

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

Препринт

В.А. Мухин

КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ ПРИОБСКОЙ
ЛЕСОТУНДЫ
(эколого-флористический очерк)

Свердловск, 1984

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

Препринт

В.А. Мухин

КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ ПРИОБСКОЙ
ЛЕСОТУНДРЫ

(эколого-флористический очерк)

Свердловск, 1984

УДК 582.284 + 581.5

Мухин В.А. Ксилотрофные базидиальные грибы Приобской лесотундры (эколого-флористический очерк). Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984

В препринте дана полная, основанная на оригинальных материалах характеристика флоры, сообществ и биогеоценотической роли ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах Крайнего Севера. Показаны особенности процессов разложения древесины и выделены доминирующие виды дереворазрушающих грибов в различных биотопах лесотундры.

Материал рассчитан на микологов, экологов и лесоведов, занимающихся проблемами Севера, а также преподавателей и студентов биологических факультетов ВУЗов.

Ответственный редактор д.б.н. Л.Н. Добринский

М-21006 - 2 (84) БО
055(02)7

С УНЦ АН СССР, 1984

Подписано к печати 26/1 1984 г.

НС 19025

Формат 60x84/16 Бумага

Печать офсетная

Усл.печ.л. 6,0 Уч.-изд.л. 3,0 Тираж 200 экз. Заказ 334

Цена 30 коп.

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР.
г. Свердловск, ул. 8 Марта, 202. Цех № 4 п/о "Полиграфист".
г. Свердловск, ул. Тургенева, 20.

Введение

В пределах Западно-Сибирской равнины развиты три основные биоклиматические зоны - тундровая, лесная и степная. Между тундровой и лесной зонами имеется переходная полоса лесотундры, где среди преобладающих по площади тундр в особых условиях рельефа, обуславливающих более теплый микроклимат, располагаются лесные участки [9]. Лесотундра представляет собой полярную границу распространения лесной растительности и всей лесной биоты. Последняя находится в крайне неблагоприятных условиях, предельных для существования организмов ее составляющих. Поэтому, изучение экосистем лесотундры представляет большой интерес для экологии.

Леса лесотундровой зоны лесопромышленного значения не имеют, но их роль как защитного, климатоулучшающего фактора велика [14]. Однако уже сейчас отмечается, что "почти на всей территории Крайнего Севера фактически (антропогенное влияние) идет отступление лесной растительности и расширение тундрово-подобных территорий" [1, стр. 150]. Северные границы лесов отстают от своих тепловых пределов на 100-200 км, а наиболее велико это отставание в Западной и Восточной Сибири [15].

В настоящее время, лесотундровая зона Западной Сибири интенсивно осваивается. Как пишет Е.Е. Сыроежковский в предисловии к книге В.В. Крючкова [15], примера столь грандиозного очагово-фронтального освоения северного района еще не было нигде в мире. Это выдвигает на первый план задачу охраны и рационального использования лесов Крайнего Севера Западной Сибири, что, в свою очередь, диктует необходимость разработки научно-обоснованных рекомендаций по использованию, восстановлению и сохранению притундровых лесов. Естественно, что разработке рекомендаций должны предшествовать углубленные экологические исследования. В силу этого, изучение лесов Субарктики наряду с научным интересом имеет и серьезное практическое значение.

В лесах, биологический круговорот основан в значительной степени на синтезе и разложении древесины, которая является

самым крупным здесь пулом биологически связанных углерода и зольных элементов. Ксилотрофным базидиомицетам принадлежит ведущая роль в процессах разложения древесины [23, 26, 44, 49] и, тем самым определяется важнейшее и во многих отношениях уникальное биогеоценотическое положение этой группы организмов. Все это делает весьма актуальным их всестороннее изучение. По нашему мнению, изучение экологии ксилотрофных грибов - ключ к познанию процессов биологического разложения древесины и биологического круговорота лесных биогеоценозов.

Изучение ксилотрофных грибов лесотундры представляет особый интерес. Во-первых, это необходимо для раскрытия особенностей притундровых лесов, а, во-вторых, в силу крайнего своеобразия здесь природных условий, является достаточно эффективным средством познания экологии дереворазрушающих грибов.

Ксилотрофные базидиальные грибы лесотундровой зоны до сих пор крайне слабо изучены. Всего несколько небольших работ посвящено дереворазрушающим грибам лесотундры Западной Сибири. Первой работой, где содержались сведения о нескольких видах данного региона, является работа А.С. Бондарцева [2]. Э.Х. Пармasto [34] было описано 16 видов трутовых грибов из окрестностей г. Салехарда, а в работе Б.П. Василькова [6] дан список ксилотрофных грибов лесотундровой зоны Предуралья, Урала и Приуральской части Западной Сибири. Наконец в работе Н.Т. Степановой, А.В. Сирко [43] описано 12 видов грибов для зоны кон-такта между полосой увалистых предгорий восточного склона Заполярного Урала и северо-западной частью Западно-Сибирской равнины.

Цель наших исследований, являющихся частью комплексных биогеоценотических исследований Института экологии растений и животных, - изучение биогеоценотической роли и сообществ ксилотрофных грибов в экосистемах Приобской лесотундры. Решались следующие вопросы:

- особенности флоры, сообществ ксилотрофных базидиальных грибов лесов Субарктики;
- биогеоценотическая роль ксилотрофных грибов в биогеоценозах лесотундры;
- пути и темпы разложения древесины в лесотундре.

Район и методика исследований

Район исследований

В Западной Сибири лесотундра простирается неширокой полосой, расширяющейся к востоку. Средняя ширина этой зоны 100 - 250 км, а характерной ее особенностью является мозаичное сочетание участков редколесий, кустарниковых тундр и болот. В Приобской лесотундре лиственичники, образующие северную границу лесной растительности, не встречаются севернее $67^{\circ}30'$ [9]. Общая площадь лесотундровых редколесий составляет 3,2 млн. га или 7% всей покрытой лесом площади Гослесфонда Тюменской области. Леса лесотундровой зоны лесопромышленного значения не имеют, но велика их роль как защитного климатоулучшающего фактора. Все они относятся к лесам I группы [14].

Климат лесотундры более континентален в сравнении с тундрай. Холодный период длится 7-8 месяцев, а зима более суровая и малоснежная чем в тундре. Средняя температура января $-25-30^{\circ}\text{C}$. Лето же более теплое чем в тундре, а средняя температура наиболее теплого месяца составляет $+10-14^{\circ}\text{C}$. Заморозки и снегопады возможны во все летние месяцы. Среднегодовые амплитуды температур в этой зоне достигают 40° , что превышает аналогичный показатель для тундры. Годовое количество осадков в лесотундре составляет 250-400 мм. Высокая относительная влажность воздуха и очень малая величина испарения определяют обилие поверхностных вод и интенсивное заболачивание территории. [9].

В северной части зоны преобладают ерниковые тундры и болота, а редколесья с крайне угнетенными лиственицами приурочены в основном к долинам рек и занимают 10-20% площади [9]. В этой части лесотундры в поймах некоторых рек существуют довольно крупные лесные массивы. В частности, на Ямале такие массивы приурочены к поймам рек Хадыта-Яха и Яходы-Яха.

Леса Южного Ямала до сих пор крайне слабо изучены. По мнению Н.В. Пешковой [38] пойменные леса Хадыта-Яха по своему составу и структуре близки к северотаежным: ельники (домinant древесного яруса - *Picea obovata Ledeb.*), листвяги (из *Larix sibirica Ledeb.*) и смешанные лиственично-еловые и елово-лиственичные леса, обычно с примесью *Betula*

tortuosa Ledeb. . Сомкнутость крон в хвойных лесах Хадыта-Яха 0,2-0,4 и лишь иногда 0,6-0,7.

Подлесок хвойных и смешанных лесов хорошо развит и флористически богат ^и на участках, примыкающих к реке: *Betula pana*, *Ribis hispidulum*, *Rosa acicularis*, *Conicera altaica*, *C. coerulea*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*.

Наиболее развитым травостоем характеризуются вейниковые типы леса. Для всех типов леса характерно участие хвоща - *Equisetum arvense* - в сложении травяного покрова. В кустарниково-зеленомошных типах леса травостой разреженный или отсутствует. Из кустарничков обычны - *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus*, *Empetrum* sp. . Основу мохового покрова составляют *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*.

Наименьшего развития хвойные леса получают в среднем течении реки, где они тянутся почти сплошной полосой по обоим берегам. По всей пойме реки, а в особенности в ее нижнем течении, представлены ольшанники (*Alnus fruticosa* Rupr.) и ивняки (*Salix dasyclados* Wimm., *S. viminalis* L.).

