

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

МУХИН Виктор Андреевич

УДК 582.284 (571.1):581.9

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И
СТРУКТУРА БИОТЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ
ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

03.00.24 – Микология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 1990

Работа выполнена в лаборатории функциональной биогеоценологии Института экологии растений и животных УрО АН СССР

Официальные оппоненты - академик АН Эст. ССР,
доктор биологических наук
Э.Х. Пармасто
доктор биологических наук
М.А. Бондарцева
доктор биологических наук
А.М. Жуков

Ведущее учреждение - Институт ботаники им. Н.Г.Холодного

Защита состоится "23" октября 1990 г. в 15-30
час. на заседании Специализированного совета Д 053.05.65 по за-
щите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологии -
научных наук при Московском государственном университете им. М.В.
Ломоносова (119899, Москва, Красные горы, МГУ, биологический
факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического
факультета МГУ им. М.В.Ломоносова

Автореферат разослан "17" октября 1990 г.

Ученый секретарь Лекомцева С.Н. Лекомцева
специализированного совета

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Вся совокупность накопленных к настоящему времени данных однозначно свидетельствует, что ксилотрофные грибы кл. Basidiomycetes – наиболее важный компонент ксилофильных сообществ, ответственных за биологическое разложение древесины. В силу этого, они выполняют исключительно важную роль в круговороте лесных экосистем, для которых древесина является специфическим веществом, преобладающим в их фитомассе. Ксилотрофные базидиомицеты (КБ) имеют и большое хозяйственное значение: вызывают биоповреждения древесины, причиняя тем самым огромный экономический ущерб; многие КБ являются перспективными для введения их в культуру с целью получения полезных продуктов и переработки целлюлозосодержащих отходов производства. Изучение КБ выступает ключевым моментом в понимании процессов биологического разложения древесины, разработке эффективных методов ее защиты от биоповреждений, успешного " одомашнивания " грибов. Это определяет общую актуальность исследований данной группы организмов.

Обширность территории страны и связанное с этим разнообразие ее природных условий диктует необходимость регионального подхода к изучению КБ, то есть преломление общих проблем через особенности конкретных регионов. Одним из таких является Западно-Сибирская равнина. Изучение биоты КБ равнины важно для понимания особенностей микробиоты Евразии, закономерностей расселения грибов в условиях континентального широтного градиента, существующего на равнине, а также для выяснения особенностей КБ этого региона с его своеобразными экологическими условиями и историей. Немаловажным обстоятельством является и то, что в настоящее время равнина – территория интенсивного хозяйственного освоения, а это ставит задачу разработки необходимых мер по охране и рациональному использованию ее биологических ресурсов. Все это определяет актуальность микоэкологических исследований в Западной Сибири, тем более, что ее равнинная часть остается крайне слабо изученной в микологическом отношении.

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы является изучение биоты КБ Западно-Сибирской равнины и экологических закономерностей ее формирования.

В основные задачи работы входило:

I. выявить видовое разнообразие КБ в лесных экосистемах Приураль-

- кого сектора Западно-Сибирской равнины;
2. раскрыть происхождение и структуру западносибирской биоты КБ;
 3. изучить экологические закономерности расселения грибов и фор-мирования микробиоты в условиях континентального широтного градиента;
 4. проанализировать особенности процессов биологического разложения древесины в основных зональных типах лесных экосистем и оценить роль КБ в этих процессах.

Научная новизна результатов исследований. Работа представляет собой первое монографическое исследование биоты КБ равнинной части Западной Сибири. Она впервые освещает такие вопросы как -
1. состав КБ Приуральского сектора Западно-Сибирской равнины (169 видов указываются впервые для равнины, 8 для Советского Союза, а один вид - новый для науки);
2. структура, происхождение, возраст и региональные особенности западносибирской микробиоты;
3. характер биот КБ лесных формаций Западно-Сибирской равнины и формационная структура западносибирской микробиоты;
4. экологические закономерности преобразований микробиоты в широтном градиенте и ее пространственная структура;
5. экологическая толерантность, экологические оптимумы, ценосареалии и жизненные стратегии КБ;
6. скорость биологического разложения древесины в зональных типах лесных экосистем, доминирующие виды ксилотрофных грибов и их зональные изменения, пути микогенного разложения древесины в лесах Западно-Сибирской равнины.

Практическая ценность работы. Составлен список видов, возбудителей гнилей древесины основных лесообразующих пород во всех природных зонах равнины (отмечено в числе важнейших достижений АН СССР за 1988 год). Выявлены паразитические дереворазрушающие базидиомицеты, охарактеризовано их распространение, экологические особенности. Даны оценки численности чаги и вешенки. Описано их распространение и экология, а также выделены зоны экотенсивного выщущивания видов рода *Fleuroutus*. Впервые получены данные об устойчивости древесины к биоповреждениям в разных частях равнины (отмечено в числе важнейших достижений АН СССР за 1988 год).

Теоретические положения работы используются в спецкурсах, читаемых в Московском и Уральском государственных университетах.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на региональных, всесоюзных конференциях, симпозиумах, а также на международном конгрессе: IX-XI Симпозиумы "Биологические проблемы Севера" (Сыктывкар, 1981; Магадан, 1983; Якутск, 1986), зональная научно-производственная конференция Белоруссии и республик Прибалтики "Защита хвойных насаждений от корневых гнилей" (Минск, 1981), X Всесоюзный симпозиум микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белоруссии (Минск, 1982), научно-производственная конференция Белоруссии и Прибалтийских республик "Современные проблемы лесозащиты и пути их решения" (Минск, 1984), III Всесоюзное совещание "Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий" (Свердловск, 1982), VII делегатский съезд ВБО (Донецк, 1983), Все-союзное совещание "Проблемы продовольственного и кормового использования недревесных и в⁹тростепенных лесных ресурсов" (Красноярск, 1983), III и IV Всесоюзные конференции "Изучение грибов в биогеоценозах" (Ташкент, 1985; Свердловск, 1988), Всесоюзная школа по экологии грибов (Москва, 1987), Совещание по программе "Вешенка" (Киев, 1988), X Конгресс европейских микологов (Таллинн, 1989), координационные совещания ботаников Урала (Свердловск, 1984, 1985, 1986, 1988), конференция молодых ученых Института экологии растений и животных УрО АН СССР (Свердловск, 1980, 1987, 1989), а также на заседании Уральского отделения ВБО (Свердловск, 1989), Ученого совета Института экологии растений и животных УрО АН СССР и чтениях, посвященных памяти С.С. Шварца (Свердловск, 1989, 1990).

Публикации. Основное содержание диссертации опубликовано в 35 работах.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, списка литературы и приложения. Общий объем работы страниц, в том числе машинописного текста страниц, 67 таблиц и 34 рисунка. В списке цитируемой литературы 437 названий, из них 139 работ зарубежных авторов.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Западносибирская биота КБ представляет собой молодое в ландшафтном отношении и миграционное по происхождению образование, располагающиеся в зоне контакта европейских и сибирских микробиот;
2. Биота КБ - природная система, образуемая формационными микробиотами, каждая из которых имеет собственный возраст, собственную линию развития, определяемые историческими судьбами лесных форма-

ций;

3. Развиваясь на конкретной территории с конкретной структурой природной среды, биота КБ приобретает соответствующую экологическую структуру, имеющую адаптивную природу;
4. Каждый вид КБ специфическим образом реагирует на комплексный широтный градиент и их зональное распределение на равнине отражает различия в адаптивных возможностях грибов к основным типам природных режимов Северной Евразии;
5. В лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины КБ являются ведущей группой организмов, ответственных за биологическое разложение древесины и определяющих важнейшие характеристики этих процессов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении рассматриваются цели и задачи исследований, обосновываются их актуальность и практическое значение. Сформулированы основные положения, выносимые на защиту, научная новизна полученных результатов.

Глава I. РАЙОН И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Западно-Сибирская равнина – обширный регион Евразии, а " ее морфоструктурными границами служат на западе Уральский хребет, на юге – Казахский мелкосопочник, на юго-востоке Алтай-Саянская горная страна и на востоке Енисейский кряж и Средне-Сибирское нагорье (Архипов и др., 1970, стр. 204).

