видимому, имаго питаются спорами грибов, используя их как дополнительный пищевой ресурс.

II. Семейство Anobiidae — точильщики

В фауне России и сопредельных территорий 36 родов и около 147 видов (Логвиновский, 1985). Большинство видов развивается в древесине на различных стадиях ее разрушения (*Ptiliniinae*, *Anobiinae*, *Dryophilinae*, *Ernobiiinae*, *Hedobiinae*), представители трибы *Xyletiniinae* обычны в стеблях сухих тра-

вянистых растений и в помете растительноядных животных. Группу мицетофильных видов образуют *Dorcatominae* и *Trysoyupinae*, развивающиеся в мицелиальном слое и плодовых телах древесных грибов, а также в дождевиках (Benick, 1952; Компанцев, 1984; Логвиновский, 1985; Красуцкий, 1990, 1992, 1994, 1996, 1997). В мицетофильном сообществе деразрушающих грибов Ильменского заповедника три вида:

1. *Dorcatoma dresdensis* Hbst. — неоднократно отмечался в лиственных лесах в треме мертвых плодовых тел настоящего трутовика на березе и осине. Реже встречается в базидиомах *Rhellinus igniarius*. Характерные С-образные личинки развиваются в течение 3,5—4 недель, окукливаются непосредственно в плодовых телах и перезимовывают. Выход имаго наблюдается в первой половине мая.

2. *Dorcatoma lomnickii* Rtt. — довольно обычен в плодовых телах настоящего трутовика на березе и осине. Образ жизни и биология как у предыдущего вида.

3. *Dorcatoma robusta* Strand. — встречается несколько реже, чем предыдущий вид, имеет сходную биологию и заселяет крупные мертвые плодовые тела настоящего трутовика.

III. Семейство Carabidae — жуужелицы

По данным О.Л.Крыжановского (1983) в фауне бывшего СССР 198 родов и 2500 видов. Для Ильменского заповедника описано 164 вида (Коробейников, 1979, Лагунов, Новоженев, 1996). В основном хищники, фитофаги, миксофаги, случаи мицетофагии крайне редки (Крыжановский, 1983; Benick, 1952, Красуцкий, 1996). Мною единично на грибах отмечались следующие виды:

1. *Harpalus latus* L. — на стадии имаго обнаружен на гименофоре живых плодовых тел вешенки *Pleurotus calyptratus* (осина). Вероятно, случайный посетитель грибов.

2. *Pterostichus oblongopunctatus* F. — на стадии имаго дважды отмечен между пластинками гименофора вешенки *Pleurotus pulmonarius* (осина, береза), где уничтожал личинок мицетобионтных двукрылых.

3. *Tachyta nana* Gyll. — имаго обнаружены на плодовых телах *Pleurotus calyptratus*, а также под корой березы в мицелиальном слое грибов *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Trichaptum biforme*, *Daedaleopsis confragosa*, *Picnoporus cinnabarinus* и видов рода *Pleurotus*. Активный хищник, уничтожающий личинок многих мелких мицетофагов и видов, живущих под корой деревьев.

IV. Семейство Cerambycidae — усачи

В фауне России и сопредельных территорий представлено не менее чем 100 родами и 850-900 видами (Плавильщиков, 1965). Общее число видов в заповеднике точно не установлено, но, вероятно, не менее 86 (Лагунов, Новоженев, 1996). Личинки развиваются под корой и в древесине, многие из них связаны симбиозом с дереворазрушающими грибами и осуществляют т.н. церамбицидную стадию разрушения коры и древесины (Мамаев, 1977). Мною отмечен один вид:

1. *Leptura thoracica* Creutz. — имаго единично обнаруживались на живых плодовых телах вешенки *Pleurotus pulmonarius* (осина), личинки развиваются в древесине осины, пораженной грибами *P.pulmonarius*, *P.calyptratus* и питаются грибным мицелием и древесиной на стадии белой гнили.

V. Семейство Cerylonidae — гладкотелы

Небольшое по объему семейство, представленное 8 родами и 18 видами (Никитский, 1992). Фауна Ильменского заповедника, Челябинской области и Урала в целом изучена слабо (Красуцкий, 1996). В большинстве своем развиваются под корой и в разрушенной древесине в мицелиальном слое грибов, виды рода *Cerylon* Latr. факультативно или облигатно связаны с грибами и нередко встречаются на живых плодовых телах, в особенности, в период спороношения грибов (Benick, 1952; Красуцкий, 1990, 1992, 1994, 1996). Мною отмечено три вида:

1. *Cerylon deplanatum* Gyll. — на плодовых телах грибов *Lenzites betulina* и *Pleurotus calyptratus* (имаго), нередко отмечался на стадиях личинки и имаго под корой лиственных де-

ревьев (в основном, березы) в мицелиальном слое самых различных грибов.

2. *Cerylon ferrugineum* Steph. — один из наиболее обычных видов гладкотелов. Заселяет такие грибы как *Cerrena unicolor*, *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Trichaptum biforme*, *Trametes hirsuta*, *Trametes ochracea*, *Bjerkandera adusta*, *Pleurotus calyptratus* (имаго), личинки развиваются под корой лиственных деревьев в мицелиальном слое этих и некоторых других грибов.

3. *Cerylon histeroides* F. — имаго обычны на плодовых телах *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Trametes trogii*, *Trichaptum biforme*, *Pluteus atricapillus*, *Pleurotus pulmonarius*, личинки развиваются в мицелиальном слое грибов, растущих на древесине осины и березы.

VI. Семейство Chrysomelidae — листоеды

Очень большое семейство, объединяющее 103 рода и более 1350 видов (Медведев, 1992). В основном, фитофаги, случаи мицетофагии очень редки и указаны для немногих видов рода *Chrysomela* L. и *Epithrix* Fdr., хотя требуют уточнения (Benick, 1952). Один вид:

1. *Cassida viridis* L. — единичная находка имаго на плодовом теле *Piptoporus betulinus* позволяет считать этот вид случайным посетителем, использующим грибы как временное укрытие.

VII. Семейство Cisidae — трутовиковые жуки

Очень небольшое семейство, включающее 13 родов и немногим больше 50 видов (Криволицкая, 1992). Фауна Ильменского заповедника слабо изучена — известно 9 видов из 4 родов (Лагунов, Новоженев, 1996 со ссылкой на Красуцкого, 1992, 1994). Это доминирующая группа облигатных мицетофагов, развивающихся в мертвых плодовых телах древесных грибов порядка *Aphylllophorales*, значительно реже встречаются в плодовых телах агариковых (*Agaricales*) и пораженной грибами древесине (Benick, 1952; Компанцев, 1984; Красуцкий, 1990, 1992, 1994, 1996, 1997). В одном плодовом

теле за сезон может развиваться от 2 до 4 генераций цизид. На настоящее время выявлено 11 видов:

1. *Cis boleti* Scop. — обычный и самый крупный вид цизид, развивающийся в сухих плодовых телах видов рода *Trametes*, в особенности, *T.ochracea* и *T.versicolor*. Неоднократно отмечался в грибах *Lenzites betulina* и *Bjerkandera adusta*, растущих на лиственных породах деревьев.

2. *Cis bidentulus* Rosenh. — в своем развитии тесно связан с грибами *Trametes trogii* (осина, береза) и, вероятно, является монофагом. На стадии имаго обнаружен на поверхности плодовых тел настоящего трутовика, где проходит дополнительное питание.

3. *Cis comptus* Gyll. — один из самых массовых видов. Заселяет разнообразные афиллофоровые грибы, растущие на лиственных породах деревьев, но наиболее часто встречается в плодовых телах видов рода *Trametes* (*T.hirsuta*, *T.ochracea*, *T.trogii*, *T.versicolor*), а также *Trichaptum biforme*, *Lenzites betulina*, *Gloeoporus dichrous*, *Bjerkandera adusta* и *Daedaleopsis confragosa*. Единично регистрировалось развитие этого вида в плодовых телах *Lentinus strigosus* (*Agaricales*).

4. *Cis hispidus* Gyll. — довольно часто встречающийся вид, заселяющий грибы *Cerrena unicolor*, *Lenzites betulina* и *Trametes versicolor*, растущие на березе.

5. *Cis fissicornis* Mel. — обычен в сосново-березовых лесах в плодовых телах *Lenzites betulina*, *Trametes ochracea*, *Trametes versicolor*, растущих на осине и березе. Личинки нередко проникают из плодовых тел в мицелиальный слой этих грибов и питаются древесиной, разрушающейся по типу белых гнилей.

6. *Cis striatulus* Mel. — очень редко встречался в траме плодовых тел *Daedaleopsis confragosa*, где и проходил развитие.

7. *Eridaulus jacquemarti* Mel. — редкий на территории области вид, трофически связанный с грибом *Trametes versicolor*.

8. *Octotemnus glabriculus* Gyll. — один из массовых разрушителей грибов рода *Trametes*, в основном, *T.ochracea* и *T.versicolor*, растущих на березе.

9. *Rhopalodontus perforatus* Gyll. — единственный среди цизид Челябинской области вид, связанный в своем развитии с многолетними плодовыми телами настоящего трутовика.

10. *Sulcaxis affinis* Gyll. — доминирующий вид на территории области. Заселяет самые разнообразные афиллофоровые грибы с однолетними и однолетними зимующими плодовыми телами, но чаще встречается в грибах рода *Trametes*, *Daedaleopsis confragosa*, *Lenzites betulina* и *Picnoporus cinnabarinus* на древесине березы.

11. *Sulcaxis fronticornis* Pz. — изредка обнаруживался на стадии имаго на грибах *Bjerkandera adusta* и *Fomes fomentarius*.

VIII. Семейство Colydiidae — узкотелки

Небольшое семейство, представленное 20 родами и 36 видами (Никитский, 1992). Данных по Ильменскому заповеднику крайне мало (Лагунов, Новоженев, 1996). В основном, факультативные хищники, сапрофаги и неспециализированные мицетофаги (Никитский, 1992, Benick, 1952, Красуцкий, 1996). В мицетофильном сообществе один вид:

1. *Vitoma crenata* F. — имаго неоднократно обнаруживались на плодовых телах *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Picnoporus cinnabarinus* и *Lentinus strigosus*, а также в мицелиальном слое самых разных видов грибов, заселяющих древесину берез. Для этого вида характерна факультативная сапро-мицетофагия, вероятно, с элементами хищничества.

IX. Семейство Cleridae — пестряки

В фауне России представлено 11 родами и 58 видами (Кривошук, 1992). Известны как активные хищники и некрофаги, виды рода *Thanasimus* Latr. иногда встречаются на грибах (Benick, 1952, Красуцкий, 1996). Один вид:

1. *Thanasimus formicarius* L. — на стадии имаго единично встречался на живых плодовых телах *Fomes fomentarius* и истреблял личинок открытоживущих мицетофагов (*Scaphidiidae*, *Nitidulidae*).

Х. Семейство Cucujidae — плоскотелки

Относительно небольшое семейство, представленное в фауне России и сопредельных стран 20 родами и 90 видами (Кривоуцкая, 1992). Виды этого семейства, в основном, сапроксилофаги, фитосапрофаги и вредители запасов продовольствия, в том числе, вероятно, и грибов. Элементы мицетофагии наблюдаются у видов рода *Monotoma* Hbst., *Laetophloeus* Dej., *Silvanus* Latr., *Cucujus* F., *Oryzaephilus* Ganglb. (Benick, 1952, Красуцкий 1990, 1992, 1994, 1996). Два вида:

1. *Bronthes planatus* L. — имаго отмечены под корой осины в мицелиальном слое грибов *Pleurotus calypttratus*. Пищевые связи с грибами до конца не ясны, по-видимому является факультативным сапро-мицетофагом (Никитский, 1980).

2. *Silvanus unidentatus* F. — на стадии имаго единично отмечался на гименофоре мертвых плодовых тел настоящего трутовика, где питался мицелием низших грибов и спорами.

XI. Семейство Elateridae — щелкуны

Семейство щелкунов в фауне России представлено более чем 500 видами, группирующимися в 90 родов (Гурьева, 1965). Фауна Урала характеризуется чрезвычайной обедненностью — 60 видов из 27 родов (Пенев, 1992), а для Ильменского заповедника указан 41 вид (Лагунов, Новоженев, 1996). В своей биологии щелкуны тесно связаны с травянистыми и древесными растениями и по типу питания являются, в основном, фитофагами, ризофагами и сапро-ксилофагами. Личинки некоторых видов используют в качестве дополнительного источника пищи напочвенные грибы (*Elater* L., *Melanotus* Esch., *Limonius* Esch., *Selatosomus* Steph., *Dalopius* Esch., *Ludius* Latr.), представители родов *Agriotes* Esch., *Denticollis* Pill. и ряд других способны проникать из древесины или подстилки в плодовые тела деревообитающих грибов (Benick, 1952, Халидов, 1981). В мицетофильном сообществе дереворазрушающих грибов мною обнаружено 3 вида:

1. *Ampedus rotomae* Steph. — на стадии имаго отмечался на плодовых телах настоящего трутовика. Личинки неоднок-

ратно обнаруживались в древесине берез, разрушающихся по типу белых гнилей.

2. *Prosternon tessellatum* L. — неоднократно отмечался в толще плодовых тел вешенок. По-видимому, использует эти грибы как дополнительный источник пищи.

3. *Selatosomus aeneus* L. — единственная находка этого вида на гименофоре настоящего трутовика не позволяет сделать каких-либо заключений относительно характера взаимоотношений с грибами.

XII. Семейство Erotylidae — грибовики

В фауне России 16 родов и более 50 видов (Криволицкая, 1992). Представители семейства хорошо известны как облигатные мицетофаги, развивающиеся в толще плодовых тел агариковых и афиллофоровых грибов (Benick, 1952, Компанцев, 1984, Кривошеина, Зайцев, Яковлев, 1986, Красуцкий, 1990, 1992, 1994, 1996, 1997). Являются одной из доминирующих групп жесткокрылых в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов. Для Ильменского заповедника идентифицировано 7 видов:

1. *Dacne bipustulata* Thunbg. — один из массовых видов, заселяющий разнообразные дереворазрушающие грибы на листовенных породах — *Bjerkandera adusta*, *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Gloeoporus dichrous*, *Lenzites betulina*, *Piptoporus betulinus*, *Trametes trogii*, *Trametes versicolor*, *Lentinus strigosus*, *Lentinus cyathiformis*, *Pleurotus calyptatus*, *Pleurotus pulmonarius*, *Pluteus atricapilus*. Личинки обычно развиваются в отмерших плодовых телах *P.betulinus*, *L.strigosus*, *Pleurotus*.

2. *Dacne notata* Gmel. — редкий вид, развивающийся, в основном, в плодовых телах *Piptoporus betulinus*.

3. *Triplax aenea* Schall. — типичный скрытноживущий мицетофаг, развивающийся в живых плодовых телах *Pleurotus pulmonarius*. На территории области очень обычен.

4. *Triplax rufipes* F. — самый многочисленный вид рода на Южном Урале. Развивается в плодовых телах вешенок, а также под корой берез в мицелиальном слое этих грибов.

5. *Triplax russica* L. — более редкий вид грибовиков, связанный с вешенками (в основном, *Pl.pulmonarius*). Имаго проходят дополнительное питание на живых плодовых телах *Fomes fomentarius*.

6. *Triplax scutellaris* Charp. — один из доминирующих видов рода *Triplax*. Заселяет вешенки (*Pl.calypttratus*, *Pl.pulmonarius*), отмечался также на осеннем опенке *Armillaria mellea*.

7. *Tritoma subbasalis* Reitt. — редкий в Челябинской области вид. В своем развитии тесно связан с грибами *Daedaleopsis confragosa*, имаго проходят дополнительное питание на плодовых телах настоящего трутовика. Отмечался только в молодых березняках.