Лесные массивы Яходы-Яха , по нашим наблюдениям, в целом сходны с таковыми Хадыта-Яха. Но, в отличии от последних, здесь в составе древостоев очень слабо представлена ель. Данная по - рода встречается лишь в древостоях притока Яходы-Яха : Яда-Хадыта-Яха. Скудно в пойме Яходы-Яха представлены и древовидные ивы. В среднем течении преобладают лиственничники, как правило, с примесью березы извилистой. В низовьях реки развиты исключительно ольшанники. Как и в пойме Хадыта-Яха, в лесах Яходы-Яха встречаются смородина красная и жимолость, можжевельник сибирский, рябина сибирская, бруслица.

На карте растительности Западно-Сибирской равнины, выпущенной в 1976 году под редакцией В.Б. Сочава, растительность пойм рек Южного Ямала отнесена к лугово-ивняково-редколесно-лиственничной серии сообществ.

В южной части лесотундровой зоны древесная растительность выходит на водоразделы, лиственничные редколесья занимают 40-50% площади [9] . Древесная растительность водоразделов сильно угнетена: высота 7-8 м, запасы древесины 20-50 м³ [9] . Это связано с неглубоким залеганием многоглетней мерзлоты и бедностью лесотундровых почв.

На территории Ямало-Ненецкого округа древесная растительность водоразделов представлена лиственничными редколесьями и рединами из *L. sibirica*. В южной половине лесотундровой зоны состав древостоев пополняется *P. obovata* и *B. tortuosa*, а в подлеске возрастают участки кустарников - *A. fruticosa*, *S. lanata*, *S. viminalis* s.l., *S. phylicifolia* [1]. Не исключена возможность, что высокая представленность *B. tortuosa* в лесотундровых редколесьях - признак вторичный, связанный с хозяйственной деятельностью человека [19].

Как показали исследования А.И. Лескова [19], в составе редколесий бассейна р. Полуй (южная часть лесотундры) наиболее характерными ассоциациями можно считать моховые (*Polytrichum strictum* - *B. tortuosa*) и лишайниковые (*Cladonia alpestris*- *Ledum palustre* - *L. sibirica*, *C. alpestris* - *L. palustris* - *B. tortuosa*, *C. silvatica*-*Empetrum nigrum* - *B. tortuosa*). Моховые редколесья встречаются на плоских элементах рельефа с тяжелыми, слегка оглеенными суглинистыми почвами. На хорошо дренированных, защищенных от ветра склонах материковых гряд с супесчаными почвами развиваются лишайковые редколесья. Сомкнутость крон составляет 0,1-0,2 [19].

А.И.Лесков [19] считает, что редколесья водоразделов не могут быть отождествлены с лесными ценозами. В них нет того, что составляет сущность леса: в них нет древесных пород эдификаторов.

За границу между лесотундровой и бореально-лесной зонами можно принять границу распространения на север кедра, а также южную границу распространения *B. tortuosa*, *Arctous alpina* [19]. В Северном Приобье северная граница распространения кедра проходит немного севернее устья р. Войкар, где переходит на правый берег Оби, поднимается по нему на север до юрт Пароватских, от которых поворачивает на восток и пересекает р. Полуй под 65°35' с.ш. и далее идет на восток [17].

В южную лесотундру по поймам рек, истоки которых находятся в таежной зоне, проникают леса северотаежного типа. В Приобской лесотундре такое наблюдается в пойме р. Полуй. Данная река начинается из обширных болот Обь-Енисейского водораздела и течет с восток-юго-востока на запад-северо-запад и впадает в Обь у г. Салехарда [18].

А.И. Лесков [18], обследовавший растительность долины р. Полуй, следующим образом характеризует древесную растительно-

сть пойменной террасы. Лесные ценозы, которые являются самым характерным элементом растительного покрова поймы верхнего и среднего течения р. Полуй, формируются в условиях затопления пойм недеятельными и слабо деятельными водами. Ивняки (*S.viminalis* и *S.caerulea*) широко распространены по всему течению данной реки, и представлены следующими ассоциациями: *S.viminalis* - *Bromus inermis*, *S.viminalis* - *Calamagrostis Langsdorffii*, *S.viminalis* - *Equisetum arvense*, *S.viminalis* - *C.gracilis*). В ходе сукцессий ивняки замещаются березняками.

Березняки (*Betula verrucosa* Ehrh.) формируются на границе пойм и новейших отложений - ассоциация *B.verrucosa-Solidago virga aurea*. Заключительным моментом в смене нижних ярусов в пойменных березовых лесах является ассоциация *B.verrucosa-Vaccinium vitis idaea-Hylocomium proliferum*. Она со временем замещается еловыми лесами типа *P.obovata* - *V.vitis idaea-H. proliferum*. Это самая распространенная ассоциация еловых лесов на Полуе.

В результате выхода ельников из-под заливания и распития в них мокрого мохового покрова, пренятствующего прогреванию почвы, происходит процесс их заболачивания. В результате формируются маломощные торфяники с очень изреженными ассоциациями из берез и ели с модно развитым покровом из *B. pala* или *Ledum palustre*. Большинство пойменных торфяников расположено на перешейках пойменных сегментов, в силу чего они подвержены размыванию. Это ведет к их относительно быстрому исчезновению.

Небольшими участками на сухих и возвышенных гравах поймы встречаются лиственничники. Сомнутость крон здесь может достигать 0,6 при высоте деревьев в среднем 24 м. Лиственничные леса подобно березовым также сменяются еловыми.

В пойме р. Полуй широко представлены ольшаники: *Alnus fruticosa-Rubus arcticus*, *A.fruticosa-Calamagrostis Langsdorffii*, *A.fruticosa-Ribes rubrum*). Со временем в ольшаниках появляется подрост ели. В условиях ассоциации *A. fruticosa* - *Ribes rubescens* полного вытеснения лиственных пород елью не происходит и формируется своеобразная ассоциация - (*Picea obovata*)~ *A. fruticosa* - *Trientalis europeae*, характеризующаяся разреженным древесным ярусом из крупн. ели и молчным ярусом ольхи.

Как считает А.И. Лесков [18] более южны. характер рasti-

тельности в долине р. Полуй вряд ли вызван отаплиющим влиянием реки. Несомненно, что решающее значение имеет геологическая деятельность реки. Разрушая берега, откладывая продукты разрушения в виде аллювиальных отложений, река постоянно обновляет субстрат и мешает возникновению заболачивания, понижению почвенных температур и появлению мерзлоты.

Пойменными лесами Ямала, редколесьями водоразделов и лесами северотаежного типа, заходящими по поймам рек в лесотундрковую зону, исчерпываются основные типы растительных сообществ Приобской лесотундры, где представлены древесные растения, а следовательно, имеются условия для существования ксилотрофных грибов. Поэтому при изучении грибов данной экологической группы мы обследовали леса пойм рек Южного Ямала (р. Хадыта-Яха и Яходы-Яха); редколесья надпойменных террас и водоразделов в бассейне р. Полуй, на правобережье Оби (окр. п. Хорсаим), левобережье (окр. г. Лабытнанги, устье р. Харбей); леса поймы р. Полуй от п. Зеленый Яр до фактории Глухаринная. Небольшие исследования проведены в лесотундровой зоне Полярного Урала - ж/д станция Красный Камень, гора Сланцевая.

Методика исследований

С целью выявления видового состава ксилотрофных грибов и оценки их численности проводились маршрутные учеты. В пойме Яходы-Яха в июле-августе 1979 г. проведено было 25 учетов общего протяженностью 58 км. В лесах Хадыта-Яха (июль, август, сентябрь 1978, 1979 и 1981 гг.) проведено 34 маршрутных учета протяженностью 99 км. Средняя протяженность одного маршрута в обоих случаях была близка и составляла 2,6 и 2,9 км соответственно.

В гипоарктических редколесьях в общей сложности проведено 26 маршрутных учетов (июль, август 1979, 1980 гг.). Их протяженность в сумме составила 94 км, а средняя протяженность одного маршрута составляла 3,6 км. 20 маршрутных учетов выполнено в лесах поймы р. Полуй (июль-август 1980 г.). Общая протяженность маршрутов здесь составила 50 км, а средняя протяженность одного учета была равна 2,5 км.

Кроме того, 4 маршрутных учета (июнь, июль, сентябрь 1979 г.) проведено в лесном массиве окрестностей г. Лабытнанги, переходному по своему характеру от надпойменных ред-

колесий к растительности пойм. Их суммарная протяженность составляла 11,5 км.

Таким образом, в лесотундре зоне Приобья нами проведено в общей сложности 109 маршрутных учетов общей протяженностью 312 км. Здесь следует подчеркнуть, что вышеизложенное число учетов включает только те, во время которых проводилась оценка численности грибов. Не учтены многочисленные выходы в лес с целью определения видового состава ксилотрофных грибов и для решения некоторых других вопросов. В общее число маршрутов не включены также 4 маршрутных учета протяженностью 18,5 км, проведенных нами в лесотундре зоне Полярного Урала.