I.1 Особенности лесного покрова и климата Западно-Сибирской равнины. В равнинной части Западной Сибири находится один из величайших таежных массивов, занимающий ее большую часть. В пределах таежной зоны выделяются подзоны таежного редколесья, северной, средней, южной тайги, подтайги. На южной окраине равнины располагается зона лесостепи. Для западносибирского ряда зональности характерна закономерная последовательность растительных зон – от лесотундр через темножвойную тайгу до безлесных степей. Современная система природных зон в Западной Сибири, по видимому, как и на севере Европы сложилась лишь к концу среднего голоцене или в позднем голоцене.

Дается краткая характеристика особенностей лесов, климата каждой из таежных подзон, лесостепи.

I.2. Методика работы. В основу исследований, начатых в 1976 году, положены принципы зонального и градиентного анализа (Одум,

1975; Уиттекер, 1980), а также метод конкретных флюор (Толмачев, 1974). В каждой из природных зон исследовалось несколько локальных микробиот. Всего было обследовано 17 районов, в пределах которых отдельно анализировались парциальные микробиоты зональных и интразональных биотопов. В совокупности они образуют экологический профиль длиной около 1400 км в Приуральском секторе Западно-Сибирской равнины.

Для изучения видового состава КБ, оценки их численности и количественного распределения по субстратам проводились маршрутные учеты, которых выполнено в общей сложности 560, а их суммарная протяженность составила 1700 км. Учеты проводились в типичных для каждой подзоны лесах, минимально подверженных антропогенному воздействию, и в соответствии с методикой радиальных маршрутов (Толмачев, 1974; Юрцев, 1975). Все маршрутные учеты выполнены автором лично.

Оценка численности КБ основывалась на определении в 2-х метровой полосе учета количества древесных остатков, на которых разделяется тот или иной вид (Мухин, Степанова, 1982; Мухин, 1984). Сбор КБ и их определение проводили в соответствии с известными методиками (Бондарцев, 1953; Gilbertson, Ryvarden 1986). В общей сложности собрано и просмотрено на определение около 10 тыс. гербарных образцов, которые хранятся в микологическом гербарии Института экологии растений и животных УрО АН СССР.

При анализе микробиоты применялись известные принципы и методы флористического анализа (Толмачев, 1974, 1986; Шмидт, 1984). Видовое сходство микробиот оценивалось по индексу видового сходства Серенсена-Чекановского (Песенко, 1982; Шмидт, 1984). Кластерный анализ проводили по методу присоединения среднего (Песенко, 1982), концентрацию доминирования в сообществах КБ оценивали по показателю доминирования Симпсона (Одум, 1975; Уиттекер, 1980).

Оценка скорости биологического разложения древесины проводилась по методике, основанной на закладке в подстилку образцов ветвей диаметром 1-3 см, длиной 20 см известной массы (Степанова, Мухин, 1979). По убыли массы образцов оценивали величину биологического разложения. В общей сложности проанализировано около 4000 образцов, находившихся в подстилке от 3 до 6 лет.

В необходимых случаях, когда возникала потребность работы с чистыми культурами КБ, создавались их временные коллекции. Штаммы

получали методом выделения из "ткани" базидиом или из пораженой древесины. Выделение штаммов и их хранение проводилось на сре-де с 2°Б сусло-агаром.

Глава 2 БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Биота КБ равнинной части Западной Сибири остается недостаточно изученной. До наших исследований работы проводились преимущественно на юге равнинны: в юго-восточной части (Мурашкинский, 1939, 1940; Жуков, 1967, 1970, 1978, 1980 и др.), в Приуралье (Картавенко, 1958, 1969; Степанова-Картавенко, 1967). В северных районах равнинны выполнены единичные работы (Бондарцев, 1916; Васильков, 1966; Пармasto, 1967).

2.1. Ксилотрофные базидиомицеты: определение и таксономия.

Особенности экологических связей ксилобионтных базидиомицетов позволяют выделить три их группы - биотрофы, симбиотрофы и ксилотрофы. Последние обладают одной общей чертой - способность ферментативно разрушать и использовать химические соединения клеточных оболочек одревесневших тканей в качестве источника энергии и вещества для своей жизнедеятельности. В Евразии, Северной Америке большая часть КБ относится к пор. Aphyllophorales и Agaricales (94-98%), а остальные принадлежат к дрожжиковым грибам (Мухин, 1978; Gilbertson, 1980).

2.2. Систематический и географический анализ биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнинны. В Приуральском секторе Западно-Сибирской равнинны обнаружено 345 видов КБ 5 порядков 23 семейств. Около 95% видов относится к пор. Aphyllophorales и Agaricales, а 5% к дрожжиковым грибам. Ведущими семействами микробиоты являются Corticiaceae, Polyporaceae, Нутеллохаetaeae, Polyporaceae s.str., Tremellaceae, Tricholomataceae, Strophariaceae, Stereaceae, Crepidotaceae, Steccherinaceae, включающие 91% всех видов западносибирской микробиоты. Средняя видовая насыщенность семейства, рода составляет 15 и 2,3, а родовая насыщенность семейства в среднем равна 6,6.

Большая часть видов западносибирской микробиоты (77%) - пан-голарктические и эврирегиональные. Это сочетается с практически полным отсутствием региональных эндемиков. По составу трутовых грибов она обнаруживает высокое сходство со многими региональными биотами КБ Евразии, но ближе всего стоит к микробиотам Русской

равнинны, Фенноскандии и Урала. Располагаясь в зоне контакта сибирских и европейских биот КБ, она отличается присутствием в ее составе как "западных", так и "восточных" геоэлементов, что определяет ее региональное своеобразие, самобытность.

2.3. Редкие виды западносибирской биоты ксилотрофных базилиомицетов. Редкие виды представлены несколькими группами: локально редкие – биотопически и зонально редкие – и totally редкие, состоящие в свою очередь из двух подгрупп – случайные и эндемичные виды. Эколо-биологические свойства последних не соответствуют современным природным условиям равнинны.

2.3.1. Горно-таежные реликты. К этой группе принадлежат такие редкие виды как *Leptoporus mollis*, *Ischnoderma resinosum*, *Phellinus nigrolimitatus*, *Ph. ferrugineo-fuseus*, *Iaetiporus sulphureus*, *Amylocystis lapponica*, *Rusnoporellus fulgens*, *Fomitopsis cajanderi*, *Antrodia heteromorpha*, *Diplomitoporus crustulinus*. В большинстве своем они приурочены к темнохвойной тайге и, скорее всего, являются реликтами третичных горно-таежных темнохвойных лесов. *Fomitopsis officinalis* относимый К.Е. Мурашкинским (1939) к горно-таежным видам, является плейстоценовым реликтом.

2.3.2. Неморальные реликты. Группу неморальных реликтов в западносибирской биоте КБ представляют *Tyromyces fissilis*, *T. kmetii*, *Spongipellus sputneus*, *Aurantiaporus alborubescens*, *Trametes foliaceo-dentata*, *T. cervina*, *T. ljubarskyi*, *Phellinus conchatus*, *Polyporus badius*, *P. squamosus*. Вхождение их в состав микобиоты могло произойти а) в третичный период, когда хвойно-широколиственные леса замещались таежной густительностью; б) в атлантический период голоценена во время последней инвазии широколиственных пород на юг равнинны. Поэтому, неморальные реликты имеют разный возраст – третичные или доледниковые (*P. squamosus*, *P. badius*, *S. sputneus*, *T. ljubarskyi*) и голоценовые (*A. alborubescens*, *T. foliaceo-dentata*, *T. fissilis* и возможно *T. cervina*).

2.3.3. Возраст западносибирской биоты ксилотрофных базилиомицетов. Западносибирская микробиота не имела непрерывного развития, так как в истории равнинны существовали периоды, когда она вся или ее большая часть были безлесными. В частности, 23–25 тыс. лет назад во время главного термического минимума плейстоцена на равнине господствовали тундровые ландшафты. Современная биота КБ

начинает формироваться в начале голоцена, когда на территории равнины вновь распространяется лесная растительность. Поэтому , западносибирская микобиота имеет молодой ландшафтный возраст (голоценовый), определяемый по времени ее непрерывного развития на конкретной территории при относительно стабильных ландшафтно-климатических условиях.

2.4. Охрана редких видов западносибирской микобиоты. В соответствии с исторически сформировавшимися на равнине типами хозяйственной деятельности, охранные мероприятия имеют зонально специфичный характер. Статус гипоарктических лесов (защитные , притундровые) является достаточным условием сохранения биоты КБ северных районов равнины. Микобиота лесостепных и подтаежных зон адаптирована к существующему здесь длительное время типу хозяйственной деятельности. В обоих случаях требуется проведение лишь инвентаризации редких видов и изучение их экологии, распространения.