XIII. Семейство Helodidae (Scirtidae) — трясиинники

Одно из наименее изученных семейств фауны России, для Урала данных нет. Трясиинники известны как обитатели гниющей древесины, вытекающего сока деревьев, встречаются также в трухе дупел, некоторые виды — почвенные сапрофаги, большое число видов развивается под водой на подводных растениях и болотной растительности, представители родов *Microcara* Thoms. и *Cyphon* Pk. В обзоре Беника (Benick, 1952) указаны как мицетоксены, связанные с древесными грибами. Мною отмечен один вид:

1. *Cyphon pubescens* F. — весной и в начале лета заселяет различные дереворазрушающие грибы, растущие на березе, но чаще всего обнаруживается на пластинках гименофора мертвых переувлажненных плодовых тел *Daedaleopsis confragosa*. Возможно, является частичным мицетофагом (Красуцкий, 1994).

XIV. Семейство Histeridae — карапузики

В фауне России и сопредельных стран представлено 30 родами и 230 видами (Крыжановский, 1965), точное число видов на Урале и в Ильменском заповеднике назвать трудно. Большинство карапузиков — хищники, обитающие в подстилке и почве, под корой деревьев и в древесине, ряд видов — некрофаги и сапро-ксилофаги, представители родов *Saprinus* Er.,

Onthophilus Leach., *Platysoma Leach.*, *Dendrophilus Leach.*, *Hister L.* и некоторые другие довольно часто посещают различные виды напочвенных и древесных грибов, но каких-либо устойчивых связей с ними не обнаруживают (Benick, 1952, Красуцкий, 1992, 1994, 1996). В составе мицетофильного сообщества Ильменского заповедника отмечено три вида:

1. *Margarinotus ventralis Mars.* — единично обнаружен на стадии имаго в плодовых телах вешенки *Pleurotus pulmonarius* на березе. Характер связей с грибами и их обитателями до конца неясен.

2. *Platysoma minus Rossi.* — единичная находка имаго на плодовом теле *Pleurotus pulmonarius* не позволяет сделать какие-либо предположения о характере связей этого вида с грибами.

3. *Platysoma deplanatum Gyll.* — на стадии имаго посещает грибы рода *Pleurotus* и *Fomes fomentarius*, растущие на березе. Уничтожает личинок жуков семейств *Erotylidae*, *Scaphidiidae*, а также некоторых круглошовных двукрылых, обитающих под корой деревьев в мицелиальном слое грибов *Fomes fomentarius*, *Trichaptum bifforme* и *Daedaleopsis confragosa*. Возможно, использует живые «ткани» агариковых грибов рода *Pleurotus* как дополнительный источник пищи.

XV. Семейство Lathridiidae — скрытники

Относительно небольшое семейство жуков, представленное 11 родами и более чем 100 видами (Салук, 1992). Фауна Ильменского заповедника изучена недостаточно, приводились данные, в основном, по мицетофильным видам (Красуцкий, 1996, Лагунов, Новоженев, 1996). По типу питания являются облигатными мицетофагами, используют в пищу мицелий низших грибов, грибные споры (*Cartodere Thoms.*, *Corticaria Marsh.*, *Stephostethus LeConte.*), а также развиваются в плодовых телах напочвенных и древесных грибов (*Lathridius Hbst.*, *Corticaria Johnson.*, *Corticarina Reitt.*, *Stephostethus LeConte.*), некоторые — в дождевиках (Benick, 1952, Салук, 1992, Красуцкий, 1996). В мицетофильном сообществе заповедника не менее 7 видов:

1. *Corticaria lapponica* Zett. — изредка встречается на поверхности плодовых тел *Fomes fomentarius*, в особенности в период спороношения. Питается, в основном, спорами.

2. *Corticarina similata* Cyll. — жуки обычны на переувлажненных мертвых плодовых телах *Daedaleopsis confragosa* и питаются плесневыми грибами, личинки развиваются под корой лиственных деревьев в мицелиальном слое грибов *Trichaptum biforme*, *Fomes fomentarius*, *Daedaleopsis confragosa*, *Piptoporus betulinus* и некоторых других.

3. *Enicmus rugosus* Thoms. — часто встречается на грибах с трубчатый гименофором, в особенности, *Fomes fomentarius*, *Trametes trogii* в период их спороношения. Личинки развиваются на плодовых телах этих грибов, а также под корой в пленках мицелия.

4. *Enicmus fungicola* Thoms. — отмечен на гименофоре живых плодовых тел настоящего трутовика. Открытоживущий мицетофаг, питающийся спорами грибов.

5. *Lathridius consimilis* Mnnh. — обычный вид скрытников на увлажненных плодовых телах *Lenzites betulina*. Питается спорами и мицелием грибов, растущих на березах.

6. *Lathridius hirtus* Cyll. — отмечался на живых спороносящих плодовых телах настоящего трутовика и *Trichaptum biforme*. Открытоживущий мицетофаг.

7. *Stephostethus pandellei* Bris. — единично отмечен на спороносящих грибах *Daedaleopsis confragosa*, растущих на березе.

XVI. Семейство Leioididae

В фауне России около 10 родов и до 100 видов (Лафер, 1989), видовой состав лейодид Урала не изучен. Развиваются в грибах на древесине и на почве, некоторые — в подземных грибах и миксомицетах (Benick, 1952, Лафер, 1989, Красуцкий, 1990, 1992, 1994, 1996) и, таким образом, являются мицетофагами. Для заповедника выявлено 4 вида:

1. *Agathidium mandibulare* Sturm. — личинки и имаго обнаружены в плодовых телах *Anthrodia xantha* на сосне и *Pleurotus calyptratus* на осине.

2. *Amphicyllis globus* F. — единично отмечался в плодовых телах *Pleurotus pulmonarius* на осине и березе.

3. *Anisotoma axillaris* Gyll. — наиболее обычный вид, связанный с грибами *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius* и *Trichaptum biforme*. Особенно часто встречается на грибах в момент спороношения.

4. *Anisotoma humeralis* Deg. — отмечался на спороносящих плодовых телах настоящего трутовика на березе и осине.

XVII. Семейство Melandryidae — телелюбы

В фауне России и сопредельных стран 31–32 рода и 77 видов (Никитский, 1992). Развиваются в грибах-трутовиках (*Orchesia Latr.*, *Abdera Steph.*, *Euryzilora Lew.*, *Zilora Muls.*), под гнилой корой или в мертвой древесине хвойных и лиственных деревьев, некоторые, возможно, в почве или подстилке (Benick, 1952, Никитский, 1992, Красуцкий, 1992, 1994, 1996, 1997). В Ильменском заповеднике 5 мицетофильных видов:

1. *Abdera triguttata* Gyll. — единично отмечался на стадии имаго на плодовых телах *Trichaptum biforme*.

2. *Dircaea quadriguttata* Pk. — личинки развиваются под корой осины в мицелиальном слое *Pleurotus calyptratus*, *Trametes trogii*, иногда *Trametes ochracea*. Имаго посещают различные грибы, растущие на лиственных деревьях.

3. *Melandrya dubia* Schall. — на стадии имаго обнаруживался на поверхности плодовых тел *Fomes fomentarius*, личинки развиваются в древесине берез, разрушающихся по типу белых гнилей.

4. *Orchesia fasciata* Ill. — специализированный мицетофаг, развивающийся в плодовых телах *Haralopilus nidulans*, *Inonotus rheades*, а также в мицелиальном слое грибов *Fomes fomentarius* под корой березы и осины.

5. *Orchesia micans* Panz. — редкий вид, развивающийся в плодовых телах *Fomes fomentarius*, *Inonotus radiatus* и *Lentinus cyathiformis*.

XVIII. Семейство Melyridae — малашки

Для фауны России и сопредельных стран известно около 250 видов из 25 родов (Егоров, 1992). Личинки и имаго — активные хищники, живущие в древесине в ходах короедов и точильщиков и на травянистых растениях. Случаи мицетофагии неизвестны. Один вид:

1. *Henicopus pilosus* Scop. — на стадии имаго отмечен на плодовых телах *Pleurotus calyptratus*. Характер пищевых связей не выяснен.

XIX. Семейство Mordellidae — горбатки или шипоноски

В фауне России не менее 10 родов и около 200 видов (Односсум, 1992). Фауна Урала изучена недостаточно. Личинки горбатов обитают в древесине хвойных и лиственных пород деревьев на различных стадиях ее разрушения, по типу питания являются ксило-мицетофагами. Имаго обычны на цветах и плодовых телах агариковых грибов (Красуцкий, 1992, 1994, 1996, 1997). Два вида:

1. *Mordella holomelaena* Apf. — на стадии имаго единично отмечался на плодовых телах настоящего трутовика в период его спороношения. Характер пищевых связей с грибами неясен.

2. *Tomoxia biguttata* Pk. — обычный обитатель живых плодовых тел *Pleurotus pulmonarius*, растущих на заросших травой старых гарях на сухостойных осинах и березах. Личинки развиваются под корой в мицелиальном слое этих грибов, часто проникают в плодовые тела.

XX. Семейство Mycetophagidae — грибоеды

В фауне России представлено 11 родами и 49 видами (Никитский, 1993). Специализированные мицетофаги, связанные с различными видами дереворазрушающих грибов (*Mycetophagus Hellw.*, *Litargus* Er., *Triphyllus* Dej., *Triphyllioides* Miyatake) а также обитатели подстилки и почвы (*Triphyllina* Rtt.), складских помещений, пивоваренных и винодельческих заводов (*Typhaea* Steph.), питающиеся мицелием высших и низших грибов. В заповеднике не менее 7 видов:

1. *Litargus connexus* Geoffr. — личинки и имаго заселяют плодовые тела *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Piptoporus betulinus*, *Pleurotus calyptatus*, *Pl.pulmonarius* и питаются отмершими «тканями» базидиом, а также мицелием грибов под корой лиственных пород деревьев.

2. *Mycetophagus ater* Rtt. — обычный обитатель подсохших плодовых тел вешенок, на стадии имаго проходит дополнительное питание на гименофоре настоящего трутовика.

3. *Mycetophagus quadripustulatus* L. — обычно развивается в плодовых телах грибов рода *Pleurotus* и *Lentinus*, иногда — в грибах *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*.

4. *Mycetophagus piceus* F. — наиболее обычный вид грибоедов, связанный с агариковыми грибами рода *Pleurotus* и афиллофоровыми *Daedaleopsis confragosa*, *Piptoporus betulinus*, *Trametes hirsuta* и *Trametes trogii*.

5. *Mycetophagus tschitscherini* Rtt. — развивается в мертвых плодовых телах видов рода *Pleurotus*, имаго проходят дополнительное питание на спороносящих базидиомах настоящего трутовика.

6. *Mycetophagus decempunctatus* F. — редкий на Южном Урале вид, заселяющий, в основном, березовый трутовик *Piptoporus betulinus*. На стадии имаго обнаруживался на плодовых телах настоящего трутовика.

7. *Mycetophagus multipunctatus* F. — специализированный мицетофаг, развивающийся в грибах *Daedaleopsis confragosa*, *Pleurotus pulmonarius*, *Pholiota adiposa*.

XXI. Семейство Nitidulidae — блестянки

Крупное семейство, представленное более чем 400 видами из 38 родов (Кирейчук, 1992). Уральская фауна слабо изучена. Пищевые режимы разнообразны — антофагия, сапрофагия, некрофагия, хищничество; мицетофагия характерна для видов родов *Cυχramus* Kug., *Cyllodes* Er., *Epiraea* Er., *Pocadius* Er. и некоторых других (Venick, 1952, Кирейчук, 1992, Красуц-

кий, 1992, 1994, 1996). Мицетофильное сообщество Ильменского заповедника включает 11 видов, относящихся к 4 родам:

1. *Cyllodes ater* Hbst. — обычный вид, встречающийся на разнообразных грибах — *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma applanatum*, *Pleurotus calyptratus*, *Pl.pulmonarius*, *Pluteus atricapilus*. Развивается в агариковых грибах, растущих на древесине лиственных пород деревьев.

2. *Sychramus luteus* F. — типичный мицетофаг, развивающийся в плодовых телах вешенок и осенних опят. Имаго очень многочисленны на плодовых телах настоящего трутовика в период их спороношения.

3. *Epuraea binotata* Rtt. — открытоживущий мицетофаг, жизненный цикл которого проходит на гименофоре *Fomes fomentarius*.

4. *Epuraea biguttata* Thunbg. — развивается на гименофоре плодовых тел настоящего трутовика, а также в мицелиальном слое грибов, растущих на березах.

5. *Epuraea distincta* Grimm. — единичные особи отмечены на плодовых телах *Daedaleopsis confragosa* на березе.

6. *Epuraea muehli* Rtt. — обычный обитатель спороносящих плодовых тел настоящего трутовика.

7. *Epuraea rufomarginata* Steph. — трофически связан с настоящим трутовиком — питается спорами.

8. *Epuraea unicolor* Oliv. — развивается в плодовых телах *Lentinus cyathiformis*, на стадии имаго проходит дополнительное питание на грибах *Fomes fomentarius* и *Trametes trogii*.

9. *Epuraea variegata* Hbst. — типичный мицетофаг, связанный с грибами *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Daedaleopsis confragosa*, *Lentinus cyathiformis* на березе.

10. *Glischrochilus hortensis* Geoffr. — хищничает под корой лиственных деревьев и на плодовых телах настоящего трутовика. Использует грибные споры как дополнительный источник пищи.

11. *Glischrochilus quadripunctatus* L. — отмечен в фазе имаго на грибах *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Pleurotus calypttratus*. Хищник с элементами мицетофагии.

XXII. Семейство Peltidae — щитовидки

Небольшое семейство, представленное 11 родами и более чем 20 видами (Крыжановский, 1965), на Урале, по-видимому, 3—4 рода и 7 видов. Развиваются в разрушенной грибами древесине, трутовиках, отдельные виды являются хищниками. В заповеднике 2 вида:

1. *Zimioma grossum* L. — развивается в древесине хвойных и лиственных пород, пораженных трутовиком *Fomitopsis pinicola*, вызывающим бурую гниль. Имаго нередко питаются гимениальным слоем *Fomitopsis pinicola* и *Piptoporus betulinus*.

2. *Thymalus subtilis* Rtt. — развивается в плодовых телах и мицелиальном слое грибов *Daedaleopsis confragosa*, *Piptoporus betulinus*, иногда, *Fomes fomentarius*, *Pleurotus calypttratus*.

XXIII. Семейство Rhizophagidae

В фауне России 6 родов и 41 вид (Никитский, 1992). Жуки и личинки хищники, сапро-ксилофаги, детритофаги, ряд видов (род *Rhizophagus* Hbst.) — факультативные мицетофаги (Benick, 1952, Никитский, 1992, Красуцкий, 1996). По моим данным личинки ризофагид, обитающие в древесине, являются факультативными мицетофагами и на протяжении всего цикла развития могут использовать мицелий дереворазрушающих грибов в пищу (Красуцкий, 1994, 1996, 1997). Три вида:

1. *Rhizophagus bipustulatus* F. — жуки и личинки отмечены в мицелиальном слое *Lenzites betulina* под корой березы.

2. *Rhizophagus dispar* Pk. — изредка встречается на плодовых телах и в мицелиальном слое грибов *Fomes fomentarius* и *Trichaptum bifforme* на березе.

3. *Rhizophagus parvulus* Pk. — на стадии имаго обнаруживался на плодовых телах настоящего трутовика и питался спорами.

XXIV. Семейство Scaphidiidae — челновидки

Небольшое семейство, представленное 27 видами мелких жуков из 7 родов (Яблоков-Хнзорян, 1985). Все известные виды — мицетофаги, трофически связанные с различными грибами, в первую очередь, дереворазрушающими, и обитают в субстратах, пораженных грибным мицелием, а также на поверхности (*Scaphisoma* Leach., *Caryoscapha* Ganglb.) и в толще плодовых тел грибов (*Scaphidium* Oliv.), реже развиваются в миксомицетах (Компанцев, Потоцкая, 1987). В мицетофильном сообществе Ильменского заповедника 4 вида челновидок:

1. *Scaphisoma agaricinum* L. — обычный вид, развивающийся на грибах *Ganoderma applanatum*, *Lentinus cyathiformis*, *Pleurotus calyptratus*.

2. *Scaphisoma assimile* Gr. — очень редкий вид, связанный с трутовиком *Ganoderma applanatum* на осине.

3. *Scaphisoma inopinatum* Lobl. — доминирующий вид челновидок в Челябинской области. В своем развитии связан с грибами *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Trichaptum biforme*, *Trametes trogii*, *Trametes versicolor*, *Lentinus lepideus* и *Pluteus atricapilus*.