Во время маршрутов собирались плодовые тела всех встреченных видов ксилотрофных грибов, независимо от их систематической принадлежности. До сих пор общепринятой дефиниции понятия ксилотрофные грибы не существует. Мы под ксилотрофными грибами понимаем те виды, для которых древесина является единственным источником энергии и веществ для их жизнедеятельности и, в силу этого, имеющие сходную роль в лесных биогеоценозах. Данные грибы способны развиваться на древесине, сохранившей все присущие ей физико-химические свойства.

Собранные образцы высушивали, а их определение, как правило, проводили после возвращения из экспедиции. Все образцы после их окончательной обработки хранятся в микологическом гербарии Института экологии растений и животных УНЦ АН ССР.

В определении грибов, особенно кортициевых, большая помощь была оказана д.б.н. Н.Т. Степановой и член-корреспондентом АН ЭССР, д.б.н. Э.Х. Парнасто. Автор выражает им свою искреннюю благодарность.

При анализе флоры ксилотрофных грибов мы, насколько это было возможно, придерживались схемы, принятой во флористических работах на сосудистых растениях [45]. В частности, при анализе систематической структуры флоры ксилотрофных грибов Приобской лесотундры было рассмотрено:

- 1) положение 10 ведущих семейств во флоре (положение семейства оценивается по числу видов в его составе);
- 2) коэффициент видовой насыщенности рода (отношение числа видов к числу родов), а также видовой и родовой насыщенности семейств (отношение соответственно количества видов и родов к числу семейств);
- 3) пропорции флоры (соотношение числа семейств, принимаемого

за единицу к числу родов и видов).

Учитывая отсутствие общепринятой системы базидиальных грибов в целом и отдельных их порядков, необходимо указать, что мы при составлении списков ксилотрофных грибов опирались на материалы работ А.С.Бондарцева [3], Э.Х. Пармасто [35,36], Т.А. Давыдкиной [8], А.Г. Райтвира [41], Л. Ривардена [63,64] М. Мозера [58], В. Йлиха, Я. Сталперса [56], Д. Ериксона ,Л. Ривардена [50,51,52,53,54].

Оценка численности грибов проводилась по следующей методике. При движении по маршруту учитывали все грибы, встречающиеся в 2-х метровой полосе. Принималось, что одному взелезному, сухостойному стволу, ветви, пни соответствует одна особь, независимо от числа плодовых тел на субстрате. Периодически (не менее трех раз) определяли скорость движения, измеряя время, за которое проходили 79 метров (100 шагов). Зная общее время учета, скорость движения, находили общую прояженность маршрута. Умножая полученную величину на ширину полосы учета, определяли размер обследованной площади. Это позволяло рассчитать какое число особей того или иного вида грибов встречается на одном гектаре - экз/га.

Учитывая высокую мозаичность растительности, мелкоконтурность отдельных типов леса, мы во время маршрутных учетов не брали их во внимание. Поэтому материалы наших учетов дают представление лишь о некой средней численности ксилотрофных грибов без учета ее вариаций, обусловленных неоднородностью лесной растительности. Такой подход объясняется тем, что мы не ставили перед собой цель оценить с высокой степенью точности численность дереворазрушающих грибов и ее зависимость от конкретных условий микроместообитаний. Пред нами стояла задача оценить на основе численности биогеоценотическую значимость различных видов ксилотрофных грибов в тех или иных типах биотопов: лесная растительность пойм с одной стороны и лесная растительность надпойменных террас и водоразделов, с другой стороны. Принятая в настоящей работе методика оценки численности позволяет это сделать.

Следует отметить еще одну особенность, недостаток применяемой нами методики. Дело в том, что в данном случае присутствие грибов обнаруживается по наличию на субстрате их плодовых тел. В тех случаях, когда плодовые тела отсутствуют, учесть грибы мы не могли. Поэтому, данные о численности грибов полу-

чаются несколько заниженными.

Есть определенные сложности и с оценкой численности грибов с однолетними плодовыми телами. В данном случае необходимо учитывать фенологию образования плодовых тел. Поэтому, для грибов с однолетними плодовыми телами численность оценивалась на-ми лишь ^в периоды формирования последних.

Трофические особенности ксилотрофных грибов, выражавшиеся в их предпочтительном или даже исключительном развитии на древесине определенных пород, изучали следующим образом. Во время учетов фиксировали на древесине какой породы и сколько раз встречен тот или иной вид. Это, в итоге, позволяло количественно оценить распределение грибов по субстратам и выделить субстратные преференции грибов. Равномерность распределения грибов удобно оценивать по коэффициенту ширины экологических ниш: $B = 1 / n \sum p_{ix}^2$, где n - число категорий субстратов, $p_{ix} = x_i/x$ - отношение встречаемости вида в данной категории к общей встречаемости во всех категориях [57]. Для лесотундры n в наших расчетах составляло 5: ель, лиственница, береза, ива, ольха. Варьирует от 0 до 1,0. Чем равномернее вид распределяется по субстратам, тем больше ширина его пищевой ниши и наоборот.

Зная количественные особенности распределения грибов по субстратам, можно количественно же оценить сходство их трофических потребностей. Показателем этого служит коэффициент перекрывания ниш [61]:

$$Q_{xy} = \frac{\sum p_{ix} \cdot p_{iy}}{\sqrt{x_i^2 \cdot y_i^2}}$$

Q меняется также от 0 до 1,0. На основе коэффициентов перекрывания ниш можно выделить некоторые совокупности грибов, наиболее сходных в трофическом плане - трофические группы, пищевые гильдии.

Для изучения трофических особенностей грибов, их консортивных связей с древесными породами нами был применен и другой более широко употребляемый метод. В данном случае берется во внимание лишь факт встречи того или иного гриба на соответствующем субстрате. Недостаток этого метода очевиден - в одну группу объединяются виды исключительно или в основном, развивающиеся на данном субстрате, и виды, связанные главным образом с другими субстратами, но и редка встречаю-

щиеся и здесь. Однако, он позволяет выделить в полном объеме консорты той или иной породы, проанализировать их систематическую структуру, определить сходство видового состава консортов разных пород и решить некоторые другие вопросы.

Нами для определения сходства видового состава консортов различных пород был применен широко известный индекс сходства Чекановского-Сьеренсена:

$$I_{\text{св}} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$$

где a, b - число видов,

имеющихся только в составе консорции породы С или В; a - число общих видов [37].

Нами были определены и некоторые показатели структуры сообществ ксилотрофных грибов. Прежде всего, проанализированы спектры жизненных форм. Была принята система жизненных форм афиллофоровых грибов, предложенная М.А. Бондарцевой [5]. Проведен анализ горизонтальной структуры сообществ. Под горизонтальной структурой сообществ понимаются особенности горизонтального распределения организмов [47].

Тип разпределения определялся по величине отношения дисперсии к среднему - s^2/\bar{x} . Если данное отношение равно единице распределение носит случайный характер; больше - групповой, контагиозный; меньше единицы - равномерное распределение. Достоверность отношения дисперсии к среднему рассчитывали по формулам:

$$S = \sqrt{2 / n-1} , \text{ где } S - \text{стандартное отклонение}; t = \frac{s^2/\bar{x}-1}{s} .$$

t соотносили со стандартными значениями Стьюдента [7].

При расчете показателей видового разнообразия сообществ ксилотрофных грибов нами был использованы хорошо известные формулы Симпсона, Пиелу, Шеннона и Гибсона [30, 37]. При расчетах был сделан ряд допущений особо оговоренных в соответствующих местах текста.

Наряду с изучением флоры ксилотрофных грибов Приобской лесотундры, особенностей их сообществ в различных типах биотопов, а также оценкой биогеоценотической значимости различных видов в процессах разложения древесины, нами исследовалась скорость минерализации древесины в экосистемах лесотундры. Методика состояла в следующем. Образцы ветвей длиной 20 см и диаметром 1-3 см закладывали на подстилку на срок 3 года. Для каждой древесной породы брали 35 образцов.

По контрольной партии образцов (15 шт.) определяли абсолютно сухой вес закладываемых образцов. Для этого контрольные образцы сначала взвешивали во влажном состоянии (одновременно с опытными), а затем высушивали при 105°C до абсолютного сухого веса. Все образцы заготавливались одновременно из живых растущих ветвей.

Через три года образцы извлекали из подстилки и высушивали при 105°C . По разнице абсолютно сухого веса образцов до и после их нахождения в подстилке оценивали интенсивность минерализации древесины.

Данная методика уже давно используется нами, а полученные с ее помощью результаты неоднократно публиковались [26, 44].