В зоне промышленно-эксплуатационных лесов (средняя и южная тайга) наибольшие опасения вызывает будущность микобиоты темно-хвойных формаций, характеризующаяся высокой самобытностью, и во многом определяющая черты западносибирской биоты КБ. Основной формой охраны грибов в этих условиях является создание сети заповедных территорий.

Глава 3. ФАКТОРЫ ШИРОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ЗАПАДНОСИБИРСКОМ РЯДУ ЗОНАЛЬНОСТИ

Расселение КБ определяется комплексом факторов - климатический, биотический и исторический. На Западно-Сибирской равнине их действие зонально специфично.

3.1. Гидротермический фактор. Температура влияет на многие физиологические процессы грибов-рост и жизнеспособность мицелия, формирование базидиом, споронование,- но они способны развиваться в достаточно широком диапазоне температур. Вместе с тем, по отношению к этому фактору КБ обнаруживают известные видовые различия. В большинстве районов равнин летние температуры не достигают тех значений, когда возможно ингибирование развития мицелия, а тем более его гибель. Для расселения грибов большее значение имеют температуры субоптимального диапазона, так как значительная часть равнины отличается дефицитом терморесурсов. Поэтому видовые различия в устойчивости грибов к низким температурам, несомненно,

определяют их расселение в северных районах равнины. Действие температуры на КБ опосредуется термостабилизирующими свойствами древесных субстратов.

В южных районах равнины, где наблюдается дефицит влаги и относительный избыток терморесурсов, основным лимитирующим фактором является влажность, в отношении которой КБ предъявляют разные требования. Южнотаежная подзона характеризуется оптимальностью гидротермических условий.

3.2. Биотические факторы. Эти факторы основываются на разнообразных связях КБ с растениями, животными и на их собственных межвидовых взаимоотношениях.

3.2.1. Субстратная специализация ксилотрофных базилиомицетов. 98 видов западносибирской микробиоты связаны в своем существовании с древесиной одного вида древесных – стенотрофные виды. Эвритрофы представлены двумя группами: а) встречающиеся как на древесине хвойных, так и лиственных (103 вида); б) развивающиеся на древесине многих видов, но либо только хвойных (105 видов), либо только лиственных (136 видов). Расселение стенотрофных видов потенциально ограничивается ареалами древесных пород, с которыми они связаны. Для эвритрофов этот фактор имеет меньшее значение. Однако и у них мы наблюдаем субстратные преференции. В некоторых случаях асимметричность распределения по субстратам настолько велика, что их можно рассматривать, не делая грубой ошибки, как стенотрофы. Поэтому, распределение как стенотрофных, так и эвритрофных КБ во многом определяется особенностями широтного распределения видов древесных.

3.2.2. Межвидовые взаимодействия грибов. Климатический и субстратный факторы бесспорно – ведущие детерминанты географического и биотопического распределения КБ. Вместе с тем, фактором, определяющим расселение грибов, являются и межвидовые взаимодействия, основанные на конкуренции, оценка которой сопряжена с наибольшими трудностями.

Значимость межвидовых взаимоотношений КБ как фактора их зонального расселения варьирует от одной широтной части равнины к другой. На севере и юге равнины, где лимитирующими являются климатические факторы, роль конкурентных отношений второй степени. В южнотаежной подзоне, характеризующейся оптимумом гидротермических условий, максимальным разнообразием видов древесных, действие

этих факторов как бы снимается и на первый план выходят межвидовые взаимодействия КБ, выступающие в этой широтной части равнины уже в качестве лимитирующих.

3.3. Исторический фактор. История климата, ландшафтов несомненно проявляют себя в современном зональном расселении КБ. Зональная структура лесного покрова исторически подвижна и нельзя исключить, что некоторые виды, проникшие в северные районы равнины во время крупной подвижки границы леса на Север (атлантический период голоцен), смогли сохраниться здесь до настоящего времени , т.е. являются сейчас реликтами господствовавших ранее ландшафтов. Нахождение таких видов в районах, лежащих вне обычных сейчас для них мест обитания, отражает историческую динамику зональных ландшафтов и климата.

Глава 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕЛЕНИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ЗАПАДНОСИБИРСКОМ ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

Образно, Западно-Сибирскую равнину можно уподобить гигантской хроматограмме, на которой в соответствии с эколого-биологическими особенностями КБ занимают определенное положение относительно ведущих факторов среды. Зная факторы, и " проявив пятна видов " можно определить важные экологические характеристики грибов – экологическую толерантность, синэкологический оптимум.

4.1. Экологическая валентность ксилотрофных базидиомицетов.

Для каждого КБ характерен свой диапазон условий существования (экологическая толерантность), что выражается как в его величине, так и в приуроченности к разным частям Западно-Сибирской равнины. Среди трутовых грибов эвробионты – экологически пластичные виды, способные развиваться во всех или в большинстве природных зон, – составляют 41%. Стенобионтные виды представлены серией групп разной экологической валентности: бореальные (54,8%), бореально-лесостепные (19,2%), гипоарктические (2,7%), бореально-гипоарктические (13,7%), лесостепные (9,6%). В экологическом плане бореальные виды следует рассматривать как термофильные мезофиллы. Лесостепные и бореально-лесостепные виды являются термофильными ксеротолерантами, а гипоарктические и бореально-гипоарктические виды представляют собой мезофильные психротолеранты.

4.2. Экологическая валентность и тип гифальной системы трутовых грибов. Среди трутовиков западносибирской микробиоты преобла-

дают ди- и тримитические виды – 64%. Большая их часть (52,2–56,4%) относятся к эврибионтным. Наоборот, среди мономитических видов преобладают стенобионты – 56,8%. На полярной и южной границах леса доля ди- и тримитических видов возрастает, а мономитических сокращается. Таким образом, между типом гифальной системы и экологической валентностью трутовых грибов существует определенная связь. Однако тип гифальной системы не является необходимым и достаточным условием высокой или низкой экологической пластичности вида, т.е. не определяет автоматически эту экологическую черту КБ. Можно лишь говорить об определенной тенденции возрастания экологической толерантности трутовых грибов по мере усложнения строения их мицелия.

4.3. Синэкологические оптимумы и широтные ценоареалы активных видов ксилотрофных базилиомицетов западносибирской микобиоты. Наиболее точно реакцию КБ на широтный градиент характеризует широтная динамика их численности. Поведение вида в экологическом градиенте достаточно полно описывается несколькими характеристиками: экологическая толерантность, ценоареал, синэкологический оптимум. И как показывает проведенный анализ, КБ видоспецифично распределяются в градиенте, что свидетельствует о приложимости к ним известного принципа Глизона-Раменского. (Уиттекер, 1980).

По сходству в зональном распределении выделяется несколько групп КБ. *Inonotus obliquus*, *Trichaptum laricinum*, *Phellinus chrysocoloma*, *Cerrena unicolor* образуют группу гипоарктических (экологический оптимум и ценоареал у них приходится на Гипоарктический ботанико-географический пояс), а *Phellinus igniarius*, *Gloeophyllum sepiarium* – бореально-гипоарктических видов (оптимумы наблюдаются в Гипоарктике, а ценоареали охватывают и более южные зоны тайги). В экологическом отношении эти виды – мезофильные психротолеранты, а *G. sepiarium* – ксерофильный психротолерант.

У *Fomitopsis pinicola*, *F. rosea*, *Phellinus tremulae*, *Trichaptum fusco-violaceum*, *Bjerkandera adusta* экологические оптимумы приходятся на южную тайгу, а ценоареалы включают и другие подзоны тайги. Это бореально-южнотаежные, термофильно-мезофильные виды. *Exidia glandulosa*, *Trametes biforme*, *Stereum hirsutum*, *Daedaleopsis confragosa* представляют собой бореально-лесостепные, термофильно-ксеротолерантные виды. Их экологические оптимумы наблюдаются в лесостепи и подтайге, а ценоареалы включают и южную тайгу.

Fomes fomentarius отличается крайне широким ценоареалом и экологическим оптимумом – вся таежная зона – и классифицируется нами как экологически пластичный, полизональный вид. Подобными чертами характеризуется и *Riptorogus betulinus*.