4. *Scaphisoma subalpinum* Rtt. — редкий вид, развивающийся на трутовиках *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*.

XXV. Семейство Silphidae — мертвоеды

В фауне России около 80 видов мертвоедов (Крыжановский, 1965), для Урала описано 26 видов из 10 родов (Козьминых, Есюнин, 1989). В основном некрофаги, сапрофаги и детритофаги, случаи мицетофагии указаны для родов *Nicrophorus* F., *Oiceoptoma* Leach., *Phosphuga* Leach. и некоторых других (Benick, 1952). В моих материалах один вид:

1. *Silpha carinata* Hbst. — имаго и личинки используют мертвые увлажненные плодовые тела вешенки в дополнение к основной пище.

XXVI. Семейство Staphylinidae — коротконадкрылые

Большое семейство, представленное в фауне России и сопредельных стран не менее чем 2000 видами из 175 родов (Киршенблат, 1965). Для Ильменского заповедника описано более 137 видов (Петренко, 1992, Лагунов, Новоженев, 1996). Жуки и личинки обитают в самых разнообразных местообитаниях и субстратах растительного и животного происхождения и по типу питания являются хищниками, сапрофагами, фитофагами, мицетофагами и т.д. В обзоре Беника (Benick, 1952) указано свыше 380 видов стафилинид из 80 родов, так или иначе связанных с грибами. В мицетофильном сообществе заповедника 10 идентифицированных видов (большая часть материала пока не обработана):

1. *Atheta gagatina* Baudi — по-видимому, облигатный мицетофаг, связанный с различными грибами; нами отмечен на поверхности увлажненных базидиом березового трутовика *Piptoporus betulinus*.

2. *Acrulia inflata* Cyll. — отмечался в фазе имаго на поверхности увлажненных плодовых тел грибов *Bjercandera adusta*, *Trametes versicolor* на березе и осине.

3. *Bolitobius lunulatus* L. — посещает разнообразные грибы (преимущественно *Fomes fomentarius*, *Ganoderma applanatum*, *Lentinus cyathiformis*, *L.lepideus*, *Pleurotus pulmonarius*) в поисках жертвы (личинки различных мицетофагов) и является специализированным хищником в энтомокомплексах грибов.

4. *Bolitobius trimaculatus* Pk. — обычен на грибах рода *Pleurotus*, где хищничает на личинок и яйца двукрылых.

5. *Bolitochara obliqua* (Er.) — в массе встречается на различных грибах, в основном, *Fomes fomentarius*, *Ganoderma applanatum*, *Trametes ochracea*, *T.versicolor*; *Trichaptum biforme*, *Lenzites betulina*. Типичный мицетофаг.

6. *Cilea silphoides* L. — облигатный мицетофаг, связанный с агариковыми грибами рода *Pleurotus* и *Lentinus*.

7. *Conosoma bipustulatum* Grav. — открытоживущий мицетофаг, питающийся, в основном, спорами грибов *Fomes*

fomentarius и *Fomitopsis pinicola*. Личинки развиваются на плодовых телах и под корой в мицелиальном слое многих видов древесных грибов.

8. *Megarthus hemipterus* Ill. — отмечался на плодовых телах и в мицелиальном слое вешенок, растущих на березах и осинах.

9. *Oxyporus maxillosus* F. — доминирующий вид стафилинид, трофически связанный с грибами рода *Pleurotus*.

10. *Philonthus cyanipennis* F. — имаго и личинки обнаружены в плодовых телах *Lentinus lepideus*, где, по-видимому, и развиваются.

XXVII. Семейство Tenebrionidae — чернотелки

Также одно из наиболее крупных семейств, объединяющее более 1000 видов (Медведев, 1992). Точное число видов на Урале до сих пор не установлено. Жуки и личинки — сапрофаги, фитофаги, ксилофаги, некоторые — хищники (род *Corticeus*). Мицетофильные виды известны в трибах *Bolitophagini*, *Diaperini*, *Toxicini* (Компанцева, 1987). В Ильменском заповеднике 5 мицетофильных видов:

1. *Bolitophagus reticulatus* L. — специализированный мицетофаг, развивающийся в мертвых плодовых телах настоящего трутовика. Обычен в лиственных лесах.

2. *Diaperis boleti* L. — массовый вид в трутовиках *Piptorus betulinus*, иногда развивается в мертвых плодовых телах *Fomitopsis pinicola* (береза, осина, сосна). *Lentinus lepideus*, единично на стадии имаго отмечался в грибах *Daedaleopsis confragosa*.

3. *Oplocephala haemorrhoidalis* F. — редкий вид, зарегистрированный на плодовых телах *Fomes fomentarius* на березе.

4. *Scaphidema metallicum* F. — редкий вид, связанный в своем развитии с плодовыми телами и мицелиальным слоем грибов *Cerrena unicolor* на березе.

5. *Upis ceramboides* L. — ксилофильный миксофаг, развивающийся в древесине берез, разрушающихся по типу белых

гнилей и питающийся мицелием и плодовыми телами многих дереворазрушающих грибов, в основном, *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Trichaptum biforme* и *Pleurotus pulmonarius*.

XXVIII. Семейство Tetratomidae

В фауне России представлено 8 родами и 22 видами (Никитский, 1992). Уральская фауна очень слабо изучена. Известны как специализированные мицетофаги, связанные, преимущественно, с древесными грибами (Никитский, 1992). Один вид:

1. *Tetratoma ancora* F. — развивается в грибах рода *Pleurotus*, растущих на лиственных породах деревьев. Отмечался в фазе имаго на гименофоре спороносящих плодовых тел настоящего трутовика.

XXIX. Семейство Throscidae — тросциды

Небольшое семейство, представленное в фауне России 3 родами и, примерно, 20 видами. Биология этих жуков изучена недостаточно полно. Имаго нередко встречаются на цветах и листьях растений, личинки обитают в сильно разрушенной древесине, вероятно, хищничают. В грибах регистрировались представители родов *Drapetes* и *Throscus*, характер связей с грибами факультативный (Benick, 1952). Один вид:

1. *Drapetes biguttatus* Pk. — имаго отмечены на плодовых телах *Lentinus strigosus*, растущих на валежной древесине берез. Характер пищевых связей неясен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что сообщество мицетофильных жесткокрылых Ильменского заповедника отличается высоким таксономическим разнообразием и объединяет виды, различающиеся по степени экологической специализации к грибам (мицетобионты, ксилобионты и педобионты — облигатные и факультативные мицетофаги) и их обитателям (хищные формы).

ЛИТЕРАТУРА

- Библиографический указатель по насекомым Челябинской области (1879—1986 гг.). — Свердловск: УрО РАН, 1989. — 52 с.
- Гурьева Е.Л. Семейство Elateridae — щелкуны. // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. М.-Л., «Наука», 1965, с. 266—280.
- Дубровин Н.Н. Семейство Alleculidae — пыльцееды. // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые или жуки., часть 2. СПб, «Наука», 1992: с. 510—517.
- Егоров А.Б. Семейство Melyridae (Malashidae) — малашки. — там же, с. 93—106.
- Кирейчук А.Г. Семейство Nitidulidae — блестянки. — там же, с. 114—209.
- Киршенблат Я.Д. Семейство Staphylinidae — стафилины или коротконадкрылые жуки. // Определитель насекомых европейской части СССР. Том II. Жесткокрылые и веерокрылые. М.-Л. «Наука», 1965, с. 111—156.
- Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Эколого-фаунистический обзор жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) Урала. // Насекомые в биогеоценозах Урала (Информационные материалы). Свердловск: УрО АН СССР, 1989, с. 28—29.
- Компанцев А.В. Комплексы жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами в лесах Костромской области. // Животный мир южной тайги. М.: «Наука», 1984, с. 191—196.
- Компанцев А.В., Потоцкая В.А. Новые данные по личинкам жуков-челновидок (Coleoptera, Scaphidiidae). // Экология и морфология насекомых — обитателей грибных субстратов. М.: «Наука», 1987, с. 87—100.
- Компанцева Т.В. Экологические особенности ксилофильных и мицетофильных жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны СССР. там же, с. 46—56.
- Коробейников Ю.И. Жужелицы Ильменского заповедника и их сезонная динамика активности. // Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. — Свердловск, 1979, с. 44—62.

- Красуцкий Б.В. Первые данные по фауне жесткокрылых — мицетобионтов основных дереворазрушающих грибов юго-восточной части Ильменского заповедника // Членистоногие охраняемых территорий Челябинской области (Информационные материалы). — Свердловск (УрО АН СССР), 1992. с. 51–59.
- Красуцкий Б.В. Сообщества жесткокрылых — мицетобионтов дереворазрушающих грибов в лесных экосистемах равнинного Зауралья // Успехи энтомологии в СССР. Экология и фаунистика, небольшие отряды насекомых. (Материалы 10 съезда ВЭО, 11–15 сентября 1989г.). — СПб., 1993. с. 33–34.
- Красуцкий Б.В. Экологическая классификация жесткокрылых — мицетобионтов дереворазрушающих базидиальных грибов // Экология, 1994а, N 1. с. 71–79.
- Красуцкий Б.В. Новые данные по фауне и биологии жесткокрылых — мицетобионтов дереворазрушающих грибов Ильменского заповедника // Экологические исследования в Ильменском государственном заповеднике. — Миасс: ИГЗ, 1994б. с. 55–62.
- Красуцкий Б.В. Мицетофильные блестянки (Coleoptera, Nitidulidae) Южного Урала // Биота Урала (Информационные материалы). — Екатеринбург (Институт экологии растений и животных УрО РАН), 1994в. с. 25–26.
- Красуцкий Б.В. Пищевые связи челновидок рода *Scaphisoma* Leach. (Coleoptera, Scaphidiidae) Южного Урала // Биота Урала (Информационные материалы). — Екатеринбург (Институт экологии растений и животных УрО РАН), 1994г. с. 27–28.
- Красуцкий Б.В. Пищевые связи трутовиковых жуков (Coleoptera, Cisidae) Южного Урала // Механизмы поддержания биологического разнообразия (Материалы конференции). — Екатеринбург, 1995а, с. 80–82.
- Красуцкий Б.В. Пищевая специализация жуков-грибоедов (Coleoptera, Mycetophagidae) Южного Урала — там же, с. 82–84.
- Красуцкий Б.В. Жесткокрылые — мицетобионты дереворазрушающих базидиальных грибов в подтаежных лесах Запад-

ной Сибири // Энтомол. обзор., 1995б, т. 74, вып.3. с. 542–550.

Красуцкий Б.В. Жесткокрылые — мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов лесостепного Зауралья // Энтомол. обзор., 1996а, т. 75 вып.2. с.274–277.

Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья (Краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых). — Екатеринбург, 1996б. 146 с.

Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Coleoptera) — мицетобионты основных дереворазрушающих грибов южной подзоны Западно-Сибирской тайги // Энтомол.обозр., 1997а, т. 76, вып. 2. с. 302–308.

Красуцкий Б.В. Жесткокрылые-мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов подзоны средней тайги Западной Сибири // Энтомол.обозр., 1997б, т.76, вып.4. с.720–775.

Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta), связанные с настоящим трутовиком *Fomes fomentarius* (L.: Fr.)Fr. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Проблемы биомониторинга естественных ландшафтов на Урале и в Северном Казахстане. — Кустанай, 1997в. с.27–55.

Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые надсемейства Cuscujoidea Урала и их связи с дереворазрушающими базидиальными грибами // Успехи энтомологии на Урале. — Екатеринбург, 1997г. с. 75–79.

Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые надсемейства Tenebrionoidea Урала и их связи с дереворазрушающими базидиальными грибами. — там же, с. 79–83.

Криволицкая Г.О. Семейство Cuscujidae — плоскотелки. // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Том III. Жесткокрылые или жуки. Ч.2. — СПб.: «Наука», 1992, с. 233–245.

Криволицкая Г.О. Семейство Erotylidae — грибовики. — там же, с. 285–303.

Криволицкая Г.О. Семейство Cleridae — пестряки. — там же, с. 86–93.

- Криволюцкая Г.О. Семейство *Cisidae* — трутовиковые жуки. — там же, с. 423–426.
- Кривошеина Н.П., Зайцев А.И., Яковлев Е.Б. Насекомые — разрушители грибов в лесах европейской части СССР. — М.: «Наука», 1986, 340 с.
- Кривошеина Н.П., Компанцев А.В. Основные группы разрушителей древесины и их энтомофаги в лесах Костромской области. // Животный мир южной тайги. — М.: «Наука», 1984, с. 165–190.
- Крыжановский О.Л. Семейство *Silphidae* — мертвоеды. // Определитель насекомых европейской части СССР. Том II. Жесткокрылые и веерокрылые. М.-Л.: «Наука», 1965, с. 106–110.
- Крыжановский О.Л. Семейство *Histeridae* — карапузики. — там же, с. 95–104.
- Крыжановский О.Л. Семейство *Peltidae* — щитовидки. — там же, с. 239–240.
- Крыжановский О.Л. Жуки подотряда *Aderphaga*: семейства *Rhysodidae*, *Trachypachidae*; семейство *Carabidae* (вводная часть, обзор фауны СССР). // Фауна СССР. Жесткокрылые. Том I, вып. 2. — Л.: Наука, 1983. — 341 с.
- Лагунов А.В., Новоженев Ю.И. Фауна жесткокрылых Ильменского заповедника. — Миасс, 1996. — 104 с.
- Лафер Г.Ш. Семейство *Leiodidae* (*Anisotomidae*). // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые или жуки, часть 1. — Л.: «Наука», 1989, с. 318–329.
- Лафер Г.Ш. Семейство *Scaphidiidae*-челновидки. — там же, с. 367–373
- Логвиновский В.Д. Точильщики — семейство *Anobiidae*. // Фауна СССР, Жесткокрылые, Т. XIV, вып. 2, — Л.: «Наука», 1985. — 175 с.
- Мамаев Б.М. Биология насекомых — разрушителей древесины. // Итоги науки и техники. Энтомология. М.: «Наука», 1977, 213 с.
- Медведев Л.Н. Семейство *Chrysomelidae* — листоеды. // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III.

- Жесткокрылые или жуки. Ч. 2. — СПб.: «Наука», 1992, с. 533–602.
- Медведев Г.С. Семейство Tenebrionidae — чернотелки. — там же, с. 621–405.
- Никитский Н.Б. Семейство Rhizophagidae. — там же, с. 216–224.
- Никитский Н.Б. Семейство Cerylonidae. — там же, с. 303–309.
- Никитский Н.Б. Семейство Colydiidae. — там же, с. 397–405.
- Никитский Н.Б. Семейство Mycetophagidae — грибоеды. — Там же, с. 406–422.
- Никитский Н.Б. Семейство Tetratomidae. — Там же, с. 426–435.
- Никитский Н.Б. Семейство Melandryidae. — Там же, с. 435–473.
- Никитский Н.Б. Жуки-грибоеды (Coleoptera, Mycetophagidae) фауны России и сопредельных стран. — Изд-во МГУ, 1993, — 184 с.
- Односум В.К. Семейство Mordellidae — горбатки или шипоноски. // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Том III. Жесткокрылые или жуки. Часть 2. — СПб.: «Наука», 1992, с. 510–517.
- Пенев Л.Д. Фауна жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) Урала в сравнении с сопредельными странами: таксономические аспекты раз нообразия. // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала (Материалы IV совещания энтомологов Урала: Пермь, 24–26 марта 1992 г.) — Екатеринбург, 1992, с. 115–117.
- Петренко А.А. К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Ильменского государственного заповедника. // Членистоногие охраняемых территорий Челябинской области (Информационные материалы). — Свердловск: УрО РАН, 1992, с. 42–51.
- Плавильщиков Н.Н. Семейство Cerambycidae — жуки-дровосеки, усачи. // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. — М.-Л.: «Наука», 1965, с. 389–419.
- Салук С.В. Семейство Lathridiidae — скрытники. // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокры-

лые или жуки, Часть 2. — СПб.: «Наука», 1992, с. 378–391.