Флора ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры

Флора это " совокупность видов растений, встречающихся в данной области (местности, страны), слагающих все свойственные ей растительные сообщества, заселяющих все типы местообитаний " [45 , стр. II2]. Флора минимальных территориальных единиц, в пределах которых виды распределяются всецело в зависимости от условий местообитаний, представляет собой конкретную или элементарную флору [45]. В наших исследованиях, как мы считаем, конкретными, элементарными флорами ксилотрофных грибов выступают:

- флора грибов лесных массивов пойм рек Южного Ямала;
- флора лесов северотаежного типа, находящихся по пойме р. Полуй в лесотундровую зону;
- флора гипоарктических редколесий надпойменных террас и водоразделов.

Систематический анализ флоры ксилотрофных грибов

Флора ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры насчитывает в своем составе 106 видов, относящихся к 64 родам, 15 семействам (табл. I). Элементарные флоры различаются по видовому богатству. Наиболее высокая плотность видов отмечена в лесах р. Полуй - 79 видов. Минимальное число видов - 51 - зарегистрировано во флоре ксилотрофных грибов лесных

Таблица I
Список ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесо -
тундры

Вид	Пойменные леса				
	Дходы-Яха	Халыта-Яха	р. Полуй	Гипарктические	реколесья
I	2	3	4	5	
Aphyllophorales					
Poriaceae					
<i>Bjerkandera adusta</i> (Fr.) Karst.					+
<i>Caloporus dichrous</i> (Fr.) Ryv.	+	+	+	+	+
<i>C. taxicola</i> (Fr.) Ryv.					+
<i>Cerrena unicolor</i> (Fr.) Murr.	+	+	+	+	+
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Fr.) Schroet.	+	+	+	+	+
<i>Fibuloporia mollusca</i> (Pers.s.Bres.) Bond. et Sing.	+				
<i>Fomes fomentarius</i> (Fr.) Bill.			+	+	+
<i>Fomitopsis officinalis</i> (Vill.) Bond. et Sing.				+	+
<i>F. pinicola</i> (Fr.) Karst.	+	+	+	+	+
<i>F. rosea</i> (Alb. et Schw.) Karst.			+	+	+
<i>F. scutellata</i> (Schw.) Bond. et Sing.	+	+	+		
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Fr.) Karst.	+	+	+	+	+
<i>Heterobasidion annosum</i> Bref.				+	
<i>Hapalopilus nidulans</i> (Fr.) Karst.			+	+	+
<i>Ischnoderma benzoinum</i> (Fr.) Karst.			+	+	
<i>Osmoporus odoratus</i> (Fr.) Sing.				+	+
<i>Piptoporus betulinus</i> (Fr.) Karst.	+	+	+	+	+
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Fr.) Karst.				+	+
<i>Trametes hirsuta</i> (Fr.) Pil.	+	+	+	+	+
<i>T. pubescens</i> (Fr.) Pil.				+	
<i>T. versicolor</i> (Fr.) Pil.			+	+	+
<i>T. zonatella</i> Ryv.	+	+	+	+	+
<i>Trichaptum abietinus</i> (Fr.) Ryv.			+	+	+
<i>T. laricinus</i> (Karst.) Ryv.	+	+	+	+	+
<i>T. fusco-violaceus</i> (Fr.) Ryv.			+	+	+
<i>Tyromyces caesius</i> (Fr.) Murr.			+	+	+
<i>T. lacteus</i> (Fr.) Murr.			+	+	+

Продолжение табл. I

	1	2	3	4	5
<i>T. mollis</i> (Fr.)Kotl. et Pouz.		+	+	+	
Corticaceae					
<i>Athelia bombacina</i> (Pers.)Jülich		+			
<i>Basispora radulum</i> radula (Fr.)Nobles	+		+	+	
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Fr.)Pouz.		+			
<i>Cylindrobasidium evolvens</i> (Fr.)Jülich,loc.cit.	+	+	+	+	
<i>Cytidia salicina</i> (Fr.)Burt.	+	+	+	+	
<i>Gloeocystidiellum leucoxanthum</i> (Bres.) Boidin	+	+	+	+	
<i>Hyphoderma setigerum</i> (Fr.)Donk	+	+	+	+	
<i>H. praetermissum</i> (Karst.)Eriks.& Strid.		+			
<i>Hypochnicium bombycinum</i> (Fr.)J.Eriks.	+	+			
<i>Hyphodontia arguta</i> (Fr.)J.Eriks.	+	+	+	+	
<i>H. aspera</i> (Fr.)J.Eriks.	+				
<i>H. alutaria</i> (Burt.)J.Eriks.	+	+			
<i>H. hastata</i> (Litsch.)J.Eriks.		+			
<i>H. quercina</i> (Fr.) J.Eriks.	+		+	+	
<i>H. subalutacea</i> (Karst.)J.Eriks.			+		
<i>Merulius tremellosus</i> Fr.		+	+		
<i>Plicatura nivea</i> (Fr.)Karst.	+	+	+	+	
<i>Peniophora aurantiaca</i> (Bres.)v.Höhn.& Litsch.	+	+	+	+	
<i>P. laurentii</i> Lund. in Lund. & Nannf				+	
<i>P. nuda</i> (Fr.)Bres.				+	
<i>P. piceae</i> (Pers.)J.Eriks.	+				
<i>P. septentrionalis</i> Laur.,Ann.			+	+	
<i>Phanerochaete velutina</i> (Fr.)Karst.	+		+	+	
<i>Phlebia radiata</i> Fr.				+	
<i>Radulomyces confluens</i> (Fr.)Christ.	+			+	
<i>Tubulicrinis calotrix</i> (Pat.)Donk			+		
<i>T. glebulosus</i> (Bres.)Donk	+	+		+	
Hymenochaetaceae					
<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.)Pil.	+	+	+	+	
<i>I. radiatus</i> (Fr.)Karst.	+	+	+	+	
<i>I. rhedes</i> (Pers.)Bond. et Sing.				*	
<i>Phellinus chrysoloma</i> (Fr.)Donk.	+	+	+	+	
<i>Ph. ignarius</i> (Fr.)Quel.	+	+	+	+	

Продолжение табл. I

	1	2	3	4	5
<i>Ph. laevigatus</i> (Fr.)Bourd. et Galz.					+
<i>Ph. lundellii</i> Niemelä					+
<i>Ph. ferrugineo-fuscus</i> (Karst.)Bourd. & Galz.					+
<i>Ph. nigricans</i> (Fr.)P.Karst.	+	+	+	+	+
<i>Ph. nigrolimitatus</i> (Rom.)Bourd. et Galz.		+	+		
<i>Ph. punctatus</i> (Fr.)Pil.	+		+		
<i>Ph. tremulae</i> (Bond.)Bond. et Boriss.			+	+	
<i>Hymenochaete tabacina</i> (Fr.)Lev.	+	+	+	+	
<i>Steccherinaceae</i>					
<i>Antrodia albida</i> (Fr.)Donk					+
<i>A. serialis</i> (Fr.)Donk	+	+	+		
<i>A. xantha</i> (Fr.)Ryv.			+	+	x
<i>Datronia mollis</i> (Fr.)Donk				+	
<i>Dichomitus squalens</i> (Karst.)Reid.	+	+	+	+	
<i>Irpex lacteus</i> Fr.	+	+	+	+	
<i>Junghuhnia nitida</i> (Fr.)Ryv. ^x					+
<i>Stereaceae</i>					
<i>Stereum hirsutum</i> (Fr.)S.F.Gray	+	+	+	+	
<i>S. rugosum</i> (Pers.)Fr.				+	
<i>S. sanguinolentum</i> (Fr.)Fr.	+	+	+	+	
<i>Thelephoraceae</i>					
<i>Columnocystis abietina</i> (Fr.)Pouz.				+	+
<i>Ganodermataceae</i>					
<i>Ganoderma appianatum</i> (Pers. ex Waller.)Pat.					+
<i>Conionthoraceae</i>					
<i>Coniophora arida</i> (Fr.)P.Karst.				+	
<i>C. olivacea</i> (Fr.)P.Karst.				+	
<i>Echinodontiaceae</i>					
<i>Laurilia sulcata</i> (Burt.)Pouz.	+	+			+
<i>Agaricales</i>					
<i>Tricholomataceae</i>					
<i>Lentinellus omphalodes</i> (Fr.)Karst.	+	+	+		
<i>Marasmiellus ramealis</i> (Fr.)Sing.			+	+	