4.4. Зональное распределение и эколого-ценотические стратегии адаптаций ксилотрофных базилиомицетов. В силу зональной специфики ведущих факторов отбора, в разных широтных частях равнины преимущество получают виды различных жизненных стратегий. В северных районах равнины отбор идет на экотопическую патиентность. Для видов этого типа жизненной стратегии (гипоарктические и бореально-гипоарктические) характерны вялотекущие ростовые процессы, устойчивость к резким колебаниям температуры и несовпадение аут- и синэкологических оптимумов – несоответствие реального распределения грибов на равнине их температурным преферендумам, установленным в эксперименте. Это, а также обширность их ареалов указывает на не специализированный характер патиентности "северных" видов.

К иному адаптивному типу относятся бореально-южнотаежные виды: К-стратеги или виоленты. Они имеют максимальную численность в районах гидротермического оптимума, для экосистем которых характерна наиболее высокая видовая насыщенность, и их распределение на равнине не противоречит установленным в эксперименте температурным преферендумам. В более южных районах равнины, где температурные условия приближаются к оптимальным, создаются предпосылки для максимальной активизации ростовых процессов грибов. В этих условиях одной из преимущественных адаптивных стратегий КБ является эксплерентность (r – стратегия), предполагаемая нами, например, для *Stereum hirsutum*. Этот вид отличает высокая скорость роста, присутствие на начальных стадиях грибных сукцессий и в нарушенных местообитаниях, а также низкая конкурентоспособность. Намеченные типы жизненных стратегий КБ являются лишь преимущественными направлениями их адаптаций в разных участках экологического градиента.

Для большинства КБ существует, видимо, одна предпочтительная жизненная стратегия, обеспечивающая их преуспевание. Лишь для некоторых видов можно предполагать равноценное значение нескольких адаптивных стратегий. К числу таких видов принадлежит *Fomes fomentarius*, экологически наиболее пластичный вид западносибирской

микобиоты.

Глава 5. ФОРМАЦИОННАЯ СТРУКТУРА МИКОБИОТЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Трофическая специализация КБ ведет к тому, что они специфически образом распределяются по лесным формациям. В результате региональная микобиота оказывается состоящей из серии формационных биот КБ, образующих в совокупности ее формационную структуру.

5.1. Биота хвойнотробных базидиомицетов хвойных формаций. Биота КБ хвойных формаций насчитывает 208 видов 118 родов 22 семейств. Значительная часть видов – 50,9% – не отмечены вне данного класса лесных формаций, что обусловливает высокое абсолютное своеобразие их микобиоты. Формационный эндемизм отмечается и на уровне высших таксонов – 35 родов и 3 семейства являются специфическими для микобиоты хвойных лесов. Видовая насыщенность рода (в/р), семейства (в/с) составляет 1,8 и 6,6 соответственно. Родовая насыщенность семейства (р/с) равна 5,4. Самыми крупными семействами микобиоты являются *Corticaceae*, *Polyporaceae*, *Nycte-*
nochaetaceae, занимающие первое, второе и третье место соответственно.

5.1.1. Биота хвойнотробных базидиомицетов темнохвойных формаций. В ее составе 178 видов 109 родов 21 семейства. Отношены в/р, в/с и р/с равны 1,6, 8,5 и 5,2 соответственно. 45 видов – эндемики данной группы лесных формаций. Микобиота ельников включает 143 вида, пихтачей 99 видов, а кедровых лесов 63 вида. В первой специфические виды (формационные эндемики) составляют 12,6%, во второй их 16,2%, а в третьей всего 4,8%. Микобиоты отдельных темнохвойных формаций обнаруживают высокое видовое сходство. *Amylocystis laricina*, *Amylocorticium subincarnatum*, *Peniophora picea*, *Phlebia centrifuga*, *Cystostereum murrrei*, *Crepidotus fulvifibrillosus*, *Paxillus panuoides*, *Exidia pythia*, не являясь специфическими для отдельных лесных формаций, характерны в тоже время только для темнохвойных лесов.

Развитый видовой, родовой, семейственный формационный эндемизм биоты КБ темнохвойных формаций свидетельствует об ее относительной дрессности. Это согласуется с существующими представлениями о возрасте темнохвойной тайги, представляющей наиболее древнее и устойчивое ядро современных таежных биогеоценозов (Крылов, 1898; Толмачев, 1943; Крылов, 1961 и др.).

5.1.2. Биота ксилотрофных базилиомицетов светлохвойных формаций. Микобиота этой группы лесных формаций насчитывает в общей сложности 121 вид 71 рода и 13 семейств. Отношение в/с равно 9,3, в/р - 1,7, а р/с - 5,5. Биота КБ сосняков включает 111 видов, из которых 15 3% являются характеристическими. Микобиота лиственничников содержит всего 34 вида и полностью лишена формационных эндемиков. Имеются и существенные различия в их систематической структуре. В микобиоте сосняков сем. *Corticiaceae* - самое крупное, включющее 43,2% всех ее видов, а в составе микобиоты лиственничников кортициевых грибов всего 8,8%. Поэтому объединение биот КБ данных двух лесных формаций в одну группу не оправдано. Каждая из них обладает высокой индивидуальностью и малой схожестью в отношении друг к другу - видовая общность 33%. Вероятно, это связано с различиями во времени и месте формирования светлохвойных формаций и экологическими особенностями лесообразователей. Микобиота сосновых лесов обнаруживает наибольшее видовое сходство с таковой ельников - 65% общих видов.

5.2. Биота ксилотрофных базилиомицетов лиственных формаций. Состоит из 239 видов 114 родов 20 семейств. Ведущими семействами являются *Corticiaceae*, *Polyporaceae*, *Polyporaceae s.str.* Отношение в/с равно 11,9, в/р - 2,1, а р/с - 5,7. 137 видов (56,9%) - специфические для этого класса лесных формаций. К числу таковых относятся и 35 родов и одно семейство - " *Hydnaceae* ". Видовая общность биот КБ хвойных и лиственных формаций подвержена зональным вариациям - максимальна в подзоне южной тайги и минимальна на южной и северной границах распространения лесной растительности.

5.2.1. Биота ксилотрофных базилиомицетов осиновой и березовой формаций. Насчитывает 210 видов 110 родов 19 семейств. Пропорции микобиоты 1:5,7:11,1, а отношение в/р составляет 1,9. 19% видов - специфические для этой группы формаций. В микобиоте березняков таких видов 7,0%, а в микобиоте осинников 11,7%. Каждая из них отличается и высоким видовым богатством КБ - 169 и 145 соответственно. Их отличает и высокая видовая общность - 66% общих видов. Существует группа видов - *Oxyporus ravidus*, *Punctularia strigosozonata*, *Climacodon septentrionalis*, *Creolopus cirratus*, *Lentinus tulasnus*, *L.strigosus*, *L.sibiricus*, *Pleurotus calyptatus*, *P. dryinus*, *P. cornicopiae*, - специфических для осиново-березовых лесов как группы лесных формаций.

Взаимодействуя с микробиотами других лесных формаций, биоты КБ березовых и осиновых лесов сохраняются как качественно особые образования. При этом происходит как бы наложение различных формационных микробиот без полного их смешивания и взаимоглощения.

5.2.2. Биота ксилотрофных базилиомицетов широколиственных и долинных формаций. Микробиота ивняков насчитывает 86 видов и обнаруживает высокое видовое сходство с микробиотой ольшаников – 62% общих видов –, которые как и ивняки наибольшее развитие имеют в поймах рек севера равнинны. Биота КБ ольшаников состоит из 92 видов, два из которых – *Datronia scutellata*, *Exidiopsis griseo-brunnea* – формационные эндемики. Три таких вида в составе микробиоты ивняков – *Phlebia ochraceofulva*, *Ph. subserialis*, *Crepidotus sub-sphaerosporum*. В целом микробиота долинных формаций включает 123 вида 77 родов 15 семейств. Уровень ее видового формационного эндемизма составляет всего 4,1% при полном отсутствии родового и селективного эндемизма.

Липняки представляют в растительном покрове реликтовый, неморальный тип растительности. Их микробиота состоит из 55 видов КБ, из которых только два – *Hyrphoderma cremeoalbum*, *Peniophora rufo-marginata* – являются специфическими для нее. По видовому составу микробиота липняков ближе всего стоит к группировкам КБ, развивающимся на древесине рябины и черемухи.

Глава 6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА БИОТЫ КСИЛОТРОФНЫХ БА-ЗИДИМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

В регионах с выраженной природной зональностью биота КБ неоднородна в широтном отношении, однако, этот аспект ее существования остается практически не исследованным.