Халидов А.Б. Почвенные беспозвоночные животные, связанные со шляпочными грибами. // Проблемы почвенной зоологии. — Киев, 1981. с. 236.

Яблоков-Хнзорян С.М. Жуки-челновидки (Coleoptera, Scaphidiidae) фауны СССР. // Энтомол. обзор., 1985, LXIV, с.132–143.

Benick L. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologiske und statistische Untersuchungen. // Acta zool. fenn., 1952, 70, 250s.

КСИЛОФИЛЬНЫЕ И МИЦЕТОФИЛЬНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Красудкий Б.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН

The results of the study xylo-micetophilous beetles participating in biological destruction of birch and fir wood, and fruit bodies of wood-decaying basidiomycetes growing on these tree species, are presented. The research work was carried out for 4 years in the Vissim nature reserve. The «core» of the community of wood and fungin destroying beetles consist of 94 species belonging to 27 families. Insect communities at early stages of birch and fir bark and wood destruction are described. The communities of beetles living in fruit bodies of dominant fungi species are briefly characterised.

Известно, что биологическое разложение древесины — сложный и длительный процесс, в котором принимают участие грибы, беспозвоночные животные и микроорганизмы, вместе образующие функциональное единство, часто называемое ксилофильное сообщество, или ксилобиоценоз (Кривошеина, Мамаев, 1982). Связи между этими основными группами организмов достигнуты длительной сопряженной эволюцией, продолжавшейся более 350 млн. лет, отличаются стабильностью, но при этом настолько существенны, что любое незначительное нарушение иерархии ксило-мицетофильного комплекса приводит к изменениям в ходе сукцессий организмов при колонизации и последующей деструкции древесины и древесных остатков.

К настоящему времени накоплен большой материал, иллюстрирующий роль грибов и беспозвоночных в разрушении древесины на всех основных этапах этого процесса, дано описание стадий биодеструкции с участием различных групп грибов (Рипачек, 1967, Частухин, Николаевская, 1969, Степанова, Мухин, 1979, Мухин, 1993) и беспозвоночных животных (Криволюцкая, 1965, Мамаев, 1974, 1977, Мамаев, Кривоше-

ина, Потоцкая, 1977, Кривошеина, Мамаев, 1982 и др.), фактически раскрыта выдающаяся роль грибов в процессе биохимического разложения древесины и не менее важная роль беспозвоночных в ее механическом разрушении. Но при этом слабо изученным остается комплекс вопросов о формах взаимодействия грибов и беспозвоночных на разных стадиях биодеструкции — как раз то, что является одной из форм организации комплекса разрушителей древесины. В этой связи необходимо констатировать следующие принципиально важные моменты:

1. Начальные стадии колонизации и деструкции древесины основаны на тесном симбиозе грибов и насекомых (Мамаев, 1977, Аксентьев, Участнова, 1986, «Fungus-Insect Relationships», 1984). Наиболее изучены симбиотические отношения короедов (*Scolytidae*), плоскоходов (*Platypodidae*) и сверлил (*Lyntexylidae*) из отряда жесткокрылых насекомых (*Coleoptera*) с так называемыми амброзиальными грибами (известно около 70 видов амброзиальных грибов, относящихся к 3 классам — *Zygomycetes* (*Mucorales*), *Ascomycetes* (*Endomycetales*, *Chaetomiales*, *Microascales*)) и *Deuteromycetes* (*Hyphomycetales*, *Sphaeopsidales*) и рогахвостов (*Siricidae*) из отряда перепончатокрылых насекомых (*Hymenoptera*) с дереворазрушающими грибами *Stereum sanguinolentum* (*Alb. & Schw.: Fr.*) *Fr.* (*Basidiomycetes*, *Aphylllophorales*). Сущность такого симбиоза в типичном случае состоит в том, что насекомые, откладывая яйца в древесину или под кору, заносят споры грибов и к моменту вылупления из яиц личинок в заселенном субстрате уже, как правило, хорошо развит мицелий грибов, перерабатывающий этот субстрат в пищу насекомых. Перенос спор осуществляется в специализированных, часто хорошо морфологически обособленных органах разной степени сложности — мицетангиях (Аксентьев, Участнова, 1986). Что касается амброзиальных грибов, то они вне ходов короедов не встречаются, поэтому симбиоз имеет явно облигатный характер.

2. На последующих стадиях деструкции древесины облигатные симбиотические связи трансформируются в факультативные.

тивный симбиоз — этот тип отношений в большей степени характерен для жесткокрылых насекомых из семейств златок и усачей (Мамаев, 1974, 1977, Кривошеина, Зайцев, Компанцев и др., 1993) — и, затем в пищевые связи с мицелием и плодовыми телами грибов (Мамаев, 1977, Красуцкий, 1996, Никитский, Осипов, Чемерис и др., 1996 и др.). На этом этапе скорость биодеструкции древесины наиболее высока за счет высокой ферментативной активности грибов (Степанова, Мухин, 1979, Мухин, 1993) и интенсивной механической разрушающей деятельности личинок ксилофагов (Мамаев, 1977). В свою очередь плодовые тела грибов, формирующиеся на поверхности разрушающегося субстрата, привлекают большое число насекомых-мицетофилов, которые не только питаются плодовыми телами грибов и их мицелием в древесине, но и могут захватывать споры грибов и переносить их в новые древесные субстраты (Красуцкий, 1990).

3. На заключительных этапах процесса деструкции, когда древесина фактически утрачивает присущие ей структурно-биохимические особенности, значительно возрастает роль насекомых и других беспозвоночных животных как агентов механического разрушения. На этой стадии преобладают муравьи (*Formicidae*, *Hymenoptera*), а затем дождевые черви (*Lumbricidae*, *Annelida*) (Мамаев, 1974, 1977, Мамаев, Кривошеина, Потоцкая, 1977). Как правило, их деятельность сопряжена с процессами биодеструкции отпада различными сапротрофными и микоризообразующими грибами (Частухин, Николаевская, 1969).

Эта достаточно упрощенная схема констатирует наличие тесных связей грибов и беспозвоночных в процессе разложения древесины и, насколько возможно, позволяет судить об организованности во времени и сложности процессов биодеструкции, их сопряженности и цикличности. Основная задача видится в том, чтобы детально изучить «тонкую структуру» ксило-мицетофильного сообщества, как раз и определяющую его функциональную организацию и целостность.

Если ориентироваться на перспективные долгосрочные исследования, то представляется очень важным провести полный анализ динамических аспектов функционирования ксилофильных и мицетофильных сообществ: сезонная и многолетняя динамика численности насекомых, особенно, оценка вероятности критических изменений, провоцирующих вспышки, или, напротив, выпадение комплексов детерминирующих процесс деструкции видов на основных этапах разрушения древесины под влиянием изменившихся абиотических и биотических факторов среды. Актуально дальнейшее изучение сукцессий группировок стволовых «вредителей» по мере разрушения субстрата: последовательное замещение комплексов одних видов другими, скорость этого процесса, тонкие уровни взаимодействия насекомых с грибами, сопряженность процесса деструкции отпада с другими звеньями круговорота веществ в лесах. Кроме того, сформулированы и такие перспективные задачи, как количественная оценка процессов разрушения древесины и древесных остатков, мониторинг состояния древостоев в градиенте нарушений, возможные пути регулирования процессов биологического разложения древесины в районах интенсивных вывалов.

В июне 1995 года, в Висимском государственном заповеднике, расположенном в подзоне южной тайги Среднего Урала, в результате сильного снегопада, сопровождавшимся порывистым ветром, произошло значительное разрушение древесного яруса и в цепи разложения поступило огромное количество древесины — сотни тонн на гектар. Эта ситуация стала предметом научного изучения и уже в 1996 году были организованы систематические, комплексные исследования процессов биодеструкции вывала. В период с 1997 по 1999 гг. эти исследования в значительной степени поддерживались Российским Фондом Фундаментальных Исследований в рамках проекта 97—04—50130 и были направлены на изучение ксилобиоценозов и мицетофильных сообществ как открытых систем, где реализуются разнообразные взаимодействия организмов, составляющих детритную пищевую цепь. Основное внимание уделялось анализу изменений в сукцессионных рядах, основан-

ных на колонизации и последующей деструкции древесины и древесных остатков, которые были в первом приближении оценены параметрами видового разнообразия ксило-мицетофильных энтомокомплексов, соотношениями группировок доминирующих видов насекомых и структурными перестройками, обусловленными преобразованиями основных типов связей в этих системах, и рядом других показателей, характеризующих их функциональную организацию и целостность.

Настоящая работа подводит первые итоги 4-летнего изучения (1996–99 гг.) биологического разнообразия сообществ ксилофильных и мицетофильных жесткокрылых Висимского заповедника на основных лесообразующих породах деревьев и в связи с доминирующими на них в процессе биодеструкции видами ксилотрофных базидиальных грибов. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проект N 97–04–50130).

МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ МЕТОДИКА РАБОТЫ

Методика работы предполагала проведение полевых и лабораторных исследований. Сбор материала в полевых условиях осуществлялся на пробных площадках и при маршрутных учетах, в лабораторных условиях использовались, в основном, садковые методики выведения имаго насекомых из коры, древесины и грибов.

Для постоянных наблюдений заложено 6 пробных площадок, каждая размером 100×100м (1 га): 4 из них — в ельниках-пихтарниках мохово-травяных (основной тип леса на территории заповедника), 1 площадка — в сосняке зеленомошно-брусничном, 1 площадка — в осиннике мохово-разнотравном. С целью изучения закономерностей заселения стволов деревьев насекомыми-ксилофагами с момента вывала были выбраны модельные деревья основных лесообразующих пород — березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrn.) и березы пушистой (*B. pubescens* Ehrn.) — 12 стволов, ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.) — 15 стволов, пихты (*Abies sibirica* Ldb.) — 6 стволов и осины (*Populus tremula* L.) — 6 ство-

лов. В первый же год после вывала были проведены учеты короедов на всех деревьях, кроме осины. Для этой цели использовался метод кольцевых палеток, шириной 20 см, расположенных на относительных длинах ствола (см. Бородин, 1970). В последующие годы на этих модельных деревьях изучены этапы формирования ксило-мицетофильных сообществ на ранних стадиях разрушения коры и древесины, динамика плодоношения дереворазрушающих грибов и видовой состав насекомых, связанных с их мицелием и плодовыми телами. Получен значительный личиночный материал — часть личинок доведены до стадии имаго на субстрате из кусочков коры и древесины, помещенных в пронумерованные алюминиевые боксы.

Кроме прямых методов изучения при маршрутных учетах использовался метод пространственно-временных аналогий, позволяющий создать представление о составе и структуре ксило-мицетофильных комплексов для всех основных стадий разложения древесины. В полевых исследованиях для оценки стадий разложения древесины использовалась пятибальная шкала П.В. Гордиенко (1979) (цит. по Бурова, 1986):

- I — древесина с плотной корой, отмершая в текущем году,
- II — древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции,
- III — верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала,
- IV — разложение, оцениваемое визуально, проникает на значительную глубину,
- V — остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузидии мхов и лишайников.

Пробы коры и древесины брались с трех участков стволов — комлевой части, середины и вершины — все они помещались в небольшие тряпичные мешочки и алюминиевые боксы. Всего взято 346 проб (Таблица), в 116 из них были получены насекомые (личинки и имаго). При анализе ксило-

фильных комплексов и для описания закономерностей сукцес- сий группировок разрушителей древесины использовалась зоо- логическая классификация этапов естественного разрушения коры и древесины, предложенная Б.М.Мамаевым (1974).

Таблица

Количество исследованных стволов деревьев на основных стадиях разрушения древесины по шкале П.В.Гордиенко.

Древесные породы	Стадии разрушения древесины					Всего стволов
	I	II	III	IV	V	
Береза	35	30	30	18	6	119
Осина	9	7	7	6	4	33
Ель	35	35	30	20	7	127
Пихта	10	8	8	8	2	36
Сосна	9	9	7	4	2	31

Во всех случаях изучалась также структура сообществ жесткокрылых насекомых, связанных с дереворазрушающими базидиальными грибами на основных лесообразующих породах. Изучены энтомокомплексы 1640 плодовых тел 34 видов ксилотрофных базидиомицетов, относящихся к 2 порядкам и 6 семействам. Методика более подробно описана в ранее опубликованных работах (Красуцкий, 1996, 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований наиболее полно изучены ксило-мицетофильные комплексы березы и ели, в меньшей степени — осины, пихты и сосны. Выявлено более 48 видов жесткокрылых из 15 семейств, участвующих на основных этапах разрушения коры и древесины, и свыше 48 видов жуков из 15 семейств, формирующих основу мицетофильного сообщества Висимского заповедника. Полученные материалы хорошо соотносятся с данными, опубликованными ранее в работах В.П.Куликова (1979), В.П. Куликова, Ю.А. Малоземова (1975).

В настоящей статье будут рассмотрены ксило-мицетофильные сообщества двух основных лесообразующих пород — березы и ели. Данные по сосне, осине и пихте, а также по некоторым другим породам после завершения обработки будут опубликованы позже.

1. Комплекс ксилобионтов березы

Насчитывает в своем составе не менее 23 видов жуков из 13 семейств. Комплекс обитателей коры и подкорового пространства включает 9 видов из 7 семейств, комплекс обитателей древесины представлен 14 видами из 8 семейств.

Сколитидная стадия разрушения коры — хорошо выражена и наблюдается уже в первый год после вывала. Единственный индикаторный вид:

Семейство Scolytidae — короеды

Scolytus ratzeburgi Jonn. — обычен как на сухостойных, так и на валежных стволах в области толстой коры (не менее 0,7 см). В зонах поселения этого вида обнаружены несовершенные грибы рода *Penicilium* (*Deuteromycetes*, *Hyphomycetales*).

Церамбицидная стадия разрушения коры — вслед за короедами под корой появляются усачи (*Cerambycidae*), златки (*Buprestidae*), узкотелки (*Colydiidae*) и чернотелки (*Tenebrionidae*), развивающиеся в толстых участках коры и в лубе на разных стадиях гниения. Некоторые из них тесно связаны с дереворазрушающими грибами.

Семейство Cerambycidae — усачи

Rhagium mordax Deg. — кроме березы заселяет также и осину и чаще встречается на валежных стволах. Развивается в течение 2 лет.

Saperda scalaris L. — обычный вид, часто развивающийся и под корой осины. Личинки нередко заходят в мицелиальные слои дереворазрушающих грибов *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) S.F.Gray. (*Aphylllophorales*, *Stereaceae*), *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P.Karst. (*Aphylllophorales*, *Poriaceae*), *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Kumm. (*Aphylllophorales*, *Polyporaceae*). Развитие личинок продолжается 2 года.

Семейство Vuprestidae — златки

Chrysobothris affinis F. — довольно редкий вид, сопутствующий усачам и развивающийся под корой как стоящих, так и валежных деревьев. Генерация двухлетняя.

Семейство Colydiidae — узкотелки

Bitoma crenata F. — нередок под корой лежащих на земле стволов. Связан с грибами дейтеромицетами (Никитский, Осипов, Чемерис и др., 1996), обычен в мицелиальном слое некоторых афиллофоровых базидиальных грибов (*S. hirsutum*, *B. adusta*, *Schizophyllum commune* Fr. (Aphylllophorales, Schizophyllaceae), *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. (Aphylllophorales, Poriaceae), *Pl. pulmonarius*).

Семейство Tenebrionidae — чернотелки

Upis ceramboides L. — появление этого вида свидетельствует о завершении церамбицидной стадии. Развивается в темном лубе и прилегающих участках древесины, где есть мицелий грибов *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.: Fr.) Schroet. (Aphylllophorales, Poriaceae), *F. fomentarius*, *Pl. pulmonarius*.

Пирохроидная стадия разрушения коры — на этой стадии происходит отслаивание коры, луб сильно разрушен. Хорошо развиты мицелий и плодовые тела дереворазрушающих грибов: *B. adusta*, *Steccherinum ochraceum* (Pers. In Gmelin.: Fr.) S.F. Gray. (Aphylllophorales, Stecherinaceae), *S. hirsutum*, *Trametes hirsuta* (Wulf.: Fr.) Pil. (Aphylllophorales, Poriaceae), *Sch. commune*, *Pl. pulmonarius*. Индикаторы этой стадии — жуки-огнецветки и плоскотелки.