Продолжение табл. I

1	2	3	4	5
<i>Plammulina vellutipes</i> (Fr.)Karst.	+	+	+	+
<i>Panellus serotinus</i> (Fr.)Kühn.	+	+		
<i>P. stipticus</i> (Fr.)Karst.			+	
<i>Hohenbuehelia myxotricha</i> (Lev.)Sing.			+	
<i>Hypsizygus circinans</i> (Fr.)Sing.		+	+	
<i>Resupinatus trichotis</i> (Pers.)Sing.				+
<i>Tectella patellaris</i> (Fr.)Murr.	+	+	+	+
Polyporaceae Fr. em Sing.				
<i>Panus tigrinus</i> (Fr.)Sing.	+			+
<i>Pleurotus ostreatus</i> (Fr.)Kumm.	+	+	+	+
<i>Polyporus varius</i> Fr.	+	+	+	+
Cortinariaceae				
<i>Galerina triscopa</i> (Fr.)Kühn.	+		+	
Strophariaceae				
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Fr.)Kumm.			+	+
<i>Pholiota aurivella</i> (Fr.)Kumm.	+	+	+	+
Tremellales				
Tremellaceae				
<i>Exidia cartilaginea</i> Lund. et Neuhoff.	+	+		+
<i>E. glandulosa</i> Fr.	+	+	+	+
<i>E. repanda</i> Fr.			+	+
<i>E. saccharina</i> Fr. f <i>saccharina</i>				+
<i>Exidiopsis griseo-brunnea</i> Wells. et Raitv.	+	+	+	
<i>E. calcea</i> (Pers.)Wells.			+	+
<i>Tremella mesenterica</i> (Schaeff.) Rotz.	+	+	+	+
Dacrymycetales				
Dacrymycetaceae				
<i>Dacrymyces palmatus</i> (Schw.) Bres.				+

массивов поймы Яходы-Яха. Это наиболее северный из обследованных нами районов. Флора ксилотрофных базидиальных грибов гипоарктических редколесий насчитывает в своем составе 68 видов и плотность видов здесь равна плотности видов в лесах поймы Хадыта-Яха - 67 видов (табл. I).

Отмеченные различия элементарных флор по видовому богатству, несомненно, отражают особенности каждой из них. Однако, неизъясняемость исключить, что отчасти наблюдаемые различия обусловлены случайными причинами - в некоторых районах редкие виды могли и не попасть в наши сборы. Поэтому, очевидно, число видов в каждой из элементарных флор следует рассматривать как репрезентативную выборку (очень близкую к генеральной совокупности) из флоры данного района, анализ которой дает возможность судить об особенностях флоры в целом.

Из 106 видов лишь 33 являются общими для всех четырех элементарных фл. р. 32 вида характерны для какой-нибудь одной флоры. Во флоре Хадыта-Яха присутствует 9 видов более нигде нами не встреченных. Во флоре Яходы-Яха таких видов всего 3. Специфичными для флоры поймы р. Полуй и гипоарктических редколесий являются 13 и 7 видов соответственно (табл. I).

Как свидетельствуют материалы таблицы 2 конкретные флоры в целом обнаруживают довольно высокий и близкий уровень сходства - коэффициент видовой общности колеблется от 0,63 до 0,75.

Таблица 2

Сходство элементарных флор ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры

Флора	I	2	3	4
1. Хадыта-Яха	41 / 0,69	52 / 0,71	47 / 0,70	
2. Яходы-Яха		41 / 0,63	41 / 0,69	
3. р. Полуй			55 / 0,75	
4. Гипоарктических редколесий				

Примечание: числитель - число общих видов, знаменатель - коэффициент Чекановского-Сьеренсена.

Больше всего различаются по видовому составу флоры Яходы-Яха и р. Полуй, т.е. флоры наиболее северного и южного лесных массивов. Наибольшее же сходство отмечается для флор гипоарктических редколесий и лесов поймы р. Полуй. Флора ксилотрофных грибов

бов Хадыта-Яха обнаруживает одинаковое сходство со всеми остальными флорами – индекс общности видового состава составляет 0,69-0,71 (табл. 2).

"Свойственное каждой флоре распределение видов между систематическими категориями высшего ранга можно назвать систематической структурой флоры" [45, стр. 120]. Систематический состав флоры ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры представлен в таблице 3.

Как можно видеть, наиболее крупными семействами во флоре лесотундры являются *Poriaceae*, *Corticiciaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Tricholomataceae*, *Steccherinaceae*, *Tremellaceae*. Эти шесть семейств включают примерно 87% всех видов ксилотрофных грибов Приобской лесотундры. Принимая, что положение семейств во флоре лесотундры в целом есть некая норма, среднее, можно выявить отклонения в положении семейств в конкретных флорах. Положение первых пяти по значимости семейств во флорах Хадыта-Яха и р. Полуй полностью совпадает с их положением во флоре Приобской лесотундры в целом (табл. 3). Иную, в некоторых аспектах, картину мы видим рассматривая систематическую структуру флоры Яходы-Яха и гипоарктических редколесий. Наиболее крупным семейством во флоре Яходы-Яха является *Corticiciaceae*, тогда как во всех остальных флорах данное семейство занимает второе место после *Poriaceae*. Далее. Во флоре Приобской лесотундры сем. *Tricholomataceae* занимает четвертое место, а во флоре Яходы-Яха оно вместе с *Polyporaceae* Fr. em. Sing. (во флоре лесотундры в целом оно стоит на шестом месте) занимает пятую строчку. Четвертым же по числу видов здесь является сем. *Tremellaceae*, занимающее пятую строчку во флоре лесотундры. Если во флоре лесотундры сем. *Steccherinaceae* занимает пятое место, то во флоре гипоарктических редколесий оно стоит на четвертом (табл. 3). Значимость сем. *Tricholomataceae* во флоре гипоарктических редколесий снижается, здесь оно по числу видов стоит на шестом месте, тогда как во флоре лесотундры *Tricholomataceae* является четвертым по значимости семейством.

В среднем, видовая насыщенность семейств в Приобской лесотундре невелика и составляет 7,1 вида (табл. 4). Коэффициент видовой насыщенности семейства варьирует для злентарных флор от 4,6 (Яходы-Яха) до 6,2 (гипоарктические редколесья). Следует отметить и низкую родовую насыщенность семейств – от 3,5 до 4,4 (табл. 3). В среднем, коэффициент родовой насы-

Таблица 3
Систематический состав флоры кислотофильных базидиальных грибов
Приобской лесотундры

Семейство	Ладыгата-пихта-пихта			Ложные леса рек полуи			Гипогеоморфные-Приобская лесотундра в цим		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Poraceae	23	34	11	31	6	24	30	4	22
Corticaceae	16	23	16	31	4	12	16	5	23
Hymenochaetaceae	10	4	3	13	7	12	15	2	13
Tricholomataceae	7	5	4	7	9	5	10	2	3
Polyporaceae Fr. em. Sing.	5	7	4	5	9	5	2	5	3
Steccherinaceae	3	3	2	3	9	6	6	3	8
Stereaceae	4	5	6	7	9	4	6	5	4
Tremellaceae	3	0	5	2	4	1	7	6	5
Echinodontiaceae	5	1	5	8	7	2	0	7	4
Strophariaceae	4	1	4	4	1	1	0	7	3
Coniophoraceae	3	3	2	2	0	7	2	5	1
Cortinariaceae	0	7	1	1	1	1	1	3	1
Ganodermataceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Thelephoraceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dactylosporaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Примечание: 1— количество видов; 2— их процент от общего числа видов в лесор.

3— порядковый номер семейства во флоре

щенности семейства во флоре Приобской лесотундры равен 4,3. В силу всего этого, соотношение числа семейств, принимаемого за единицу, к числу родов и видов - пропорции флоры - в лесотундре составляет I:4,3:7,1 (табл. 4). Наиболее низкие пропорции флоры отмечаются в лесах Яходы-Яха - в самом северном и наиболее изолированном лесном массиве из всех исследуемых.

Таблица 4

Соотношение видов, родов и семейств во флоре ксилотрофных грибов Приобской лесотундры

Флора	Количество			Коэффициент			Пропорции Флоры
	видов	родов	семейств	видовой на- сыщенности рода	видовой на- сыщенности семейства	родовой на- сыщенности семейства	
Хадыта-Яха	67	48	II	I,4	6,1	" 4	I:4,4:6,I
Яходы-Яха	51	39	II	I,3	4,6	3,5	I:3,5:4,6
р. Полуй	79	50	I3	I,6	6,1	3,8	I:3,8:6,I
Гипоарктиче- ских редколесий	68	45	II	I,5	6,2	4,1	I:4,I:6,2
Приобской лесо- тундры в целом	106	64	I5	I,7	7,1	4,3	I:4,3:7,I

Материалы таблицы 4 свидетельствуют и о низкой видовой насыщенности рода во флоре лесотундры. Коэффициент видовой насыщенности рода слабо меняется - от 1,3 до 1,6, а в среднем для флоры Приобской лесотундры он равен 1,7. В таблице 5 более подробно показана видовая насыщенность родов ксилотрофных грибов в лесотундре. Как можно видеть из данных таблицы около 73% всех родов во флоре лесотундры представлены лишь одним видом. Процент одновидовых родов в исследуемых элементарных флорах колеблется от 71 до 80. Максимальное их количество (относительное) наблюдается во флоре Яходы-Яха. Здесь одно и двухвидовые роды составляют около 95% всех родов.