6.1. Широтные преобразования формационных биот ксилотрофных базилиомицетов. Общей тенденцией для формационных микробиот является снижение их таксономического разнообразия по мере приближения к границам распространения лесных формаций. В большинстве своем, максимальное развитие они получают в средне-и южнотаежных районах. И лишь у микробиоты лиственничных лесов максимальное таксономическое богатство отмечается в лесотундровой зоне. Одновременно со снижением таксономического богатства формационных биот КБ уменьшается видовая и родовая насыщенность семейств, а также видовая насыщенность родов. Зональные преобразования формационных микробиот затрагивают и их систематическую структуру – происходит пе-

перераспределение в значимости отдельных семейств. Абсолютное своеобразие формационных микробиот снижается к северу и одновременно в их составе увеличивается доля эврибионтных видов.

Широтные преобразования формационных биот КБ имеют климатическую детерминацию и ведут к формированию их зональных вариантов — климатипов микробиоты. Наибольшее сходство обнаруживают климатипы смежных природных зон, а по мере нарастания географической удаленности и экологической контрастности территорий происходит усиление различий между зональными климатипами, т.е. возрастает бета — разнообразие КБ.

6.2. Зональная дифференциация западносибирской биоты ксило-тробных базидиомицетов. Градиентные преобразования формационных микробиот и зональные особенности формационной структуры лесного покрова приводят к широтной неоднородности западносибирской микробиоты в целом. В результате каждая из ландшафтно-климатических зон равнины характеризуется особой биотой КБ (табл. 1).

Таблица 1

Таксономические характеристики зональных биот ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины

Природная зона	количество			коэффициент			эврибионты, %	специфические виды, %
	видов (в)	родов (р)	семейств (с)	в/р	в/с	р/с		
лесотундра	119	69	15	1,7	7,9	4,6	48,3	2,5
северная тайга	172	94	16	1,8	10,8	5,9	42,4	4,7
средняя тайга	222	114	20	1,9	11,1	5,7	32,9	6,3
южная тайга	260	126	21	2,1	12,3	6,0	28,1	15,0
подтайга	167	90	17	1,9	9,8	5,3	43,7	5,4
лесостепь	132	79	18	1,7	7,3	4,4	43,9	12,9

Материалы таблицы показывают те же закономерности зональных преобразований микробиоты равнины, что и в случае отдельных формационных биот КБ. Отчасти они затушевываются за счет пойменных микробиот.

6.3. Биота ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов северной части Западно-Сибирской равнины. Различия в видовом составе пойменных и зональных биот КБ обусловлены не только осененностями видового состава лесов пойменных и зональных биотопов, но

и собственно биотопической избирательностью грибов. Используя благоприятные условия пойменных биотопов, виды южного зонального распространения проникают в северные районы равнины и придают своеобразие пойменным микробиотам. Вместе с тем, именно они и ослабляют различия между биотами КБ смежных природных зон.

Выделяются два зональных типа пойменных биот КБ. К первому относятся микробиоты пойменных лесов среднетаежной подзоны и южной части северотаежной. Второй тип представляют микробиоты пойменных лесов предлесотундровых редколесий и лесотундры. Пойменные микробиоты являются элементами пространственной структуры биоты КБ и представляют следующий этап ее экологической дифференциации: биотический или внутрilandшафтный.

6.4. Зональная структура микробиоты Западно-Сибирской равнины. Выделение широтных климатипов биоты КБ по геоботаническим зонам есть акт до некоторой степени искусственный. Более объективным является выделение климатипов на основе зональных черт самой микробиоты – особенности видового и семейственного состава, пропорций микробиоты, состав специфических и активных видов и т. д.

На основе широтных особенностей западносибирской микробиоты в ее составе выделяется ряд зональных элементов. Прежде всего – две микологические зоны. Первая, бореально-субарктическая, включает микробиоту термодефицитных районов равнины и в ее составе выделяется две подзоны – лесотундровая и психробореальная (микробиоты северной и средней тайги). Вторая зона – суббореально-лесостепная – приходится на южные термодостаточные районы равнины и она включает две подзоны – южнотаежная и лесостепная (микробиоты подтайги и лесостепи). Зона суббореально-лесостепной микробиоты характеризуется наиболее высоким таксономическим разнообразием КБ – здесь встречается 89% всех КБ равнины. Около трети ее видов – специфические, в силу чего, она обладает высоким абсолютным своеобразием. Ряд семейств – *Schizophyllaceae*, *Entolomataceae*, *Clavariaceae* – также являются характеристическими для этой зоны микробиоты. Бореально-субарктическая зона микробиоты имеет меньшее таксономическое разнообразие КБ, в ее составе – два раза меньше характеристических видов и полностью отсутствуют специфические для нее семейства (табл. 2).

Выделяемые зоны микробиоты диагностируются и комплексами активных видов.

Таблица 2
Таксономические характеристики широтных климатипов биоты
ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины

Широтный климатип	количество			коэффициент			Специфиче- ские виды %
	видов видов	видов видов	видов видов	в/р	в/с	р/с	
лесотундровый	119	69	15	1,7	7,9	4,6	2,5
психробореальный	244	123	20	2,0	12,2	6,1	10,2
boreально-субарктический	258	127	20	2,0	12,9	6,4	13,9
южнотаежный	283	137	22	2,1	12,9	6,2	17,7
лесостепной	151	84	18	1,8	8,4	4,7	14,6
суб boreально-лесостепной	308	144	23	2,1	13,4	6,3	28,2

6.5. Активные виды западносибирской микробиоты. " Одним из самых естественных критериев зональных рубежей является существенное обновление в широтном направлении состава активных видов..." (Юрцев, 1964, стр.5). К числу активных видов КБ, специфических для boreально-субарктической микробиоты принадлежат *Phellinus chrysotoma*, *Ph. pini*, *Ph. ignarius*, *Inonotus obliquus*, *Trichaptum loricinum*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Cerrena unicolor*, *Gloeoporus dichrous*, а также *Plicatura nivea*, *Peniophora aurantiaca*, *Tectella pallaris*, развивающиеся преимущественно на древесных остатках *Alnus fruticosa* в поймах рек. В отношении суб boreально-лесостепной микробиоты характеристическими активными видами являются *Stereum hirsutum*, *Daedaleopsis confragosa*, *Trichaptum biforme*, *Exidia glandulosa*, *Fleurotus calyptatus*, *Hymenochaete mougeotii*, *Trametes trogii*, *Auriculariopsis ampla*, *Pomitopsis rosea*, *Crepidotus mollis*.

Активные виды, специфические для северной зоны микробиоты, имеют, как правило, многолетние базидиомы и многие из них – факультативные паразиты древесных, вызывающие гнилевые болезни. Наборот, для активных видов южной микробиоты характерны однолетние, однолетние зимующие базидиомы и в их составе полностью отсутствуют паразитические виды.

Глава 7. ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ МИКРОБИОТЫ

В сообществах КБ можно выделить экологические доминанты –

виды, имеющие наибольшее значение в процессах биологического разложения древесины.

7.1. Оценка биогеоценотической значимости ксилотрофных базилиомицетов и концентрация доминирования в их сообществах. Биогеоценотическая значимость КБ корректно оценивается по положению видов в иерархической структуре численности грибов, консорциально связанных с определенным видом древесных. По сути, в таком варианте выделения доминирующих видов они представляют собой группы активных видов отдельных лесных формаций.

В лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины КБ с высокой численностью – доминантов – обычно единицы, а концентрация доминирования в их сообществах варьирует от 0,15 до 0,47 и имеет тенденцию к увеличению в северных районах равнины.

7.2. Доминантные виды ксилотрофных базилиомицетов хвойных формаций. В хвойных лесах доминирующими видами КБ являются *Trichaptum abietinum*, *T. fusco-violaceum*, *T. laricinum*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Fomitopsis pinicola*, *F. rosea*, *Phellinus chrysoloma*, *Ph. pini*, *Stereum sanguinolentum*, *Antrodia xantha*, *Hymenoschaete mougeotii* . образующие несколько комплексов, обладающих формационной и зональной специфичностью. Для гипоарктических лесов характерен комплекс " *Trichaptum laricinum* " , включающий наряду с этим доминирующим видом и группу следующих субдоминантов, - *T. fusco-violaceum*, *T. abietinum*, *F. pinicola*, *G. sepiarium*, *S. sanguinolentum* . В средней и южной тайге его замещает комплекс " *Fomitopsis pinicola* " , образуемый этим видом и *T. fusco-violaceum*, *T. abietinum*, *F. rosea*, *A. xantha*, *Ph. pini* (субдоминанты). Для пихтовых лесов, а также подтаежных и лесостепных сосновых типичен комплекс " *Trichaptum fusco-violaceum* " - *T. fusco-violaceum*, *F. pinicola*, *H. mougeotii* (пихтовые леса) и *T. fusco-violaceum*, *F. pinicola* (сосновки).