Семейство Pygochroidae — огнецветки

Schizotus pectinicornis L. — обычный вид, развивающийся под гнилой корой, большей частью лежащих стволов. Генерация двухлетняя.

Семейство Cucujidae — плоскотелки

Cucujus haematodes Er. — развивается в подгнившем лубе, покрытом слоем дейтеромицетов и аскомицетов, нередко заходит в мицелиальные слои *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Aphylllophorales, Poriaceae), *F. fomentarius*.

Silvanus unidentatus F. — нередко встречается под отмершей, отслаивающейся корой, зараженной дейтеро- и аскомицетами — особенно *Cladosporium*, *Aspergillus*, *Virgaria*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Ceratocystis* (Никитский, Осипов, Чемерис и др., 1996). Нами также обнаруживался в мицелиальном слое *Trichaptum biforme* (Fr. in Kl.) Ryv., *F. fomentarius*, *P. betulinus*.

Лимексилонидная стадия разрушения древесины — начальная стадия биодеструкции ксилемы, характерная особенность которой — тесный симбиоз жуков с амброзимальными грибами.

Семейство Lymexilidae — сверлилы

Elateroides dermestoides L. — достаточно редкий вид, развивающийся в увлажненной древесине валежных стволов. Симбиотически связан с аскомицетом *Endomyces hylecoeti* Neger. из порядка *Endomycetales* (Аксентьев, Участвова, 1986; Никитский, Осипов, Чемерис и др., 1996). Цикл развития однолетний.

Семейство Scolytidae — короеды

Trypodendron signatum F. — обычный для заповедника вид, чаще развивающийся в древесине сухостойных стволов. Связан симбиозом с несовершенным грибом *Ambrosiella ferruginea* (M.-Kaar.) Vatra. из порядка *Hymenomycetales* (Аксентьев, Участвова, 1986).

Церамбицидная стадия разрушения древесины — основная стадия биодеструкции, всегда хорошо выраженная. Индикаторная группа — жуки-усачи.

Семейство Cerambycidae — усачи

Leptura thoracica Creutz. — развивается, преимущественно, в древесине крупных валежных стволов березы и осины, находящейся на стадии белой гнили, вызываемой грибами *T. biforme*, *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr. (*Aphyllorphales*, *Poriaceae*), *Pl. pulmonarius*.

L. quadrifasciata L. — самый обычный вид в заповеднике, связанный с белыми гнилями березы.

Necydalis major L. — редкий вид, связанный с мягкими белыми гнилями березы и осины, вызываемых грибами рода *Trametes*.

Saperda scalaris L. — обычный вид, заселяющий древесину березы и осины. Личинки часто обнаруживались в мицелиальном слое грибов *S. hirsutum*, *B. adusta*, *Pl. pulmonarius*.

Семейство Melandryidae — тенелюбы

Melandrya dubia Schall. — заселяет древесину вслед за усачами, когда в ней хорошо развит мицелий грибов, вызывающих белую гниль, в особенности, *T. biforme*, *Pl. pulmonarius*, *F. fomentarius*.

Луканидная стадия разрушения древесины — основу луканидного комплекса составляют рогахи (*Lucanidae*) и пластинчатоусые (*Scarabaeidae*). На заключительных этапах этой стадии начинают преобладать жуки-щитовидки (*Peltidae*).

Семейство Lucanidae — рогахи

Platycerus caraboides L. — часто встречается в светлых гнилях древесины валежных берез. Цикл развития 2-летний.

Sinodendron cylindricum L. — развивается также в белых гнилях березы и осины, часто пораженных трутовиками *F. fomentarius* и *T. biforme*.

Ceruchus chrysomelinus Hoch. — предпочитает бурые гнили древесины валежных берез и елей, вызываемые трутовиком *Fomitopsis pinicola* (Swartz.: Fr.) P. Karst. (*Aphylllophorales*, *Poriaceae*).

Семейство Scarabaeidae — пластинчатоусые

Cetonia aurata L. — очень обычен в гнилой древесине березы, реже — осины. Цикл развития 2-3-летний.

Trichius fasciatus L. — очень обычен в гнилой, валежной древесине, разрушающейся по типу белой гнили под влиянием грибов *T. biforme*, *Trametes versicolor* (L.: Fr.) Pil., *F. fomentarius*. Цикл развития 2-летний.

Семейство Athribidae — ложнослоники

Platystomos albinus L. — развивается в тонкомерной древесине, обычно пораженной грибом *Daldinia concentrica* (Bolt.) Wint. (*Ascomycetes*, *Xylariaceae*). Предпочитает белые гнили.

Семейство Peltidae — щитовидки

Zimiotia grossum L. — нередок в древесине крупных берез, разрушающихся по типу бурой гнили под влиянием тру-

товика *F. pinicola*. Жуки часто питаются непосредственно на плодовых телах этих грибов, несколько реже выедают гименофор березового трутовика — *Piptoporus betulinus*. Цикл развития 2-летний.

2. Сообщество мицетофильных жесткокрылых основных дереворазрушающих грибов на березе

Начиная с момента вывала (1995 год) и до настоящего времени (1999 год), на модельных деревьях нам удалось проследить динамику плодоношения дереворазрушающих базидиальных грибов — основных деструкторов березы на ранних этапах разрушения древесины, изучить структуру микоценоячек (видовые комплексы грибов, появляющиеся одновременно) и видовой состав жесткокрылых, связанных с плодовыми телами грибов (комплекс мицетобионтов) на разных стадиях их существования (см. также Красущкий, 1997), и видов, развивающихся в мицелиальных слоях древесных грибов. В результате этого выявлено 40 видов мицетофильных жуков, относящихся к 14 семействам.

На второй год после вывала упавшие стволы березы уже бывают заселены дереворазрушающими грибами. Доминирующими видами являются *S.hirsutum*, *B.adusta* и *Pl.pulmonarius*. Эти же виды грибов составляют ядро комплекса деструкторов и на третий год. Наиболее богатое в видовом отношении сообщество ксилотрофных базидиомицетов формируется на четвертый после вывала год — комплекс основных деструкторов включает не менее 15 видов грибов из 5 семейств и 2 порядков — *S.hirsutum* (*Stereaceae*, *Aphyllphorales*), *B.adusta*, *C.unicolor*, *F.fomentarius*, *F.pinicola*, *P.betulinus*, *Pycnoporus cinnabarinus* (*Jacq.: Fr.*) *P.Karst.*, *Trametes trogii* *Berk. In Trog.*, *T.hirsuta*, *T. biforme* (*Poriaceae*, *Aphyllphorales*), *S.commune* (*Schizo-phyllaceae*, *Aphyllphorales*), *Stecherinum ochraceum* (*Pers. in Gmelin: Fr.*) *S.F.Gray* (*Stecherinaceae*, *Aphyllphorales*), *Lentinus strigosus* (*Bull.: Fr.*) *Fr.*, *Pleurotus ostreatus* (*Jacq.: Fr.*) *Kumm.* *Pl.pulmonarius* (*Polyporaceae*, *Agaricales*) — состав микоценоячек во многом зависит от гидротермических условий конкретного биотопа и влажности субстрата.

Ниже будет дана краткая характеристика сообществ мицетофильных жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими базидиальными грибами на березе (период изучения — 1997–99 гг.).

***Pleurotus pulmonarius* + *Pleurotus ostreatus* — вешенки**

Для этих грибов характерны наиболее богатые видами и сходные между собой мицетофильные сообщества — всего обнаружено не менее 21 вида жуков из 10 семейств.

На живых плодовых телах очень обычны грибовики (*Erotylidae*) рода *Triplax* *Herbst.*, в особенности *T.aenea* *Schall.*, *T.rufipes* *F.*, *T.scutellaris* *Charp.*, личинки которых развиваются только в живых базидиомах и затем окукливаются под корой (редко) или в подстилке (часто). Другой грибовик — *T.russica* *L.* — встречается на стадии имаго; развитие его происходит в грибах *Inonotus obliquus* (*Pers.: Fr.*) *Pil.* (*Aphyllophorales*, *Hymenochaetaceae*). В это же время встречаются жуки-блестянки (*Nitidulidae*) *Cyllodes ater* *Herbst.*, тесно связанные в своем развитии с вешенками (*Pleurotus*) и опятами (*Armillariella mellea* (*Vahl.: Fr.*) *Kumm.*, тетратомиды (*Tetratomidae*) *Tetratoma ancora* *F.*, *T.fungorum* *F.* и горбатки (*Mordellidae*) *Tomoxia biguttata* *Gyll.*, дополнительно питающиеся на вешенках, коротконадкрылые жуки (*Staphylinidae*) *Oxyporus maxillosus* *F.*, *Bolitobius lunulatus* *L.* и *B.trimaculatus* *Payk.* — типичные мицетофаги вешенок, осенних опят и некоторых других дереворазрушающих грибов (*B.trimaculatus*). Более редкими обитателями живых плодовых тел являются катопиды (*Catopidae*) *Sciodrepoides watsoni* *Spence*, гладкотелы (*Cerylonidae*) *Cerylon ferrugineum* *Steph.*, блестянки *Epiraea biguttata* *Thunbg.* *Glischrochilus hortensis* *Geoffr.*, личинки которых могут полностью проходить развитие под корой березы в мицелиальном слое различных дереворазрушающих грибов, вызывающих белую гниль.

В отмирающих и мертвых плодовых телах наиболее обычны грибоеды (*Mycetophagidae*) рода *Mycetophagus* *Hellw.* — *M.quadrupustulatus* *L.*, *M.piceus* *F.* — доминирующие виды комплекса сапро-мицетофагов вешенок, *M.multipunctatus* *F.*,

чаще встречающийся в плодовых телах афиллофоровых грибов (особенно *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.: Fr.) Schroet.) и *Litarigus connexus* Geoffr., более часто встречающийся в плодовых телах и мицелиальном слое аскомицетов.

Комплекс сопутствующих видов представлен ксило-мицетофагами — чернотелкой (*Tenebrionidae*) *Upis ceramboides* L и тенелюбом (*Melandryidae*) *Melandrya dubia* Schall. — на стадии имаго дополнительно питающимися плодовыми телами ксилотрофных агариковых и некоторых афиллофоровых грибов (см. Красуцкий, 1996).

Fomes fomentarius — настоящий трутовик

Мицетофильное сообщество настоящего трутовика в Висимском заповеднике включает 11 видов жуков из 7 семейств. Для сравнения укажем, что на Урале и в Зауралье в целом комплекс мицетобионтов этого гриба насчитывает не менее 98 видов жуков из 28 семейств (Красуцкий, 1997).

На живых плодовых телах жесткокрылые немногочисленны и встречаются, преимущественно, в период спороношения. Из их числа следует назвать стафилина *Sepedophilus bipustulatus* Grav., развивающегося на гименофоре живых и спороносящих плодовых тел грибов, челновидок (*Scaphidiidae*) *Scaphisoma inopinatum* Lobl., населяющих и другие афиллофоровые грибы (см. Красуцкий, 1996), лейодид (*Leiodidae*) *Agathidium seminulum* L., чаще встречающихся на миксомицетах, грибоедов *M.multipunctatus* F. и грибовиков *T.russica*, проходящих здесь дополнительное питание. Иногда на поверхности спороносящих грибов отмечается стафилин *B.trimaculatus*.

В толще живых плодовых тел происходит развитие челновидки *Scaphidium quadrimaculatum* Oliv.

В мертвых базидиомах развиваются трутовиковые жуки (*Cisidae*) *Eridaulus jacquemarti* Mel. и *Rhopalodontus perforatus* Gyll., играющие заметную роль в разрушении недавно отмерших плодовых тел. В более старых грибах развиваются чернотелки (*Tenebrionidae*) *Bolitophagus reticulatus* L., практически полностью разрушающие базидиомы. Этим жукам на стадии имаго нередко сопутствует грибовик *Dacne bipustulata* Thunbg.,

обладающий чрезвычайно широким спектром пищевых связей с грибами.

***Piptoporus betulinus* — березовая губка**

Сообщество мицетофильных жесткокрылых березовой губки в заповеднике довольно своеобразно — в отличие от других районов Среднего Урала мы не находим здесь такого массового разрушителя плодовых тел этого гриба вида жуков как чернотелка *Diaperis boleti* L.

Очень редка здесь и щитовидка (*Peltidae*) *Thymalus subtilis* Rtt., предпочитающий развиваться не в плодовых телах, а в мицелиальном слое березовой губки под корой березы. Возможно это связано с тем, что базидиомы *P. betulinus* в Висимском заповеднике всегда чрезвычайно насыщены влагой, что препятствует развитию личинок этих жуков. Заселенность плодовых тел довольно низка — менее 5 %; в составе мицетобионтов отмечены только представители семейства трутовиковых жуков — *Ennearthron laricinum* Mel. и *Cis bidentatus* Oliv., заселяющие траму мертвых базидиом. На поверхности живых и мертвых плодовых тел иногда встречается ксило-мицетофаг — тенелюб *M. dubia*, на стадии имаго питающийся спороносной тканью грибов.

***Fomitopsis pinicola* — окаймленный трутовик**

Окаймленный трутовик помимо березы заселяет осину, ель, сосну, кедр, пихту, вызывая бурую гниль древесины. На березе в его плодовых телах преобладают трутовиковые жуки *E. Jacquemarti*. На гименофоре нередко питаются имаго щитовидки *Zimiotia grossum* L.; личинки этого жука развиваются в бурых гнилях березы, осины, реже — ели.

Довольно сходные между собой мицетофильные комплексы формируются в мертвых плодовых телах грибов рода *Trametes* (*T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. trogii*, *T. versicolor*), *Trichaptum biforme*, *Bjerkandera adusta*, *Cerrena unicolor*. Здесь преобладают трутовиковые жуки *Cis comptus* Gyll., *C. hispidus* Gyll., *Sulcaxis fronticornis* Pz., *S. affinis* Gyll., *Ennearthron cornutum* Gyll., жизненный цикл которых полностью происходит в грибах.

3. Комплекс ксилобионтов ели

Насчитывает в своем составе не менее 26 видов жуков из 10 семейств. Комплекс обитателей коры и подкорового пространства включает 16 видов из 5 семейств, комплекс обитателей древесины представлен 8 видами из 7 семейств.

Сколитидная стадия разрушения коры — уже в момент вывала многие стволы находятся на этой стадии заселения. Индикаторами сколитидной стадии в заповеднике являются короеды и долгоносики. На модельных деревьях отмечено 3 доминирующих вида короедов и 2 вида долгоносиков.

Семейство Scolytidae — короеды

Ips typographus L. — массовый вид, заселяющий стволы почти от комлевой части и до середины (область толстой коры — не менее 0,8 см толщиной). Развивается в одном поколении. Связан симбиозом с разнообразными грибами — аскомицетами — *Ceratocystis albida* (M.-Kaar.) Hunt., *C.floccosa* (Math.) Hunt., *C.minuta* (Siem.) Hunt., *C.penicillata* (Grosm.) C.Moreau., *C.polonica* (Siem.) C.Moreau., *Cerastomella* sp. (*Microascales*) и дейтеромицетами *Leptographium* sp. (*Hypohymycetales*). (Аксентьев, Участнова, 1986).

Polygraphus poligraphus L. — также весьма обычный вид, заселяющий стволы в области переходной и тонкой коры, а также толстые ветви. Симбиотически связан с грибами-аскомицетами (виды не идентифицированы).

Pityogenes chalcographus L. — массовый вид, часто вызывающий усыхание верхушек и ветвей ели, на упавших стволах встречается в области тонкой и переходной коры. Часто зоны поселения этого вида и пушистого полиграфа пересекаются в центральной и вершинной части ствола. Симбиотически связан с аскомицетами *C.penicillata*, *Cerastomella* sp. и несовершенными грибами *Dendrostibella* sp., *Leptographium* sp. (*Hypohymycetales*) (Аксентьев, Участнова, 1986).

Семейство Curculionidae — долгоносики

Magdalis duplicata Germar. — развивается в одном поколении под корой верхушечных ветвей ели и сосны. Зимует в стадии личинки, окукливается в лубе.