Наибольшим числом видов в лесотундре представлены рода *Phellinus* (9 видов), *Nyphodontia* (6), *Peniophora* (5). По четыре вида в составе таких родов как *Trametes*, *Fomitop-*
es. Тремя видами в лесотундре представлены роды *Tugomysces*, *Inonotus*, *Stereum*, *Trichaptum*, *Antrodia*.

Представляет определенный интерес сравнение систематичес-

кой структуры флоры ксилотрофных грибов лесотундры с таковой флоры высших растений арктических широт. По данным О.В. Ребристой [42] во флоре Большеземельской тундры 29% семейств высших растений представлены лишь одним видом каждый. Во флоре ксилотрофных грибов Приобской лесотундры 5 семейств из 15 представлены одним видом, что составляет около 33% всех семейств флоры. Близки для сравниваемых двух флор и показатели видовой и родовой насыщенности семейств. Как указывалось выше в лесотундре на одно семейство приходится 7,1 вида и 4,3 рода. Во флоре высших растений Большеземельской тундры одно семейство в среднем представлено 8,2 видами и 3,2 родами [42]. Да лее, по данным О.В. Ребристой в Большеземельской тундре 51% родов представлено одним видом. И в нашем случае, большая часть родов - 73% - одновидовые.

Сходство систематической структуры флоры ксилотрофных грибов Приобской лесотундры с систематической структурой флоры высших растений тундры указывает, со всей очевидностью, на сходство процессов формирования флор высших растений и грибов в арктических и субарктических широтах Евразии.

Таблица 5

Видовая насыщенность родов ксилотрофных грибов
в Приобской лесотундре

Флора	Число родов, представленных видами			
	одним	двумя	тремя	четырьмя
Хадыта-Яха	34/70,8 ^x	8/16,7	5/10,4	1/2,1
Яходы-Яха	31/79,5	6/15,3	0/0	2/5,1
р. Полуй	37/74,0	5/10,0	5/10,0	2/4,0
Гипоарктических редколесий	33/73,3	3/6,7	7/15,6	2/4,4
Приобской лесотундры в целом	47/73,4	6/9,4	5/7,8	3/4,6

Примечание: ^x - числитель - число родов, а знаменатель - их процент от общего числа родов во флоре;

^{xx} - один род - *Phellinus* - представлен 9 видами, но в таблице по соображениям её компактности это не отражено;

^{xxx} - род *Phellinus* представлен 9, *Peniophora* 5, а *Hypodontia* 6 видами, но по соображениям компактности таблицы это в ней не отражено.

Как указывал А.И. Толмачев [45, стр. 129-130] "сопоставле-

ние количественных показателей, отражающих систематическую структуру флор, вскрывает соотношения, могущие, по-видимому, быть удовлетворительно истолкованными только во флорогенетическом плане ". По его мнению, два положения представляются наиболее беспорными. Во-первых, в экстремальных условиях семейственный состав флоры проще, а на долю небольшого количества ведущих семейств приходится повышенная часть флоры: в некоторых случаях до $3/4$. Во-вторых, чем моложе флора или чем значительнее преобразования, пережитые ею в более или менее недавнем прошлом, тем более выражено преобладание в ее составе видов ограниченного числа семейств.

Основываясь на данных положениях можно, по-видимому, охарактеризовать флору ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры как относительно молодое или пережившее в недавнем прошлом значительные преобразования образование, сформировавшееся в экстремальных для лесной растительности и всей лесной биоты в целом условиях.

Сопоставления численности родов и видов могут также способствовать вскрытию соотношений важных во флорогенетическом плане [45]. В частности, это позволяет сделать определение суждения об относительной роли в формировании флоры процессов миграции и автохтонного видообразования. В.Г..Турков [46, стр. 7] пишет, что " преобладание одно- и маловидовых родов, и белых по родовому составу семейств, свидетельствует об относительной молодости и миграционном в основном характере флоры ". Как было показано выше, флора ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры как раз и характеризуется преобладанием в ее составе одно- и маловидовых родов и низкой родовой насыщенностью семейств. Поэтому, флору исследуемого нами района можно, исходя только из этого, охарактеризовать как молодое и миграционное в основном образование. Это полностью соответствует чуть ранее сделанному нами предположению о характере флоры ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры.

" Рассмотрение количественных соотношений, характеризующих систематическую структуру флор, создает некоторые предпосылки для суждения об их сущности, включая вопросы обусловленности их природы связями растений с условиями существования и различным ходом истории развития флор. Но для более глубоких суждений об этом необходимо больше знать о качественной специфике видов растений, слагающих флору ...Первой предпосылкой ориен-

тировки в соответствующих фактах и закономерностях является проведение ботанико-географического анализа флоры" [45, стр. 133].

Географический анализ флоры ксилотрофных грибов

Географический анализ предполагает расчленение флоры в зависимости от современного распространения (ареала) состав - ляющих ее видов на географические элементы. Однако, слабая изученность многих районов Земли в микологическом отношении, отсутствие сводок по микогеографии сильно затрудняют проведение подобного анализа флоры грибов.

Географический анализ флоры ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры нами проведен лишь на видах семейств *Polyporaceae*, *Poriaceae*, *Corticariaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Steccherinaceae*, *Steaceae*, *Coniophoraceae* и некоторых видах семейства *Tricholomataceae*. Всего были проанализированы ареалы 91 вида или у 86% всех ксилотрофных грибов исследуемого района. По этим группам грибов есть работы [3, 8, 56, 55, 60, 63, 64], в которых довольно полно отражено общее распространение грибов. При анализе ареалов грибов мы использовали также и материалы нашей картотеки, где содержатся сведения о распространении дереворазрушающих грибов, полученные на основании просмотра более чем 200 работ отечественных и зарубежных исследователей.

Учитывая невозможность получения точного представления о распространении грибов, мы решили акцентировать внимание лишь на самых общих чертах их ареалов. - распространены ли они по всей Голарктике; встречаются только здесь или встречаются и в других районах Земли; как широко они распространены в Голарктике. В зависимости от характера распространения видов нами были выделены следующие их группы:

- панголарктические виды - встречаются повсеместно в Голарктическом флористическом царстве;
- иррадиирующие виды - встречаются повсеместно в Голарктике и в той или иной степени и за ее пределами (к этой группе относяны космополитические, биполярные и т.д. виды);
- евроазиатские - встречаются только в пределах Евразии;
- европейские виды - описаны пока только в Европе;
- евро-американские виды - распространены в Европе и Северной Америке.

Материалы по численности и относительному участию видов разных геоэлементов во флоре ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры представлены в таблице 6. Как можно видеть, наиболее крупным геоэлементом флоры лесотундры является иррадиирующий - 70% всех видов. Вторую по значимости группу видов образуют панголарктические. Свыше 90% всех видов флоры лесотундры относится к этим двум геоэлементам. И лишь одним-двумя видами в лесотундре представлены такие геоэлементы как евроазиатский, европейский и евроамериканский (табл. 6).

В целом во флоре ксилотрофных грибов Приобской лесотундры соотношение иррадиирующих видов и панголарктических составляет I:2,8. Близкое соотношение между двумя этими геоэлементами наблюдается во флорах лесов Хадыта-Яха, Полуй и гипоарктических редколесий - от I:2,2 до I:2,9. Во флоре же лесов Яходы-Яха соотношение между двумя геоэлементами составляет I:4,4. Это еще одна характерная черта флоры ксилотрофных грибов самого северного и наиболее изолированного лесного массива.

Таблица 6

Численность и относительное участие видов разных геоэлементов во флоре ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры

Флора	Долготный геоэлемент				
	I	2	3	4	5
Яходы-Яха	35/79,5 ^x	8 / 18,2	I / 2,3		
Хадыта-Яха	43/71,7	15/25,0	I / 1,7	I / 1,7	-
р. Полуй	44/66,7	20/30,3	I / 1,5	-	I / 1,5
Гипоарктических редколесий	43/69,4	I7/27,4	I / 1,6	I / 1,6	-
Приобской лесотундры в целом	64/70,3	23/25,3	I / 1,1	2 / 2,2	I / 1,1

Примечание: ^x - в числителе число видов, а в знаменателе % видов данного геоэлемента; I - иррадиирующий геоэлемент, 2-панголарктический, 3- евроазиатский, 4- европейский и 5- евроамериканский геоэлементы.