Состав доминантов пойменных лесов северной части равнины не соответствует таковому смежных зональных ландшафтов, а идентичен группам доминантов более южных зон. Для пойменных лесов Южного Ямала описан особый комплекс доминирующих КБ, образованный *Phellinus chrysoloma* (доминант) и *T. laricinum*, *S. sanguinolentum* (субдоминанты).

7.3. Доминирующие виды ксилотрофных базилиомицетов лиственных формаций. Для лиственных лесов характерен ограниченный круг

доминирующих КБ - *Phellinus igniarius* coll., *Piptoporus betulinus*, *Inonotus obliquus*, *Daedaleopsis confragosa*, *Stereum hirsutum*, *Trichaptum biforme* (березовые леса), *Phellinus tremulae*, *Trametes ochracea*, *T. trogii*, *Auriculariopsis ampla*, *Pleurotus calypratus*, *C. mollis* (осинники), а также *Fomes fomentarius* - вид, общий для них. Они образуют серию комплексов, закономерным образом меняющихся в широтном градиенте.

Для лесотундровых березняков характерен комплекс " *Phellinus igniarius* " - *Ph. igniarius* coll. (доминант), *I. obliquus*, *P. betulinus* (субдоминанты). В остальных районах равнин работают комплекс " *Fomes fomentarius* ", образующий ряд зональных вариантов: *F. fomentarius*, *Ph. igniarius*, *P. betulinus* (северо- и средне-таежные березняки и пойменные леса юга лесотундры); *F. fomentarius*, *D. confragosa*, *P. betulinus* (южная тайга); *F. fomentarius*, *D. confragosa*, *S. hirsutum* (подтайга), а в лесостепи к последним добавляется *T. biforme*. В подтаежных и лесостепных осиновых лесах *F. fomentarius* образует еще один комплекс : *F. fomentarius*, *Ph. tremulae*, *A. ampla*, *P. calypratus* (подтаежный вариант) и *F. fomentarius*, *A. ampla*, *P. calypratus*, *T. trogii* (лесостепной вариант). Для средне- и южнотаежных осинников описан комплекс " *Phellinus tremulae* " - *Ph. tremulae*, *T. ochracea* (среднетаежный вариант) и *Ph. tremulae*, *C. mollis*, а также в некоторых случаях *F. fomentarius* (южнотаежный вариант).

В сообществах деструкторов древесины ольхи кустарной доминирующими КБ являются *Plicatura nivea*, *Peniophora aurantiaca*, *Inonotus radiatus*. Ядро доминантов сообществ КБ ивыков образуют два вида - *Ph. igniarius*, *D. confragosa*.

На основе широтных особенностей доминантных видов КБ выделяются три зоны микробиоты: гипоарктическая (характеристический комплекс " *Trichaptum laricinum* ") с лесотундровой подзоной (диагностируется комплексом " *Phellinus igniarius* "), умеренно- boreальная (типичен комплекс " *Fomitopsis pinicola* ", а также комплекс " *Phellinus tremulae* ") и лесостепная (диагностируется комплексом сосновых лесов " *Trichaptum fusco-violaceum*" лесостепным вариантом комплекса " *Fomes fomentarius* "). Первая из зон включает микробиоту лесотундры северной тайги, вторая объединяет микробиоты средней и южной тайги, а третья микробиоты подтайги и лесостепи.

7.4. Пути микогенного разложения древесины в лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины. Эколого-биологические свойства КБ определяют систему путей микогенного разложения древесины в лесах равнины: сапротрофный, фитопатогенный, коррозионный и деструктивный. Фитопатогенный путь микогенного разложения древесины наблюдается в случае поражения деревьев паразитическими КБ. Его отличительными чертами является - а) разложение древесины начинается задолго до гибели дерева, при жизни которого разрушается значительная часть стволовой древесины; б) уменьшается продолжительность жизни деревьев, т.е. ускоряется поступление древесины в "цепи разложения" лесных биогеоценозов; в) после гибели дерева в толще древесины существует хорошо развитый мицелий, обеспечивающий ее дальнейшее активное разложение. Все это ведет к интенсификации процессов биологического разложения, что особенно важно в условиях заторможенного биологического круговорота экосистем по-лярной границы леса, где этот путь наиболее выражен, а в ряде случаев является и основным. В более южных районах его значение второстепенно. Во всех районах равнины фитопатогенное разложение древесины сочетается практически лишь с коррозионным.

Сапротрофный путь микогенного разложения характерен для процессов отмершей или срубленной древесины. Он имеет два варианта - коррозионный и деструктивный. В лиственных лесах преобладает сапротрофно-коррозионный путь микогенного разложения древесины. Деструктивное разложение типично лишь для хвойных лесов, а в южно-таежных и среднетаежных сосняках, ельниках деструктивный и коррозионный пути сапротрофного разложения древесины обладают равным значением. В результате деструктивного пути разложения в среду поступают специфические продукты распада, во многом определяющие свойства почв хвойных лесов (Gilbertson, 1980).

Глава 8. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Биологическое разложение древесины - один из важнейших процессов лесных экосистем, остающийся слабоизученным. В частности, почти полностью отсутствуют материалы, характеризующие интенсивность этих процессов в условиях естественных экосистем.

8.1. Динамика биологического разложения древесины. Минерализация древесины, фиксируемая по убыли массы образцов веточного опада, пропорциональна времени их нахождения в подстилке, а ее склон-

рость относительно постоянна. Это позволяет достаточно корректно оценивать интенсивность разложения древесины даже при однократном измерении. Биологическое разложение древесины можно считать за - вершившимся при 80% убыли ее первоначальной массы. Остающиеся вещества представляют собой продукты глубокого ферментативного разложения, минерализация которых представляет особый процесс.

8.2. Факторы, определяющие темпы биологического разложения древесины. Две группы факторов контролируют скорость разложения древесных остатков: физико-химические особенности субстрата и факторы, внешние по отношению к нему - гидротермические условия биотопа и особенности состава дереворазрушающих организмов. Первая группа факторов проявляется через различия в устойчивости древесины разных видов при прочих равных условиях. Например, в южно - таежных елово-пихтовых лесах древесные остатки разных пород располагаются в зависимости от скорости их разложения следующим образом: древесина листвы → осины, березы → сосны, ели, кедра. При одинаковых условиях стволовая крупномерная древесина разлагается медленнее, чем веточный опад той же самой породы, что является частным случаем проявления рассматриваемой группы факторов.

Одним из факторов, определяющим скорость разложения древесины, являются особенности видового и численного состава КБ, в силу чего, каждый биогеоценоз обладает известной "настройкой" на разложение древесных остатков определенных видов древесных. Поэтому рубки, связанные с разрушением древостоев и соответствующих им сообществ КБ, сопровождаются падением интенсивности биологического разложения древесины господствующей породы. На скорость процессов влияют и особенности напочвенного покрова - сильное развитие мхов ингибирует биодеструкцию древесины. Существенное влияние оказывают и стохастические факторы - неравномерность заселения древесных остатков грибами в силу случайных причин. Их действие особенно проявляется в северных лесах, где беден видовой состав КБ и низка их численность.

8.3. Скорость биологического разложения древесины в основных ландшафтно-климатических зонах Западно-Сибирской равнины. Интенсивность процессов биологического разложения древесины обнаруживает значительные зональные вариации. Наиболее медленно они протекают в экосистемах лесотундры, где полное разложение веточного опада достигается лишь за 18-26 лет. В северной, средней тайге

длительность процессов сокращается до 13–15 лет. Максимально быстро разложение древесины протекает в южной тайге – разложение веточного опада заканчивается за 7–9 лет. В подтаежных и лесостепных экосистемах скорость биологического разложения древесины несколько снижается и здесь веточный опад полностью разрушается за 10–13 лет.