M.phlegmatica Herbst. — обнаруживается под корой верхушечных ветвей ели и сосны. По биологии близок к предыдущему виду.

Церамбицидная стадия разрушения коры — хорошо выражена, в особенности на третий год после вывала. Индикаторами этой стадии являются жуки-дровосеки, представленные не менее чем 8 видами, и златки — 4 вида.

Семейство Cerambycidae — усачи

Tetropium castaneum L. — одним из первых заселяет упавшие деревья; кроме ели встречается и под корой сосны. Личинки развиваются в свежем, светлом лубе. Цикл развития 2-летний.

Callidium coriaceum Pk. — часто сопутствует предыдущему виду. Личинки развиваются в течение 2 лет под корой в заболони.

Acanthocinus griseus F. — кроме ели часто развивается под корой сосен. Развитие продолжается 2 года.

Pogonocherus fasciculatus Deg. — довольно редкий вид, развивающийся под корой толстых ветвей валежных елей. Генерация двухгодичная.

Rhagium inquisitor L. — часто встречается под толстой корой елей (в потемневшем лубе), пораженных трутовиками *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk., *Ph. pini* (Thore.: Fr.) A.Ames., причем личинки иногда окукливаются в самих плодовых телах грибов. Цикл развития продолжается 2 года.

Gaurotes virginea L. — личинки развиваются в течение 1 года под корой стволов и ветвей елей и сосен в потемневшем лубе, окукливаются в почве.

Monochamus sutor L. — один из массовых видов в заповеднике. Личинки развиваются под толстой корой в заболони и на второй год проникают в древесину. В зонах поселения этого усача интенсивно развивается мицелий грибов *Stereum sanguinolentum* и *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) P. Karst.

M. urussovi Fisch. — доминирующий вид усачей, в 1997-98 гг. наблюдалось резкое увеличение численности личинок. По биологии близок к предыдущему виду.

Семейство *Buprestidae* — златки

Ancylolcheira rustica L. — довольно обычный вид златок, развивающийся в том числе и под корой сосен. Цикл развития продолжается 2 — 3 года.

Anthaxia quadripunctata L. — доминирующий вид, часто встречающийся под тонкой корой ели и сосны. В зонах поселения этого жука нередко развит мицелий грибов *S. commune*.

Chrysobothris chrysostigma L. — нередок под корой ели и сосны. На второй год развития личинки из луба заходят в древесину, где и заканчивают развитие.

Пирохроидная стадия разрушения коры — в типичном случае доминантами этой стадии являются жуки огнецветки и плоскотелки. Для ели в Висимском заповеднике наиболее характерны трухляки (*Pythidae*).

Семейство *Pythidae* — трухляки

Pytho depressus L. — обычно встречается под корой в подгнившем лубе наряду с личинками усачей, завершающих церамбицидную стадию — *M. urussovi*, *Rh. inquisitor*. Развивается в течение 2 лет.

Лимексилонидная стадия разрушения древесины — эта стадия сопряжена с начальными этапами церамбицидной стадии разрушения коры. Не всегда выражена.

Семейство *Lymexylidae* — сверлилы

Elateroides flabellicornis Schneider — редкий вид, заселяющий, преимущественно, пни и толстые стволы. Цикл развития однолетний.

Семейство *Scolytidae* — короеды

Trypodendron lineatum Oliv. — обычный вид, кроме ели заселяющий сосну. Тесно связан симбиозом с аскомицетами *Ceratocystis piceae* (Munsh.) Bakshi (*Microascales*) и дейтеромицетами *Ambrosiella ferruginea* (M.-Kaar.) Batra, *Leptographium lundbergii* Lagerber & Melin (*Hypohomycetales*) (Аксентьев, Участвнова, 1986). Развивается в одном поколении.

Церамбицидная стадия разрушения древесины — начинается на 3—4 год после вывала. До настоящего времени комплекс ксилофагов остается слабоизученным.

Семейство Cerambycidae — усачи

Corymbia rubra L. — этот вид чаще развивается в древесине сосен; на ели встречается только в относительно сухой древесине. Цикл развития 2 — летний.

Семейство Melandryidae — тенелюбы

Serropalpus barbatus Schall. — один из основных разрушителей еще относительно твердой древесины ели в то время, когда происходит формирования комплекса дереворазрушающих грибов *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) P.Karst., *Gl. abietinum* (Fr.) P. Karst., *S. commune*. Цикл развития 3-летний.

Семейство Oedemeridae — узконадкрылки

Calopus serraticornis L. — появление этого вида свидетельствует о завершении церамбицидной стадии. Кроме ели развивается также в гнилой древесине сосны, личинки населяют комлевую часть валежных стволов, цикл развития, по-видимому 2-летний.

Семейство Peltidae — щитовидки

Ostoma ferrugineum F. — развиваются в течение 2 лет в бурых гнилях ели, сосны, реже — осины, вызванных трутовиками *Fomitopsis cajanderi* (P. Karst.) Kotl. et Pouz., *F. pinicola*, *F. rosea* (Alb. et Schw.: Fr.) P. Karst., *Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imaz. *Pycnoporellus fulgens*. (Fr.) Donk. Сами жуки часто питаются на плодовых телах этих грибов.

Zimiotoma grossum L. — тесно связан с бурыми гнилями, чаще березы и осины, нежели ели, вызываемых трутовиком *F. pinicola*. Жуки часто питаются на плодовых телах этого гриба, а на березах — на плодовых телах *P. betulinus*.

Луканидная стадия разрушения древесины — основу лукуанидного комплекса в заповеднике составляют представители семейства рогачей. Эта стадия до сих пор остается изученной слабо.

Семейство Lucanidae — рогачи

Ceruchus chrysomelinus L. — личинки развиваются в бурых гнилях древесины, вызываемых трутовиками *F. pinicola*, *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. & Pouz., предпочитая старые высокие пни по сравнению с валежными стволами. Иногда

заселяет и старые сосновые колоды, разрушенные окаймленным трутовиком.

4. Сообщество мицетофильных жесткокрылых основных дереворазрушающих грибов на ели

Начиная с момента вывала (1995 год) и до настоящего времени (1999 год), на модельных деревьях нам удалось проследить динамику плодоношения дереворазрушающих базидиальных грибов — основных деструкторов ели на ранних этапах разрушения древесины, изучить структуру микоценоэчек и видовой состав жесткокрылых, связанных с плодовыми телами грибов на разных стадиях их существования (см. также Красуцкий, 1997), и видов, развивающихся в мицелиальных слоях древесных грибов. В результате этого выявлено 9 видов мицетофильных жуков, относящихся к 5 семействам.

В отличие от березы, стволы ели заселяются дереворазрушающими грибами позже — на 3-й — 4-й год после вывала. В это время безусловными доминантами являются *S. sanguinolentum* и *S. commune*, причем второй вид нередко преобладает над первым. В дальнейшем происходит обогащение комплекса грибов-дереворазрушителей за счет появления таких активных биодеструкторов как *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) P. Karst., *Trichaptum abietinum* (Dicks.: Fr.) Ryv., *T. fusco-violaceum* (Fr.) Ryv. (Aphyllphorales, Poriaceae), *Exidia saccharina* Alb. & Schw.: Fr. (Tremellales, Tremellaceae). Перечисленные виды активны на древесине, находящейся на I, II и, отчасти, III стадии разрушения. На III и IV стадиях разрушения доминирующими видами становятся *Fomitopsis rosea* (Alb. et Schw.: Fr.) P. Karst., *F. cajanderi*, *F. pinicola*, *Pycnoporellus fulgens* (Aphyllphorales, Poriaceae), *Dacrymyces chrysospermus* Berk. & Kurt. (Dacrymycetales, Dacrymycetaceae), а *T. fusco-violaceum*, *T. abietinum*, *S. sanguinolentum* и *S. commune* переходят в группу субдоминантов. На старых еловых пнях особенно активны такие виды грибов как *F. pinicola*, *Amylocystis lapponica* (Rom.) Sing., *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. & Pouz., *Dichomitus squalens* (P. Karst.) Reid.

(*Aphyllorphorales, Poriaceae*). На заключительных стадиях разрушения древесины особенно активны *Pholiota squarrosa* (Mull.: Fr.) Kumm., *Kuehneromyces mutabilis* (Fr.) Sing. et A.H.Sm. (*Agaricales, Strophariaceae*), *Armillariella mellea* (*Agaricales, Tricholomataceae*).

Поскольку комплекс мицетобионтов грибов — биодеструкторов ели значительно обеднен по сравнению с березой, ниже будет дана самая общая характеристика сообщества жесткокрылых, развивающихся в плодовых телах и мицелиальном слое доминирующих видов грибов.

***Fomitopsis pinicola* — окаймленный трутовик**

В комплексе мицетобионтов окаймленного трутовика отмечены представители 2 семейств и 3 видов жуков. На живых плодовых телах проходят дополнительное питание кислотомицетофаги — щитовидки *Ostoma ferrugineum* F. и *Zimiotoma grossum* L, которые используют в пищу спороносную «ткань» плодовых тел. Развитие этих видов происходит в мицелиальном слое грибов, вызывающих бурую гниль березы, ели, пихты, иногда, осины. Основным разрушителем мертвых плодовых тел является трутовиковый жук *E. Jacquemarti*.

Trichaptum fusco-violaceum* + *Trichaptum abietinum

За весь период исследований в плодовых телах и мицелиальном слое этих грибов был зарегистрирован только один вид — *Cis punctulatus* Gyll., численность которого в заповеднике повсеместно низка. Заселяет отмершие плодовые тела, может также развиваться под корой, используя в пищу мицелий грибов.

Pycnoporellus fulgens

Единственным обитателем мертвых плодовых тел этого довольно редкого вида являются трутовиковые жуки *E. Jacquemarti*.

Pholiota squarrosa

В живых плодовых телах чешуйчатки бывают многочисленны коротконадкрылые жуки *Oxyrorus mannerheimi* Gyll. и *O. maxillosus* F. — типичные мицетофаги, активно разрушающие плодовые тела. В отмирающих, подсохших базидиомах развиваются грибоеды *Mycetophagus multipunctatus* F.

Kuehneromyces mutabilis + *Armillariella mellea*

Комплексы мицетобионтов этих грибов обладают большим сходством по видовому составу. В живых плодовых телах преобладают блестянки *Sychramus variegatus* Hbst., *S. luteus*, численность которых может быть очень высокой, и коротконадкрылые жуки *O. mannerheimi*, *O. maxillosus*. В отмирающих грибах развиваются грибоеды *M. multipunctatus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании полученных материалов можно говорить о том, что ксило-мицетофильное сообщество Висимского заповедника, в составе которого зарегистрированы представители не менее чем 94 видов жуков из 27 семейств, включает широко распространенные в лесной зоне виды, формирующие ядро комплекса разрушителей древесины и грибов на территории Европейской части России, Урала и Западной Сибири. Ситуация, сложившаяся в заповеднике после вывала, не привела до настоящего времени к образованию очагов массового размножения ксилофагов, способных нанести ущерб относительно здоровым насаждениям, сохранившимся вокруг участков сильного вывала. На ранних стадиях биодеструкции мы не наблюдаем существенных изменений в составе и структуре формирующихся энтомокомплексов, что бы могло свидетельствовать о нарушениях в сукцессионных рядах, основанных на колонизации и последующей деструкции древесины и плодовых тел дереворазрушающих базидиальных грибов. Чтобы дать полную картину процессов биологического разложения древесины в Висимском заповеднике необходимы длительные мониторинговые исследования с использованием методов прямого изучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксентьев С.И., Участнова Л.Н. Проблема симбиоза жуков-ксилофагов и амброзидальных грибов // Научн. докл. высш. школы. Биолог. Науки. — 1986, № 8, С. 5–22.
- Бородин А.Л. Распределение некоторых видов короедов по стволу заселенного дерева // Молодежная научная конференция, посвя-

щенная 100-летию со дня рождения Ленина: Тез. Докл. — М., 1970, С. 3–6.

Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. — М.: «Наука», 1986. — 222 с.

Красуцкий Б.В. Сообщества жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами Припышминских боров Западной Сибири // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. — Свердловск (УНЦ АН СССР), 1990, С. 57–67.

Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Том 1. Краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых. — Екатеринбург: изд-во «Екатеринбург», 1996. — 146 с.

Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta), связанные с настоящим трутовиком *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья. // Проблемы биомониторинга естественных ландшафтов на Урале и в Северном Казахстане. — Кустанай, КГУ, 1997, С. 27–55.

Криволицкая Г.О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных Сибирским шелкопрядом. — М.-Л.: «Наука», 1965. — 130 с.

Кривошеина Н.П., Зайцев А.И., Компанцев А.В., Компанцева Т.В., Королев С.Г., Никулина О.Н. Энтомокомплексы долинных лесов пустынной зоны. — М.: «Наука», 1993. — 112 с.

Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. Некоторые закономерности эволюции ксилофильных сообществ // Успехи соврем. биол., 1982, том 94, вып 2 (5), С.284–269.

Куликов В.П. К фауне и экологии насекомых — ксилофагов и их естественных врагов в Висимском заповеднике // Популяционные, биогеоэкологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1979, С. 180–188.

Куликов В.П., Малоземов Ю.И. К фауне и экологии короедов Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара по итогам 1974 г. — Свердловск, 1975, С. 82–87.

- Мамаев Б.М. Основы биологических связей насекомых с разрушающейся древесиной // Журн. общ. биол., 1974, том 35, вып. 1. С. 51–57.
- Мамаев Б.М. Биология насекомых — разрушителей древесины // Итоги науки и техники. Энтомология, 1977, № 3. — 213 с.
- Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. Определитель личинок хищных насекомых -энтомофагов стволовых вредителей. — М.: «Наука», 1977. — 392 с.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. — Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. — 232 с.
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые — ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Тerrasного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). // Сборник трудов зоологического музея, МГУ., 1996, т. XXXVI. — 200 с.
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. — М.: «Лесная промышленность», 1967. — 276 с.
- Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. — М.: «Наука», 1979. — 100 с.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. — Л.: «Наука», 1969. — 324 с.
- Fungus-Insect Relationship. Perspectives in Ecology and Evolution (edited by Quentin Wheeler and Meredith Blackwell). — New York: Columbia University Press, 1984. — 516 p.

ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В УСЛОВИЯХ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ

Мухин В.А.,

Институт экологии растений
и животных УрО РАН

Котиранта Х.

Институт окружающей среды Финской Академии наук,
Хельсинки

The wood-decaying fungal community of the Kamchatka *Abies* forest has been studied. The community has a very low biological diversity of fungi and no species typical of dark coniferous forests of the Far East continental regions. It is more likely to have a Holocene origin and have been formed in isolation from continental fungal communities associated with *Abies nephrolepis* and from similar to them xylotrophic communities of larch-spruce forests in Central Kamchatka. Its kernel is composed by the species genetically related to wood-decaying fungal communities of *Pinus pumila* and *Betula ermani*. The new species *Steccherinum mukhunii* Kotiranta & Y.C. Dai is described.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 98-04-48768), подпрограммы «Биологическое разнообразие» и Финской академии наук (проект № 64750).

На восточном побережье Камчатки — устье р. Семлячик — существует единственный на полуострове участок (около 20 га) пихтового леса. Средний возраст пихты 100 лет, при котором она достигает 13 м высоты и 25 см в диаметре. Общие запасы древесины оцениваются в 180–200 м/га, много сухостойных деревьев и валежа (Стариков, Дьяконов, 1954). Наряду с пихтой, в формировании древостоя участвует и *Betula ermanii* Cham., которая вместе с кедровым — *Pinus pumila* (Pall.) Regel — и ольховым — *Alnus fruticosus* Rupr. — стланиками, определяет облик лесного покрова тихоокеанского побережья Камчатки (Хоментовский, 1995).

Первое научное описание камчатской *Abies* дал В.Л. Комаров (1927), рассматривавший ее особым видом — *Abies gracilis* Kom. В настоящее время, камчатскую пихту относят к *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim (Черепанов, 1995), ареал которой охватывает Приморский и Хабаровский края (Соколов и др., 1977), где она вместе с елью аянской образует одну из наиболее характерных формаций охотской тайги (Сукачев, 1938).