Географический анализ флоры ксилотрофных грибов Приобской лесотундры показывает, что в формировании флоры данного района исключительное значение имеют широко распространенные виды

дн, а специфические для лесотунды виды дереворазрушающих грибов отсутствуют. Это находится в полном соответствии с результатами работ Б.Г. Василькова [6] и Э.Х. Пармasto [34], указавшими, что флора лесотунды состоит из широкораспространенных видов ксилотрофных грибов при полном отсутствии специфических для нее.

На наш взгляд, это однозначно говорит, что освоение ксилотрофными грибами высоких широт не сопровождалось видообразованием, а шло по пути приспособления немногих экологически пластичных видов к условиям Субарктики [27]. Другими словами, флора ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотунды имеет сугубо миграционное происхождение. Таким образом, анализ систематической структуры флоры и ее географический анализ приводят нас к аналогичным выводам.

Во флоре пойменных лесов Ямала, на наш взгляд, можно выделить и широтные геоэлементы. В частности, группу бореальных видов, которые в настоящее время, видимо, следует рассматривать как реликтовые для этого района. К ним мы относим такие виды как *Bjerkandera dusta*, *Heterobasidion annosum*, *Phellinus punctatus*, *Ph. nigrolimitatus*, *Panellus serotinus*, *Ichnoderma benzoinum*. Северная граница распространения этих видов ограничена пределами бореально-лесной зоны и лесными массивами, аналогичными пойменным лесам р. Полуй.

Повидимому, присутствие во флоре Ямала вышеуказанных видов свидетельствует о существовании в прошлом на юге Ямала лесов северотаежного типа. Действительно, согласно палеогеографическим данным [21] в термический оптимум голоценя леса в Западной Сибири продвигались на север на 200–400 км дальше чем в настоящее время и на Южном Ямале в то время была северная тайга. Из этого следует, что наше предположение о реликтовости названной группы видов не лишено оснований. Таежные виды могли сохраняться в составе флоры Ямала при отступлении тайги на юг в результате начавшегося похолодания.

Сопоставление видового состава ксилотрофных грибов лесов Ямала и гипоарктических редколесий позволяет, по нашему мнению, сделать еще некоторые предположения. В частности, представляется весьма любопытным следующий факт: почему такие виды как *Fomitopsis officinalis*, *Rusnoporus cinnabarinus*, *Ostroporus odoratus*, освоившие гипоарктические редколесья водоразде-

лов, т.е. биотопы с наиболее критическими для лесных ценозов условиями, отсутствуют в лесах Ямала. Последние характеризуются более благоприятными гидротермическими условиями. Повидимому, можно предположить, что данная группа видов появилась в Приобской лесотундре уже после изоляции лесных массивов пойм рек Южного Ямала, т.е. это сравнительно недавние мигранты в субарктические широты Западно-Сибирской равнины.

Разумеется это только предположение, но оно находит подтверждение в некоторых других фактах. *O. odoratus* в Приобской лесотундре единично нами отмечен в естественных лесных сообществах. Массовое же развитие этого гриба наблюдается на древесине различных строений и, в особенности, шпал. Не указывает ли это на адвентивный характер данного вида в Северном Приобье. *O. odoratus* мог быть занесен сюда в сороковых пятидесятых годах, когда велось строительство ныне законсервированной железной дороги.

Заканчивая анализ флоры ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры, мы бы хотели подчеркнуть некоторые, на наш взгляд, ее основные особенности. Флора ксилотрофных грибов лесотундры представляет собой относительно молодое образование, в формировании которого исключительно большое значение имеют аллохтонные широкораспространенные в Голарктике и за ее пределами виды. Для лесотундры характерно полное отсутствие специфичных для этого района видов ксилотрофных грибов. Ведущими семействами во флоре лесотундры являются *Poraceae*, *Corticaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Tricholomataceae*, *Tremellaceae* и *Steccherinaceae*, на долю которых приходится свыше 80% видов ксилотрофных грибов. Богатство флоры ксилотрофных грибов в лесотундре возрастает от наиболее северных и изолированных лесных массивов к югу. Увеличивается число специфических для флоры видов, возрастает видовая и родовая насыщенность семейств и родов. Несколько усиливается значимость в сложении флоры южной части лесотундры панголарктических видов и снижается роль иррадиирующих. Меняется относительная значимость во флоре некоторых семейств. Все это ведет к тому, что флора ксилотрофных грибов северной и южной полосы лесотундровой зоны заметно различается.

Сообщества ксилотрофных грибов Приобской лесотундры

К.А. Каламеес [13] определяет сообщество грибов или микоценоз как форму совместного существования ценопопуляций грибов одинаковых по типу питания. Ксилотрофные грибы, для которых древесина является единственным источником энергии и пластиических веществ для их жизнедеятельности, также образуют особые сообщества. Анализ этих сообществ может быть тождественным приемам анализа, выработанным фитоценологами и экслогами - спектр жизненных форм, горизонтальная структура и видовое разнообразие сообществ и т.д.

Спектр жизненных форм ксилотрофных грибов

Как и в случае с высшими растениями под жизненными формами грибов понимается габитуальное выражение реакции грибов на условия внешней среды [62]. Жизненные формы базидиальных грибов выделяются исходя из строения генеративных частей таллома, а не вегетативных и они более тесно, чем у высших растений, отражают филогенез грибов [33, 36]. В тоже время Э.Х. Пармasto [33] подчеркивает высокую лабильность жизненных форм грибов в зависимости от конкретных экологических условий.

М.А. Бондарцевой [4, 5] разработана оригинальная система жизненных форм афиллофоровых грибов, основанная на следующих принципах: I) приспособления грибов к субстрату; приспособления грибов к спорообразованию и распространению спор. Именно эта система и была принята нами за основу при анализе жизненных форм ксилотрофных грибов в сообществах Приобской лесотундры. Однако, мы ее несколько упростили - не учитывали форму гименофора. В результате этой операции число выделяемых жизненных форм уменьшилось до 8. Полученные материалы пред-
ставлены в таблице 7.

Как можно видеть, в сообществах ксилотрофных грибов Приобской лесотундры во всех случаях преобладают виды с однолетними, однолетними зимующими плодовыми телами. - 63-74%. Видов с многолетними плодовыми телами в два раза меньше.

Среди однолетников преобладают виды с резупинантными и латерально прикрепленными плодовыми телами, хотя соотношение

между этими двумя группами и различается в зависимости от района (табл. 7). В лесах Яходы-Яха среди однолетников явно преобладают резупинантные виды. Преобладание резупинантных видов над латерально-прикрепленными отмечается и в гипоарктических редколесьях: 55% против 45% (табл. 7). В сообществах Хадыта Яха эти жизненные формы представлены равным количеством, а в лесах поймы р. Полуй виды с латерально-прикрепленными плодовыми телами преобладают над резупинантными - 57 и 43% соответственно.

В отличии от однолетников, у многолетников во всех случаях преобладают и значительно виды с латерально-прикрепленными плодовыми телами (табл. 7). Резупинантные многолетники составляют от 13 до 23%, а наибольшее их количество отмечено в пойме р. Полуй. Виды с прямостоячими плодовыми телами как сре-

Таблица 7

Спектр жизненных форм ксилотрофных базидиальных грибов в Приобской лесотундре

Жизненные формы	Пойменные леса			Гипоарктические редколесья
	Хадыта-Яха	Яходы-Яха	р. Полуй	
Однолетние, однолетние зимующие	40 / 74 ^x	26 / 68	37 / 63	40 / 73
Резупинантные	20 / 50	19 / 73	16 / 43	22 / 55
Латерально прикрепленные	20 / 50	7 / 27	21 / 57	18 / 45
Прямостоячие	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0
Многолетние	14 / 26	12 / 32	22 / 37	15 / 27
Резупинантные	2 / 14	2 / 17	5 / 23	2 / 13
Латерально прикрепленные	12 / 86	10 / 83	17 / 77	13 / 87
Прямостоячие	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0

Примечание: ^x - в числителе число (шт.) видов данной жизненной формы, а в знаменателе то же, но в %.
ди однолетников, так и среди многолетников полностью отсутствуют.

Таким образом, физиономическое своеобразие сообществ ксилотрофных грибов в Приобской лесотундре определяется, во-первых преобладанием в их составе видов с однолетними плодовыми телами, во-вторых, тем, что многолетники представлены в большинстве своем видами с латерально прикрепленными карпофорами.

Горизонтальная структура сообществ ксилотрофных грибов

Под горизонтальной структурой сообщества понимаются особенности горизонтального распределения организмов их образующих [47]. Возможны три типа распределения – случайное, групповое или контагиозное и равномерное [7, 47]. Как указывает Р. Уиттекер [47], случайное и равномерное распределение редко наблюдаются в природных сообществах. Наиболее обычным является контагиозное распределение.