Широтная динамика процессов разложения логично увязывается с особенностями природных режимов равнин – максимальная их активность достигается в оптимальных гидротермических условиях южной тайги и снижается в термоизбыточных и особенно в термодефицитных районах равнин. Можно констатировать и наличие положительной связи между интенсивностью прироста древесины и скоростью ее биодеструкции, т.е. относительную сбалансированность данных альтернативных процессов.

8.4. Роль грибов в биологическом разложении древесины в лесах Западно-Сибирской равнины. Разложение веточного опада лиственных пород протекает при минимальном участии беспозвоночных. В тоже время в большинстве районов равнин эта группа организмов – непременный компонент ксилофильных сообществ древесины хвойных. Однако в предлесотундровых редкостойких лесах и особенно в лесотундре присутствие беспозвоночных в составе деструкторов – явление крайне редкое. В этих районах отмечается практически чисто микогенное разложение древесины. Связь между зональными вариациями скорости биологического разложения древесины и активностью ксилофагов не фиксируется. Эти факты свидетельствуют, что в лесных экосистемах исследуемого региона, КБ являются основными, а в ряде случаев и единственными организмами, ответственными за биологическое разложение древесины. Их деятельность и особенности определяют важнейшие характеристики этого процесса – интенсивность, пути микогенного разложения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная биота КБ Западно-Сибирской равнины сложена преимущественно панголарктическими и эвирегиональными видами пор. *Aphyllophorales, Agaricales*. Для нее характерна невысокая видовая и родовая насыщенность семейств и родов. По систематической структуре она не отличается от микробиот boreальной зоны северного полушария и располагается в зоне контакта европейских и сибирских биот КБ. В ландшафтном отношении это молодое образование голоценового возраста, формирование которого происходило за счет фор-

мационных микробиот, сложившихся в основных своих чертах за пределами равнинны. Поэтому западносибирская биота КБ имеет миграционное происхождение и образована видами КБ, сумевшими приспособиться к природным условиям равнинны.

Биота КБ представляет собой природную систему, образуемую формационными микробиотами, имеющими разный возраст, превышающий ландшафтный возраст западносибирской микробиоты, и собственные линии исторического развития, определяемые историческими судьбами лесных формаций. В зависимости от длительности существования последних, а также эколого-биологических особенностей лесообразующих видов происходит интеграция формационных микробиот, выражаящаяся в повышении их видового сходства. Однако полного их смешивания не происходит и каждая из них сохраняет свою самобытность и самостоятельность. Высокой интегрированностью отличаются биоты КБ темнохвойных формаций, осиновых и березовых лесов, а также ивняков и ольшатников. Формационные биоты КБ лиственничников и листвняков (реликтовые для равнинны лесные формации) обособленны от других и характеризуются низким видовым богатством и своеобразием. Биота КБ сосновых лесов обнаруживает наибольшее сходство с таковой ельнико-ков.

Характер и особенности современной биоты КБ Западно-Сибирской равнинны определяются в основном формационными микробиотами темнохвойных формаций и березово-осиновых лесов. В прошлые периоды истории региона особенности его биоты КБ определялись микробиотами других лесных формаций. Она содержит три категории реликтовых видов - третичные, плейстоценовые и голоценовые. Первые представлены реликтами горно-таежного и неморального происхождения, а последние - единственная группа голоценовых реликтов.

Деятельность человека способна изменить формационную структуру лесного покрова равнинны, а тем самым и саму западносибирскую биоту КБ. Крайне нежелательным является снижение их общего таксономического разнообразия за счет исчезновения с территории равнинны редких, реликтовых видов. Для предотвращения этого необходимо создание сети лесных резерватов, особенно, в средне- и южнотаежной зонах равнинны, т.е. в зоне промышленно-эксплуатационных лесов.

В силу зональной специфики факторов отбора, распределение КБ на равнинне видоспецифично и отражает различия в их приспособительных возможностях к основным типам природных режимов

Северной Евразии. Между типом гибельной системы и экологической толерантностью трутовых грибов существует положительная связь: ди - и тримитические виды, как правило, отличаются более высокой экологической пластичностью, чем мономитические. По сходству в зональном распределении выделяются несколько групп КБ, объединяющие виды, близкие по экологическим особенностям и адаптивным стратегиям.

Градиентный отбор КБ вызывает соответствующие градиентные климатически детерминированные преобразования формационных микробиот, выражаящиеся в закономерном снижении их таксономического разнообразия, видовой и родовой насыщенности семейств, родов, абсолютного своеобразия-по мере нарастания экстремальности условий. Максимальное свое выражение эти процессы получают в лесотундровой и лесостепной зонах, а наибольшее развитие формационные микробиоты имеют в средне- и южнотаежной подзонах тайги и лишь микробиота лиственничников максимальное развитие получает в лесотундре. Широтные преобразования формационных микробиот ведут к возникновению зональных климатипов, различия между которыми тем больше, чем больше контрастность экологических условий соответствующих им районов равнин.

Градиентные преобразования формационных микробиот, а также широтные изменения формационной структуры лесов приводят к зональной дифференциации всех западносибирской биоты КБ и возникновению у нее пространственной структуры. Последняя включает ряд зональных элементов, различающихся составом КБ, их богатством, систематической структурой и пропорциями микробиоты, а также группами активных видов, и отражающих широтную специфичность экологических режимов и возраст зональных ландшафтов.

Зональность западносибирской биоты КБ нарушается комплексами КБ пойменных лесов северной части равнины, где микробиота состоит из микробиот зональных и интразональных биотопов. Они являются элементами пространственной структуры биоты КБ и представляют следующий этап ее экологической дифференциации - биотический или внутриландшафтный.

Формационная, пространственная структуры биоты КБ, отражающие последовательные стадии ее экологической дифференциации в ходе приспособления грибов к среде, являются элементами ее экологической структуры, которая имеет адаптивный характер и отражает

развитие микробиоты на определенной территории в определенный исторический отрезок времени.

В лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины КБ выполняют важную экологическую функцию - обеспечивают биологическое разложение древесины и определяют важнейшие параметры этого процесса. В лесотундровых и предлесотундровых экосистемах имеет место практически чисто микогенное разложение древесины. При минимальном участии беспозвоночных ксилофагов протекают и процессы разложения древесины лиственных пород.

В силу экологической дифференциации биоты КБ в разных природных зонах, биотопах биодеструкция древесины осуществляется сообществами грибов различной видовой структуры и при определяющем влиянии различных доминантных видов КБ. Для лесов равнины характерно ограниченное число доминирующих КБ и образуемых ими комплексов. Состав комплексов имеет широтную и формационную специфичность, а их зональные преобразования - следствие экологического замещения видов. По особенностям состава доминантов выделяются три широтных части западносибирской микробиоты: гипоарктическая, умеренно- boreальная и лесостепная.

Гипоарктические леса отличаются наиболее низкой интенсивностью процессов биологического разложения древесины. В более южных районах их скорость возрастает, достигая своего максимума в экосистемах южной тайги. В подтайге и лесостепи она вновь снижается, но остается на более высоком уровне, чем в Гипоарктике. На этом основании выделяются две широтных части равнины, отличающиеся интенсивностью биологического разложения древесины и соответствующие бореально-субарктической и суббореально-лесостепной зонам микробиоты.

Эколого-биологические свойства КБ определяют систему путей микогенного разложения древесины: сапротрофный, фитопатогенный, коррозионный и деструктивный. В зависимости от условий среды и микробиоты значимость их меняется, что ведет к перераспределению потоков вещества и энергии в пределах трофического уровня, образуемого КБ. Фитопатогенный путь разложения выражен в экосистемах полярной границы леса, что является своеобразной экосистемной адаптацией, ведущей к интенсификации круговорота лесов. В остальных районах равнины основным является сапротрофный путь микогенного разложения древесины, а в лесостепи он единственный. Для

ивняков фитопатогенный путь разложения древесины является основным во всех природных зонах равнин.

Фитопатогенный путь разложения сочетается практически лишь с коррозионным, тогда как сапротрофное разложение представлено как коррозионным, так и деструктивным. В хвойных лесах они часто имеют равное значение, а в лиственных деструктивный путь либо не выражен, либо играет второстепенную роль.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. В лесах равнин КБ выполняют важную и полезную роль – обеспечивают биологическое разложение древесных остатков. Вместе с тем, они являются и основными возбудителями биоповреждений древесины, максимальную интенсивность которых следует ожидать в южнотаежной подзоне. В большинстве районов, за исключением Крайнего Севера, применение в открытых сооружениях древесины, необработанной антисептиками, сопряжено с ее быстрым разрушением.