На происхождение *Abies* на Камчатке существует два взгляда. Согласно первому, пихтовая роща является третичным реликтом. Эту точку зрения разделял, в частности, А.Н. Криштафович (1957). В.Л. Комаров (1940), полагал, что камчатская пихта либо реликт, либо занесена на полуостров. Реликтовой характер *Abies* не находит своего подтверждения в материалах споропыльцевого анализа, показывавшего, что пихта на полуострове исчезла в верхнем плейстоцене (Брайцева, Евтеева, 1967). По мнению этих авторов, современная пихтовая роща — голоценовое образование, а В. Г. Турков (1967) высказал идею об ее антропогенном происхождении — *Abies* появилась на полуострове около 1000 лет назад в результате ее заноса айнами, населявшими Курильские острова.

Впервые микологические исследования в пихтовой роще были проведены Э.Х. Пармасто (1963), зафиксировавшим здесь исключительно бедный состав грибов (8 видов) и отсутствие видов, обычных для материковых темнохвойных лесов. В августе 1997 году мы провели дополнительный анализ сообщества грибов, ассоциированных с *Abies nephrolepis*. Материалы хранятся в гербариях Университета Хельсинки (Н) и Института экологии растений и животных УрО РАН (ИЕЕ).

Как показали исследования, несмотря на то, что пихтовая роща отличается большим разнообразием древесных остатков, видовой состав ксилобионтных грибов крайне беден — 42 вида, 17 родов.

**СПИСОК ГРИБОВ, РАЗВИВАЮЩИХСЯ
НА ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКАХ *ABIES NEPHROLEPIS***

(* отмечены виды, найденные Э.Х. Пармасто (1963), и
** — виды, найденные им и повторно авторами)

- Aleurodiscus amorphus* (Pers.) J.Schroet. *
Botryobasidium laeve (J. Erikss.) Parmasto (H,IEE)
B. medium J. Erikss. (IEE)
B. subcoronatum (Huhn. & Litsch.) Donk (H)
Ceraceomyces microsporus K.H.Larss. (H,IEE)
C. serpens (Tode:Fr.) Ginns (H,IEE)
Coniophora olivacea (Fr.: Fr.) P. Karst. (IEE)
C. puteana (Schumach.:Fr.) P.Karst. (H,IEE)
Fibulomyces septentrionalis (J.Erikss.) Julich (H,IEE)
Fibuloporia mucida (Pers.:Fr.) Niemela (H)
Globulicium hiemale (Laurila) Hjortstam (H,IEE)
Hymenochaete fuliginosa (Pers.) Lev. (H,IEE)
H. tabacina (Sowerby: Fr.) Lev. *
Hyphoderma pallidum (Bres.) Donk (H)
H. praetermissum (P. Karst.) J. Erikss. & A. Strid (H)
Hyphodontia alutaria (Burt) J. Erikss. (H)
Hyphodontia cf. aspera (Fr.) J. Erikss (H,IEE)
Hypochniciellum cremeoisabellinum (Litsch.) Hjortstam (H)
Kavinia alboviridis (Morgan) Gilb. & Budington (H)
Kuhneromyces mutabilis (Fr.) Sing. & A.H. Sm. (IEE)
Laetiporus sulphureus (Bull. : Fr.) Murrill (IEE)
Leucogyrophana romellii Ginns (IEE)
Oligoporus rennyii (Berk. & Broome) Donk (H)
Phanerochaete calotricha (P. Karst.) J. Erikss. & Ryvardeen (IEE)
Phellinus cf. microporus (Pilat) Parmastro (H)
Phlebiella sulphurea (Pers.:Fr.) Ginns & Lefebre (H,IEE)
Piloderma fallax (Liberta) Stalpers (H,IEE)
Postia caesia (Schrad.:Fr.) P. Karst. (H,IEE)
P. leucomallella (Murrill) Julich *
P. stiptica (Pers.:Fr.) Julich (H)

- Scytinostroma praestans (Jacks.) Donk (H)
 Sistotrema alboluteum (Bourdot & Galzin) Bondartsev & Singer(H)
 Steccherinum mukhinii Kotiranta & Y.C. Dai (IEE, H)
 S. separabilimum (Pouz.) Vesterholt (IEE, H)
 Stereum sanguinolentum (Alb. & Schwein.:Fr.)*
 Tomentella terrestris (Berk. & Broome) M.J. Larsen (IEE)
 Trechispora farinacea (Bourdot & Galzin) Liberta (H,IEE)
 T. stellulata(Bourdot & Galzin) Liberta (H)
 Tubulicrinis accedens (Bourdot & Galzin) Donk (H)
 T. hirtellus (Bourdot & Galzin) J.Erikss (IEE)
 T. subulatus (Bourdot & Galzin) Donk (IEE)
 Tyromyces chioneus (Fr.) P.Karst. (IEE)
 Vesiculomyces citrinus (Pers.) Hagstrom (H, IEE)

Один из видов описан как новый для науки — *Steccherinum mukhinii Kotiranta & Y.C. Dai, species nova* — рис. 1–2. *Carpophorum annuum resupinatum, hydnceum. Dentes non ramosi, usque ad 1,5 mm longi, 4–6 per mm. Systema hypharum dimiticum, hyphae generatoriae fibulatae. Cystidia abundantes, clavata, incrustata. Sporae ellipsoideae vel subgloboasae, 2,3–3,1 x 1,8–2,2 mm.* Голотип: Китай, Провинция Юлин (Jilin), Анту (Antu Country), заповедник Чангбайшан (Changbaishan), на валеже *Abies*, 4.IX.1993 Dai 1045b (H).

Плодовое тело резупинантное, сравнительно мягкое, кремовое, густо покрытое шипами, вначале 7–9 шт/мм., позже 4–6 шт/мм. Шипы серного цвета, узкие, игловидные, вначале сросшиеся у основания, позже одиночные, апикально опушенные за счет выступающих цистид, видимых у молодых плодовых тел при 50-ти кратном увеличении, позже почти гладкие, до 1,5 мм длиной. Гимений между шипами беловатый, гладкий, растрескивающийся при высыхании. Край белый, нежно радиально волосистый с — или без ризоморф, отстающий от субстрата. Гифальная система димитическая. Скелетные гифы в субкулюме 2–3 (–5) мм толщиной, располагающиеся почти параллельно субстрату, беспорядочно ориентированы в верхней

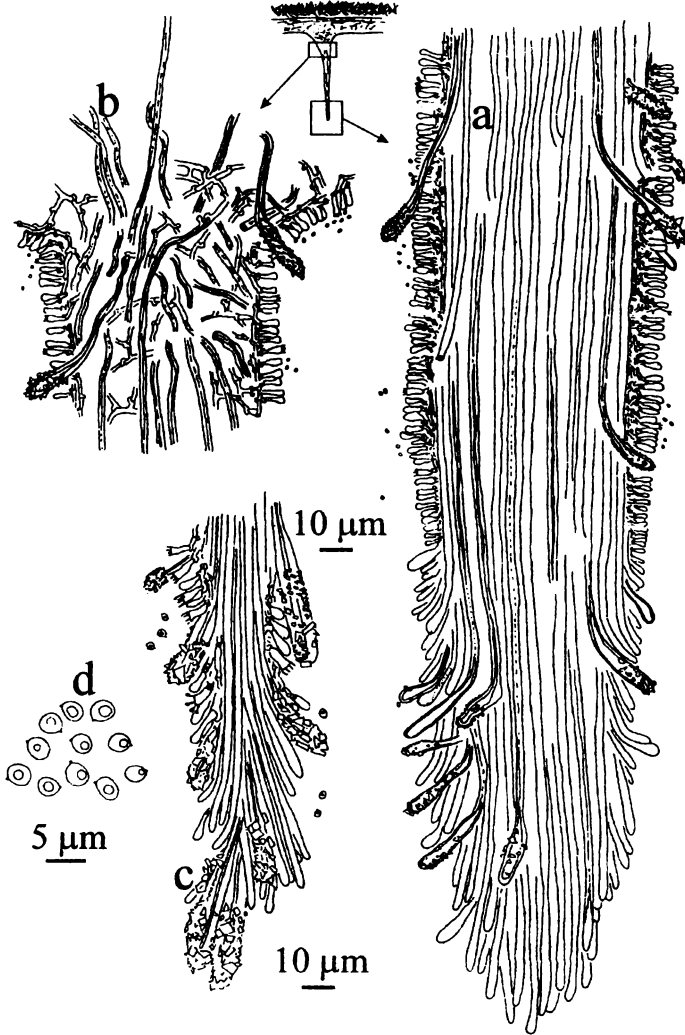


Рис. 1. *Steccherinum mukhinii*. — а) апикальная часть шипа, б) основание шипа, в) апикальная часть молодого шипа, д) споры. (Dai 1045b а, б, голотип, Mukhin & Kotiranta в, д).

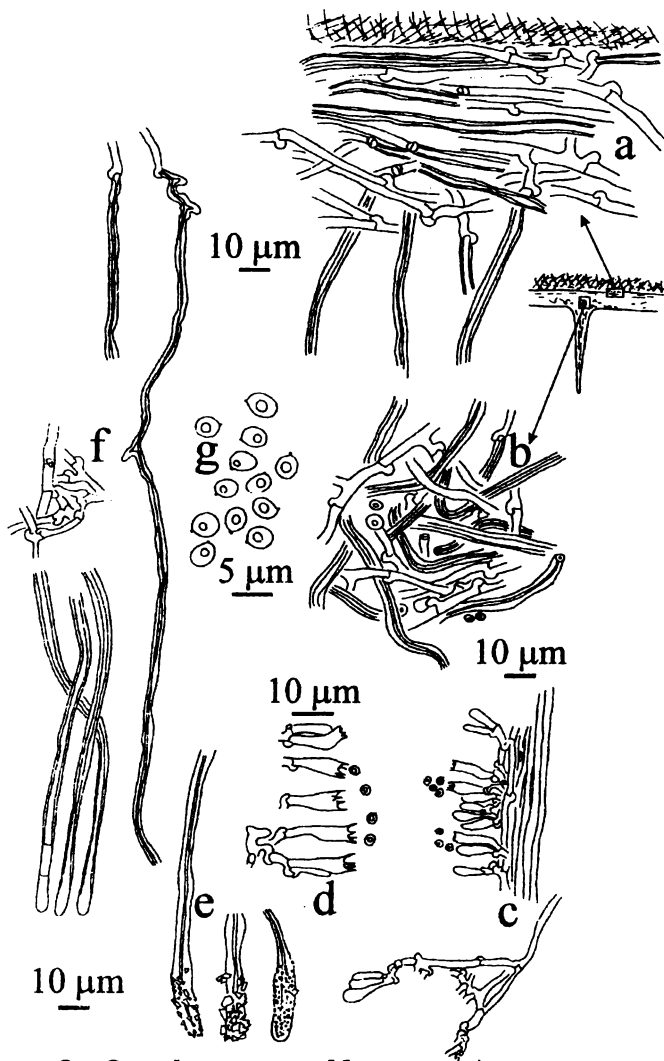


Рис. 2. *Steccherinum mukhinii*. — а) субикулюм в месте прикрепления плодового тела к субстрату, б) trama в основании шипа, в) гимений с базидиолами и базидиями, д) базидии, е) цистиды, ф) скелетные и генеративные гифы из края плодового тела, г) споры (Dai 1045b, голотип).



Рис. 3. Распространение на Камчатке *Betula ermanii* (1), *Abies nephrolepis* (2), *Pinus pumila* (3), *Larix kamtschatica* и *Picea ajanensis* (4). Восточный хребет (5). (По материалам П.А. Хоментовского, 1995).

части шипов и строго параллельны в траме, 3,5–4 (–5) μm , толстостенные (стенки до 2 μm), относительно цианофильные, (IKI–), не изменяющиеся в КОН. Генеративные гифы с пряжками, 2–3 μm толщиной, сравнительно тонкостенные, почти не различимые в траме. Цистиды многочисленные, особенно в молодых шипах, позже равномерно распределенные, головчатые, хорошо заметные, толстостенные, сильно инкрустированные, иногда крупными кристаллами, 60–160 \times (7–) 10–12 μm (инкрустированная часть). Базидии с пряжками у основания, головчатые, (10–) 13–24 (–18) \times 4–4,5 μm , с четырьмя игловидными до 2,5 μm длинной стеригмами. Споры широко эллипсовидные до полушаровидных, 2,6–3,1 \times 1,9–2,2 μm , $L=2,89$, $W=2,01$, $Q=1,27-1,55$, $Q^*=1,43$ ($n=30$, голотип), 2,3–3,0 \times 1,9–2,2 μm , $L=2,61$, $W=2,01$, $Q=1,2-1,5$, $Q^*=1,29$ ($n=30$, Мухин, Котиранта), тонкостенные, (CB), (IKI–).

Steccherinum ochraceum (Fr.) Gray отличается от описываемого вида более жесткими распростерто-отогнутыми плодовыми телами, а также более красноватым (оранжевым) гимением и более толстыми шипами. Кроме того, споры *S. ochraceum* более крупные и эллипсовидные. *Steccherinum aridum* Surcek (*S. cremeoalbum* Hjortstam) имеет простые клеточные перегородки без пряжек, подобные таковым у *Steccherinum subcrinale* (Peck) Ryvarden (*S. kavinae* (Pilát) M.P. Christiansen). У *Steccherinum litschaueri* (Bourdot & Galzin) J. Erikss. шипы более редкие чем у *S. mukhinii*, кроме того, у него иные размеры, форма спор. *Steccherinum bourdotii* Saliba & David имеет полушаровидные до шаровидных споры большего размера, около 4–5 \times 3,3–4,1 μm . Плодовые тела *Steccherinum murashkinskyi* (Burt) Maas Geest. более крупные, распростерто-отогнутые, а споры эллипсовидные или широко цилиндрические, 3–4 \times 1,8–2,2 μm (Niemela, 1998). Шипы у *S. murashkinskyi* 4–5 μm длиной, а цистиды не более 5 μm шириной (Maas Geesteranus, 1974).

Ю-Ченг Дай (Yu-Cheng Dai) обнаружил описываемый вид на *Abies* в лесах северо-западного Китая. Мы описываем

его как новый вид, так как для него не обнаружено какого-либо более раннего названия. Два образца (Dai 1045b, Mukhin & Kotiranta, смотреть ниже) слегка отличаются друг от друга. Образец Дай хорошо развит, а камчатский, более молодой с более мягкими шипами и структурой. Кроме того, у образца с Камчатки цистиды более многочисленные, особенно на вершинке шипов. Наряду с этим, цистиды у него инкрустированы крупными кристаллами и у них инкрустированная часть более длинная. Споры одинаковые у обоих образцов и мы полагаем, что отмеченные между ними различия отражают лишь стадии их развития. Исследованный образец: Россия. Камчатка, окр. пос. Жупаново, на коре сильно разрушенной *Abies nephrolepis*, 21.VIII.1997 Victor A. Mukhin & Heikki Kotiranta (H, IEE).

Микоценоз камчатской пихтовой рощи отличается крайне низкими систематическими пропорциями (видовая насыщенность семейств и родов составляет 4,6 и 1,4 соответственно) и преобладанием кортициевых грибов над трубовыми. По нашему мнению, низкие систематические пропорции микобиоты — это свидетельство ее аллохтонного происхождения и относительной молодости, а также пессимальности современных условий (Мухин, 1993).

Наиболее часто на древесине *Abies nephrolepis* встречаются *Fibulomyces septentrionalis*, *Huiphodontia cf. aspera*, *Vesiculomyces citrinus*, *Coniophora puteana*, *Hymenochaete fuliginosa*. Данный комплекс доминантных видов полностью альтернативен тому, который описан для континентальных районов распространения *Abies nephrolepis*: *Heterobasidion insulare* (Murr.) Ryvar den, *Fomitopsis pinicola* (Sw.:Fr.) P.Karst., *Phellinus hartigii* (Allesch.& Schnabl) Bond., *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk, *Trichaptum abietinum* (Pers.: Fr.) Ryvar den, *T. fuscoviolaceum* (Ehrenb.:Fr.) Ryvar den (Любарский, Васильева, 1975). Все они отсутствуют в пихтовой роще, хотя *Fomitopsis pinicola*, *Pycnoporellus fulgens*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum* — это обычные для хвойных лесах Центральной Камчатки виды. По нашему мнению, их отсутствие не подтверждает реликто-

вого характера исследуемого микоценоза, а также свидетельствует о его изоляции от хвойных лесов — *Larix kamtschatica* (Rupr.) Carr., *Picea ajanensis* (Lindl. & Gord.) Fisch. ex Carr — Центральной Камчатки. От последней пихтовую рощу отделяет Восточный хребет (рис. 3) со средними высотами 1200–1400 м и максимальными 2100–2400 м (Хоментовский, 1995). В силу этого, как мы считаем, перенос грибных спор из центра полуострова на тихоокеанское побережье, затруднен, или вообще невозможен (Kotiranta & Mukhin, 1998).

Вместе с тем, нельзя исключить и возможность того, что отсутствие рассматриваемой группы грибов может быть связано с климатическими параметрами тихоокеанского побережья. Если климат Центральной Камчатки субконтинентальный с умеренно холодными, снежными зимами и прохладным летом (сумма среднесуточных летних температур воздуха 1400–1600°C, осадков 300–400 мм/год), то климат восточного побережья морской, влажный (осадков 1200–1400 мм/год), с пониженной теплообеспеченностью: сумма среднесуточных летних температур воздуха 800–1200°C (Хоментовский, 1995).

На наш взгляд, особенности происхождения *Abies nephrolepis* на Камчатке, ее изолированное произрастание, в сочетании с климатическими особенностями восточного побережья обусловили формирование уникального сообщества грибов. В его составе мы выделяем два основных генетических элемента. Первый включает виды, развивающиеся только на древесине хвойных: *Aleurodiscus atorphus*, *Botryobasidium medium*, *Hymenochaete fuliginosa*, *Hypochnicium cremeoisabellinum*, *Oligoporus rennyii*, *Phellinus cf. microporus*, *Tubulicrinis hirtellus*. К этой же группе мы относим и виды, для которых характерно преимущественное развитие на древесине хвойных — *Globulicium hiemale*, *Huiphoderma pallidum*, *Huiphodontia alutaria*, *Postia caesia*, *P. stiptica*, *Scytinostroma praestans*, *Tubulicrinis accedens*, *Vesiculomyces citrinus*.

Данные виды, скорее всего, исходно развивались на древесных остатках кедрового стланика. В частности, *Phellinus cf. microporus*, *Phlebiella sulphurea*, *Huiphodontia cf. aspera*, *Postia*

caesia, *Vesiculomyces citrinus*, *Fibulomyces septentrionalis* обнаружены нами на древесине *Pinus pumila* в окрестностях роши. Интересно, что к ним принадлежат доминирующие виды — *Hyphodontia cf. aspera*, *Vesiculomyces citrinus*, *Fibulomyces septentrionalis*.

Другая часть сообщества, как мы считаем, генетически связана с каменноберезняками. К их числу мы, например, относим *Hyphoderma praetermissum*, *Kavinia alboviridis*, *Laetiporus sulphureus*, *Leucogyrophana mollusca*, *Phanerochaete calotricha*, *Phlebiella sulphurea*, *Sistotrema alboluteum*, *Trechispora farinacea*, *T. stellulata*, *Tubulicrinis subulatus*, *Kuhneromyces mutabilis*. К этой же группе, несомненно, принадлежат и виды, развивающиеся исключительно на древесине лиственных — *Steccherinum separabilimum*, *Tyromyces chioneus*, — но обнаруженные нами и на древесине *Abies nephrolepis*. О том, что такое предположение не лишено оснований может свидетельствовать тот факт, что, например, *Laetiporus sulphureus*, *Tyromyces chioneus*, *Hymenochaete tabacina*, *Trechispora farinacea*, *Coniophora puteana*, отмечены на побережье в составе деструкторов древесных остатков *Betula ermanii*. Один из них — *Coniophora puteana* — относится к числу массовых на *Abies nephrolepis* видов.

Все вышесказанное, позволяет предположить следующий сценарий формирования исследуемого микоценоза. Появление *Abies nephrolepis* на восточном побережье Камчатки вызвало адаптивную реакцию со стороны аборигенной микобиоты, выражавшуюся в освоении грибами новой экологической ниши. В этих процессах участвовали как виды, развивавшиеся на *Pinus pumila* и адаптированные к развитию на древесине хвойных, так и грибы, ассоциированные с *Betula ermanii*. Несомненно, в формировании микоценоза участвовали и грибы, связанные с *Alnus fruticosa*, *Salix*. В частности, можно полагать, что один из массовых видов — *Hymenochaete fuliginosa* — генетически связан с ивняками.

Конечно же, предложенный сценарий не решает всех вопросов. Например, он не объясняет присутствия в микоценозе

Steccherinum mukhinii — вида, развивающегося только на древесине *Abies*.

Таким образом, проведенный нами анализ сообщества ксилотрофных грибов камчатской пихтовой рощи показал, что в его составе полностью отсутствуют грибы, типичные для *Abies nephrolepis* в континентальных районах. Скорее всего, это не реликтовое, а голоценового возраста уникальное образование, сложившееся в условиях изоляции от комплиментарных ему сообществ дереворазрушающих грибов хвойных лесов Центральной Камчатки и континентальных районов Дальнего Востока. Основу сообщества составляют виды, генетически связанные с формациями кедрового стланика и каменной березы.

ЛИТЕРАТУРА

- Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Тахасеae — Aristolochiaceae. / Л.: «Наука», 1977. 164 с.
- Брайцева О.А., Евтеева И.С. К истории ели и пихты на Камчатке в четвертичное время // Вопр. географии Камчатки. 1967. Вып. 5. С. 144—146.
- Комаров В.Л. Флора полуострова Камчатки. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. 336 с.
- Комаров В.Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 5—52.
- Криштафович А.Н. Палеоботаника. — 4-е изд. Л.: «Гослестехиздат», 1957. 650 с.
- Любарский Л.В., Васильева Л.Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: «Наука», 1975. 164 с.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ: «Наука», 1993. 230 с.
- Пармасто Э.Х. К флоре грибов полуострова Камчатки // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин, 1963. С. 221—289.
- Стариков Г.Ф., Дьяконов П.Н. Леса полуострова Камчатки. — 2-е изд., перераб. Хабаровск: «Гослесбумиздат», 1954. 152 с.

- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: «Гослестехиздат», 1938. 576 с.
- Турков В.Г. Камчатская пихта — ботаническая загадка полуострова // Вопр. географии Камчатки. 1967. Вып. 5. С.146—148.
- Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке: (общий обзор). Владивосток: «Дальнаука», 1995. 227 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья», 1995. 992 с.
- Dai Y.C. Changbai wood-rotting fungi 7. A checklist of the polypores // Fung. Sci. 1996. Vol. 11. P. 79—105.
- Kotiranta H., Mukhin V. A. Polyporaceae and Corticiaceae of an isolated forest of *Abies nephrolepis* in Kamchatka, Russian Far East // Karstenia. 1998. Vol. 38. P. 69—80.
- Maas Geesteranus R.A. Studies in the genera *Irpex* and *Steccherinum* // Persoonia. 1974. Vol. 7. P. 443—581.
- Niemela, T. *Steccherinum bourdotii* in North Europe // Folia Cryptog. Estonica. 1998. Vol. 33. P. 93—97.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Ушакова Н.В. Грибы-индикаторы темнохвойных лесов Урала	6
Ставищенко И.В. Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника	16
Брындина Е.В. Разложение древесины ксилотрофными базидиомицетами в условиях техногенной нагрузки	31
Веселкин Д.В. Эктотрихомицеты всходов <i>Picea obovata Ledeb.</i> и <i>Abies sibirica Ledeb.</i> , укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах	42
Фефелов К.А. Ксилофильные сообщества миксомицетов	56
Пауков А.Г. Эпиксилльные лишайники на сухостое пихты в темнохвойных лесах Среднего Урала	67
Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые (<i>Insecta, Coleoptera</i> Ильменского заповедника. Система «Грибы-насекомые»	80
Красуцкий Б.В. Ксилофильные и мицетофильные жесткокрылые (<i>Insecta, Coleoptera</i>) Висимского заповедника	110
Мухин В.А., Котиранта Х. Формирование сообществ ксилотрофных базидиомицетов в условиях георафической изоляции	134

УДК 582.284 (571.1) : 581.9

Грибы-индикаторы коренных темнохвойных лесов Урала. Ушакова Н.В. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

В настоящей статье предпринята попытка выделения групп трутовых грибов которые могут служить индикаторами коренных и первозданных пихтовых и пихтово-еловых лесах Урала. Анализируются и обсуждаются вопросы распространения видов грибов в этих районах, их встречаемость в различных частях Урала и особенности происхождения.

Табл. 2. Библиогр. 13 назв.

УДК 582.284 (571.1) : 581.9

Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника. Ставищенко И.В. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

В результате изучения колонизации валежных стволов дереворазрушающими грибами в лесных экосистемах Висимского государственного заповедника получены данные, характеризующие динамику функциональной структуры сообществ ксилотрофных макромицетов на формационном уровне. Выявлены патогенные виды грибов и показана их численность (без учета скрытых гнилей).

Табл. 3. Рис. 5. Библиогр. 8 назв.

УДК 582.284 (571.1) : 581.9

Разложение древесины ксилотрофными базидиомицетами в условиях техногенной нагрузки. Брындина Е.В. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

Проведен анализ данных по деструкционной активности ксилотрофных базидиомицетов в районе действия медеплавильного завода. На фоне сильной деградации фитоценозов под действием техногенных выбросов наблюдаются структурные перестройки сообществ ксилотрофных базидиомицетов: смена доминантных видов микосообществ, увеличение доли эвритрофных видов, резкое снижение численности и, как следствие, уменьшение степени заселения древесных остатков, что отражается на скорости деструкции древесины.

Табл. 6. Библиогр. 5 назв.

УДК 582.284 (571.1) : 581.9

Эктомикоризы всходов *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb., укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах. Веселкин Д.В. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

Приводятся результаты изучения строения эктомикориз ювенильных особей *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. произрастающих на валежной древесине в южнотаежных лесах Среднего Урала. Установлено, что эктомикоризные грибы являются постоянным компонентом ксилобиоценозов и при этом они выполняют присущую этой группе организмов функцию — участвуют в формировании эктомикоризных ассоциаций. Насыщенность или заселенность разлагающиеся древесины пропагулами микоризообразователей оказывается несколько ниже (90–95 %), чем в лесных почвах (100 %). В то же время, судя по разнообразию микориз, состав микоризообразователей в толще разлагающихся древесных остатков значительно не отличается от состава грибов, формирующих микоризы в лесных почвах, хотя, по всей видимости, и обладает некоторым своеобразием. В целом на валежных остатках микоризообразование у ювенильных хвойных протекает иначе, чем в толще почвы, что отражает экологические особенности отмершей древесины как места развития всходов.

Табл. 5. Библиогр. 30 назв.

УДК 595.76

Ксилофильные сообщества миксомицетов. Фефелов К.А. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

Около 70% видов миксомицетов являются факультативными или облигатными обитателями древесины. Несмотря на низкую степень специализации к породе дерева в глобальном масштабе, ее можно выявить на ограниченной территории, что связано с небольшим разнообразием субстратов и специфическими для данной местности условиями, в которых происходит разложение древесины. Исследования, проведенные на Среднем Урале показали, что максимальное количество видов выявляется на древесине сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) — 40, наименьшее на пихте (*Abies sibirica* Ledeb.) и еле (*Picea obovata* Ledeb.) 27 и 26 соответственно. Максимальное обилие и видовое разнообразие отмечено на субстратах промежуточных стадий разложения. На второй — 1.22, третьей — 3.23. На третьей стадии обнаружено 57 видов. Меньше всего на первой стадии разложения — 13 видов.

Табл. 1. Библиогр. 11.

Эпиксильные лишайники на сухостое пихты в темнохвойных лесах Среднего Урала. Пауков А.Г. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

В работе показано изменение состава и структуры лишайниковых группировок, формирующихся на сухостое пихты в темнохвойных лесах среднего Урала. Выделены две основные серии микросукцессионного процесса — на коре и древесине, различающиеся видовым составом доминирующих видов. В процессе разложения сухостоя пихты наблюдается, главным образом, поселение новых видов лишайников, в связи с чем на последней стадии разложения формируется сообщество с максимальным видовым разнообразием на этом субстрате. Спектр экологических групп лишайников на разных стадиях разложения изменяется. Доля субстратно — индифферентных видов с увеличением степени разложения субстрата уменьшается. Участие облигатных эпиксиллов в формировании лишайникового покрова сухостоя увеличивается. Показано изменение влагоемкости древесины в процессе разложения, что, одновременно с изменением плотности, вероятно, является одним из движущих факторов, определяющих изменение видового состава и покрытия видов на сухостое пихты.

Табл. 4. Рис. 2. Библиогр. 14 назв.

УДК 595.76: 582.284: 591.5

Мицетофильные жесткокрылые (*Insecta, Coleoptera*) Ильменского заповедника. Система «Грибы-Насекомые». Красуцкий Б.В. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

Настоящая работа является итогом 10-летних исследований мицетофильных сообществ Ильменского заповедника и содержит сведения по фауне, биологии и экологии 104 видов жесткокрылых насекомых из 29 семейств, связанных с основными дереворазрушающими базидиальными грибами (46 видов агариковых и афиллофоровых грибов). На основе оригинальных и литературных данных охарактеризованы разнообразные типы взаимоотношений, складывающихся в системе «грибы-насекомые», выявлены группы специфических обитателей грибов, формирующих основу мицетофильного сообщества, и проанализированы пищевые связи большинства видов жуков с грибами и их обитателями. Материалы обзора являются дополнением к кадастру жесткокрылых Ильменского заповедника в частности и Челябинской области в целом.

Библиогр. 59 назв.

УДК 595.76: 582.284: 591.5

Ксилофильные и мицетофильные жесткокрылые (*Insecta, Coleoptera*) Висимского заповедника. Красуцкий Б.В. — В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

Приводятся результаты 4-х летнего изучения сообществ ксиломицетофильных жесткокрылых Висимского заповедника, участвующих в биологическом разрушении древесины березы и ели, а также плодовых тел основных дереворазрушающих базидиальных грибов, входящих в состав микоценоза этих пород деревьев. Основу сообщества разрушителей древесины и грибов на изученной территории формируют представители 94 видов жуков из 27 семейств. Даны описания энтомокомплексов для ранних стадий разрушения коры и древесины березы и ели, а также краткая характеристика сообществ мицетобионтов плодовых тел доминирующих видов грибов.

Табл. 1. Библиогр. 21 назв.

УДК 582.284 (571.1) : 581.9

Формирование сообществ ксилотрофных базидиомицетов в условиях географической изоляции. Мухин В.А., Котиранта Х. - В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000.

Изучено сообщество дереворазрушающих грибов пихтового леса на Камчатке. Оно характеризуется очень низким видовым разнообразием грибов и не содержит видов, типичных для дальневосточных континентальных темнохвойных лесов. Вероятно, сообщество образовалось в голоцене в изоляции от сообществ грибов континентальных регионов, ассоциированных с *Abies nephrolepis* и отдельно от сходных с ними ксилотрофных сообществ лиственнично — еловых лесов Центральной Камчатки. Ядро сообщества образовано видами, происходящими из дереворазрушающих микосообществ, ассоциированных с *Pinus pumila* и *Betula ermani*. Описан новый вид *Steccherinum mukhinii* Kotiranta & Y.C. Dai.

Рис. 3, Библиогр. 17 назв.

Научное издание

**ЭКОЛОГИЯ ПРОЦЕССОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО
РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ**

ЛР № 066028

от 28.07.98 г.

Подписано в печать 31.09.2000 г. Формат 60x84 ^{1/16}.
Бумага офсетная. Гарнитура Academy. Печать офсетная.
Усл. печ. листов 9,5. Тираж 200 экз. Заказ № 1238
Отпечатано в ОАО "Полиграфист"
Цена договорная.

Книга сверстана в издательстве «Екатеринбург».
620003, Екатеринбург, ул. Крестинского, 27/44.