2. Проведение в естественных лесах мероприятий по защите леса от гнилевых болезней древесины, вызываемых паразитическими КБ, нецелесообразно с экологической точки зрения. Разрушение сообществ КБ промышленно-эксплуатационных лесов в ходе их хозяйственного освоения может привести к увеличению численности паразитических дереворазрушающих грибов и другим негативным последствиям.

3. Ускорение процессов биологической очистки лесов от лесосечных и послепожарных остатков древесины может быть достигнуто за счет увеличения численности сапротрофных КБ и создания сообществ грибов заданной структуры.

4. Экстенсивное выращивание вешенки возможно во всех районах Западно-Сибирской равнин. В северной ее части рекомендуется культивирование *Pleurotus pulmonarius*. В районах лесостепь – южная тайга можно выращивать на открытых плантациях несколько видов вешенки, включая и *Pleurotus ostreatus*.

Заготовки чаги целесообразно проводить в лесотундре и предлесотундровых редкостойких лесах, где этот вид отличается наиболее высокой численностью.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ В СЛЕДУЮЩИХ
РАБОТАХ:

1. Мухин В.А. Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евразиатской части Голарктики (СССР) // Микол. и фитопатол.- 1978 - Т.12, вып. I.- С.55-60.
2. Мухин В.А. Базидиальные дереворазрушающие грибы Советского Союза// Биогеоценотическая роль грибов: (информ.мат-лы).- Свердловск:УНЦ АН СССР,1979.- С. 46-48.
3. Мухин В.А. Особенности экологических ниш березового и настоящего трутовиков (трофический аспект) // Экология.- 1979.- № 3.- С. 83-85.
4. Мухин В.А.,Степанова Н.Т. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в процессе минерализации древесины // Структурно-функциональные связи в биогеоценозах Южного Урала.- Свердловск, 1979.- С. 109-116.
5. Мухин В.А. Биогеоценотическое значение дереворазрушающих грибов - факультативных паразитов в пойменных лесах Субарктики // Проблемы экологии, рациональн. использования и охраны природ - ных ресурсов на Урале: (Тез. докл.).- Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.- С. 67-69.
6. Мухин В.А.,Степанова Н.Т. Возбудители корневых гнилей деревьев на Крайнем Севере Западной Сибири // Тез. докл. зональной научно-производственной конф. Белоруссии и республик Прибалтики.- Минск,1981.- С. 48-49.
7. Мухин В.А. Особенности филогенеза трутовых грибов лесотундро - вых редколесий Западной Сибири // Биологические проблемы Северо-Ч. I.- Сыктывкар,1981.- С. 68.
8. Мухин В.А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах // Лесоведение.-1981.-№ I.-С. 46-53.
9. Мухин В.А. Доминирующие виды ксилиотрофных базидиальных грибов в горных лесах предлесотундрового типа на Полярном Урале // Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий: (Тез. докл. VIII Всесоюзн. совещания).- Свердловск:УНЦ АН СССР.- ч.II.- 1982.- С. 59.
- 10.Мухин В.А.,Степанова Н.Т. Температурный режим в разрушающей грибами древесине // Тез.докл. Всесоюзного симпоз.микологов и лихенологов.- Минск,1982.- С. 105-106.

- II. Мухин В.А., Степанова Н.Т. Трутовые грибы Приобской лесотундры // Микол. и фитопатол.-1982.- Т.16, вып.1.- С. 12-15.
12. Мухин В.А., Степанова Н.Т. Зональные особенности флоры и со-обществ ксилотрофных базидиальных грибов Севера Западно-Сибирской равнины // Тез. докл. VII делегатского съезда ВЕО.-Л.: Наука, 1983.- С. II3-II4.
13. Мухин В.А. Консорции древесных растений на полярном пределе их распространения. Ксилотрофные базидиальные грибы // Микориза и другие формы консорциальных связей в природе.-Чермь; ШПИИ, 1983.- С. 61-63.
14. Мухин В.А., Ольшванг В.Н. Разложение древесины в пойменных лесах Ямала // Экология.-1983.- № 1.- С. 44-48.
15. Мухин В.А., Степанова Н.Т. Роль кортициевых грибов в разложении древесины на Ямале // Микол. и фитопатол.-1983.-Т.17, вып. 4.- С. 345-348.
16. Мухин В.А. Численность ксилотрофных базидиальных грибов в гипоарктических редколесьях Приобской лесотундры // Биологические проблемы Севера.- ч.1.-Магадан, 1983.- С. 158-159.
17. Мухин В.А. Численность чаги в Нижнем Приобье // Тез. докл. Всесоюзного совещания.- Красноярск, 1983.- С.255.
18. Мухин В.А. Ксилотрофные базидиальные грибы Приобской лесотундры (экологово-флористический очерк) // Препринт.-Свердловск:УНЦ АН СССР, 1984.- 84 С.
19. Мухин В.А. Экологические оптимумы некоторых видов трутовых грибов в Западной Сибири // Ботанические исследования на Урале.-Свердловск:УНЦ АН СССР, 1984.-С. 76-77.
20. Мухин В.А. Структура сообществ ксилотрофных базидиомицетов и вопросы их классификации // Ботанические исследования на Урале.-Свердловск:УНЦ АН СССР, 1985.- С. 7.
21. Мухин В.А. Флора и экология ксилотрофных базидиомицетов предлесотундровых редколесий Северного Приобья // Препринт.- Свердловск:УНЦ АН СССР, 1985.- 70 С.
22. Мухин В.А. Экологические оптимумы возбудителей стволовых гнилей в Западной Сибири // Мат-лы региональной научно-производственной конференции Белоруссии и Прибалтийских республик.- Минск, 1985.- С. 89-90.
23. Мухин В.А. Систематическая структура флоры ксилотрофных базидиомицетов гипоарктического пояса Западной Сибири //Ботанические исследования на Урале.-Свердловск, 1986.-С.15.

24. Мухин В.А. Консорции древесных растений в предлесотундровых редкостойких лесах Северного Приобья. I. Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов // Микориза и другие формы консортивных связей в природе.-Пермь:ПТИ,1985.-С. 73-79.
25. Мухин В.А. Уровни пищевой специализации и трофические ниши ксилотрофных базидиомицетов // Экология и защита леса:экология лесных животных.- Л.: ЛТА,1986.- С. 91-95.
26. Мухин В.А. Организация детритных пищевых цепей лесных экосистем на полярном пределе их распространения // Биологические проблемы Севера.-Якутск,1986.-С. 163-164.
27. Мухин В.А. Флора ксилотрофных базидиальных грибов предлесотундровых редколесий Северного Приобья // Микол. и фитопатол. - 1987.-Т.21,вып.2.- С. 130-134.
28. Мухин В.А. Активное ядро субарктической флоры ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири // Микол. и фитопатол.-1987.-Т. 21,вып.3.-С. 195-199.
29. Мухин В.А. Микоценоячейки ксилотрофных базидиомицетов как структурные элементы консорций древесных//Микориза и другие формы консортивных связей в природе.-Пермь:ПТИ,1987.- С. 91-97.
30. Мухин В.А. Скорость биодеструкции древесины в северных районах Западно-Сибирской равнины // Тез.докл. III Всесоюзн.конференции по биоповреждениям.-Ч.1.-М.,1987.- С. 35-36.
31. Мухин В.А. Экологическая валентность трутовых грибов в Северной Евразии // Тез.докл. IV Всесоюзной конференции "Изучение грибов в биогеоценозах".-Свердловск,1988.-С.25.
32. Мухин В.А. Флора ксилотрофных базидиомицетов лесостепного Зураля // Тез. докл. IV Всесоюзной конференции "Изучение грибов в биогеоценозах".- Свердловск,1988.-С. 24.
33. Мухин В.А. Микоценоячейка как элементарная единица ценотической организации у ксилотрофных базидиомицетов // Ботанические исследования на Урале.-Свердловск:УрО АН СССР,1988.- С. 73.
34. Мухин В.А. Экологические оптимумы и ценоареалы доминирующих в Западной Сибири ксилотрофных базидиомицетов // Экология.-1988. - № 1.- С. 78-80.
35. Mukhin V.A. Gradient analysis and taxonomy of fungi // Tenth congress of European Mycologists.- Tallinn,1989.- С. 84.

РПИ ИНСТИТУТА ЭКОНОМИКИ УрО АН СССР
21.05.90 НС 26255 Тир.100 Зак.1489