Как свидетельствуют материалы таблицы 8 для подавляющего большинства ксилотрофных грибов в Приобской лесотундре характерен именно этот тип распределения. Лишь для *Riptoporus betulinus* в лесах Хадыта-Яха зарегистрирован случайный тип распределения (табл. 8). Это редкий в данных условиях вид. Вообще, на Ямале наблюдается определенная корреляция между степенью контагиозности в распределении и численностью вида. Для видов с наиболее высокой численностью – *Peniophora auranitica* и *Plicatura nivea* – характерна и крайне сильная контагиозность. Для них отношение дисперсии к среднему составляет 3,7 – 8,8. Для видов со средним уровнем численности – *Cerrena unicolor*, *Phellinus chrysoloma*, *St. sanguinolentum* Т.д. – можно говорить об относительно умеренной контагиозности: σ^2/x равно 6,4 – 12,8 (табл. 8).

Прямые расчеты коэффициента корреляции между величиной показателя контагиозности и численностью вида показали, что в сообществах Хадыта-Яха r составляет + 0,89 ($t = 7,8$; $n = 17$), а Яходы-Яха + 0,93 ($t = 8,8$; $n = 13$). Следовательно, в данных условиях существует сильная положительная корреляция между степенью агрегированности особей вида и его численностью. На наш взгляд, этому существует простое объяснение. Виды с очень низкой и численностью не могут сформировать хорошо выраженные скопления, группы. Поэтому их распределение в сообществе приближается к случайному или является таковым. Иная картина складывается для видов с относительно высокой численностью. Высокая контагиозность у них, очевидно, есть следствие избирательности микроместообитаний, а их численность позволяет сформировать хорошо выраженные группы особей в наиболее благоприятных для них условиях.

В лесах поймы р. Полуй также отмечается положительная

корреляция между численностью вида и величиной отношения дисперсии к среднему: $r = +0,53$ ($t = 2,50$; $n = 18$). Особенность сообществ ксилотрофных грибов гипоарктических редколесий является то, что здесь не найдено статистически достоверной корреляции численности грибов с величиной σ_x^2 : $r = +0,44$ ($t = 1,62$; $n = 16$).

Групповой характер распределения, отмечаемых практически для всех видов ксилотрофных грибов и во всех типах биотопов Приобской лесотундры, свидетельствует, как мы считаем об избирательности грибами местообитаний. Причина тому высокая неоднородность древостоев в зависимости от рельефа, удаленности от реки, чередование лесных и безлесных участков и т.д.. Нельзя не принимать во внимание и прямое действие на грибы физических факторов среды, также опосредуемое особенностями рельефа. Анализируя корреляционную связь между численностью видов (по материалам маршрутных учетов, каждый из которых в чем-то неповторим по природным условиям места его проведения) можно выделить некоторые группы видов сходным образом реагирующие на неоднородности среды их обитания. Такой анализ дает возможность, поэтому, во-первых, обнаружить черты сходства в экологии отдельных видов, во-вторых, позволяет в какой-то мере выявить факторы, определяющие особенности распределения грибов, т.е. горизонтальную структуру их сообществ.

Структура коррелятивных связей численности ксилотрофных грибов в исследуемых биотопах Приобской лесотундры отражена на рисунке I. Как можно видеть, во всех случаях уместно говорить о достаточно высокой сложности коррелятивных связей ксилотрофных видов. Это выражается в существовании многих и различных по объему группы видов, численность которых положительно коррелирует друг с другом. Кроме того, число групп, их объем, состав, а также число коррелятивных связей у одних и тех же видов меняется в зависимости от типа биотопа. Так, например, в пойменных лесах Хадыта-Яха *Monotus radiatus* не обнаруживает коррелятивных связей ни с одним из видов. Но, в лесах поймы р. Полуй и гипоарктических редколесьях его численность положительно коррелирует с численностью нескольких видов и притом различных в редколесьях и пойменных лесах.

При рассмотрении структуры коррелятивных связей численности ксилотрофных грибов обращает на себя внимание тот факт, что

Таблица 8

Горизонтальное распределение ксилотрофных грибов в экосистемах Приобской лесотундры²
(отношение дисперсии к среднему - σ^2/\bar{x})

Вид	Пойменные леса				Гипоарктические редколесья
	Хадыта-Нха	Яхолы-Нха	Полуй	р.	
<i>Inonotus radiatus</i>	7,6	26,0	49,0	5,4	
<i>I. obliquus</i>	13,7	13,1	8,7	3,5	
<i>Phellinus igniarius coll</i>	15,4	13,7	28,6	35,8	
<i>Ph. chrysoloma</i>	12,0	10,4	5,3	4,0	
<i>Cerrena unicolor</i>	3,2	4,5	2,8	5,8	
<i>Peniophora aurantiaca</i>	126,0	242,3	44,8	14,7	
<i>Plicatura nivea</i>	163,2	518,5	20,5	-	
<i>Tectella patellaris</i>	36,0	110,2	1,8	-	
<i>Stereum sanguinolentum</i>	4,8	11,3	2,6	10,0	
<i>S. hirsutum</i>	-	-	-	10,6	
<i>Tremella mesenterica</i>	19,2	11,2	12,0	II,8	
<i>Trichaptum laricinus</i>	56,5	8,0	32,0	18,6	
<i>T. abietinus</i>	-	-	14,3	II,3	
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	II,2	-	7,9	84,2	
<i>Caloporus dichrous</i>	2,6	2,3	2,3	2,5	
<i>Piptoporus betulinus</i>	I,4	-	7,6	10,1	
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	20,7	-	II,5	3,0	
<i>Pleurotus ostreatus</i>	5,7	2,1	2,4	2,7	
<i>Pholiota aurivella</i>	5,7	-	-	-	
<i>Fomes fomentarius</i>	-	-	143,6	15,2	
<i>Fomitopsis pinicola</i>	-	-	124,9	20,9	
<i>F. rosea</i>	-	-	3,8	-	
<i>Exidia glandulosa</i>	-	2,3	2,6	3,2	

в лесах Ямала корреляционные плеяды объединяют виды, приуроченные к одному субстрату. Скажем в лесах Хадыта-Нха *Daedaleopsis confragosa*, *Pholiota aurivella*, численность которых обнаруживает положительную корреляцию, развиваются преимущественно на древесине древовидных ив. Виды следующей группы: *Sa-*

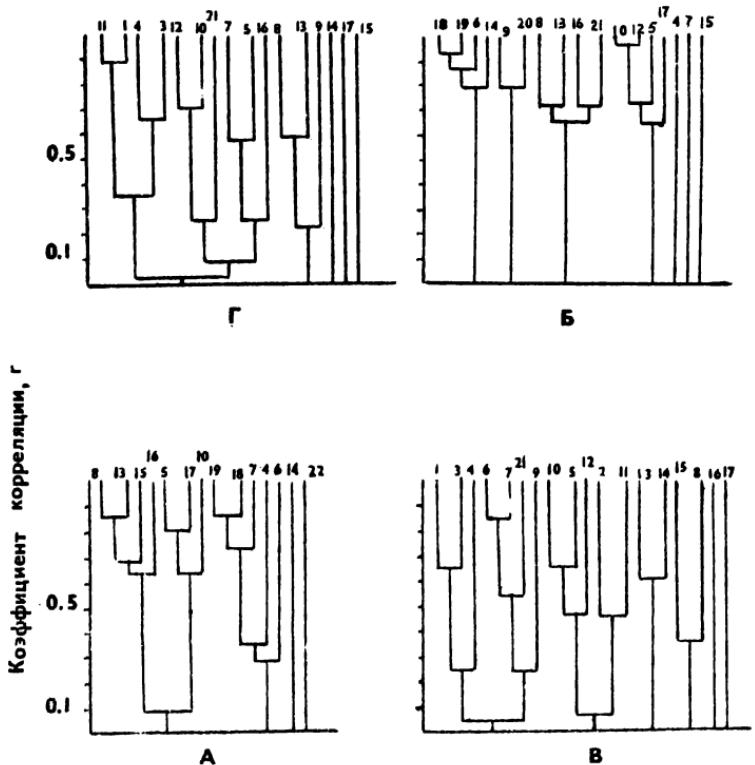


Рис. I. Корреляция численности ксилотрофных грибов в лесах Яхды-Яха (А), Хадыта-Яха (Б), р. Полдуй (В), в гипоарктических редколесьях (Г).

1. *F. pinicola*, 2. *F. rossae*, 3. *F. fomentarius*, 4. *Ph. igniarius*, 5. *Ph. chrysoloma*, 6. *P. surantiaca*, 7. *I. radiatus*, 8. *I. obliquus*, 9. *D. confragosa*, 10. *T. laricinus*, 11. *T. abietinus*, 12. *G. sepiarium*, 13. *C. dichrous*, 14. *T. mesenterica*, 15. *C. unicolor*, 16. *P. ostreatus*, 17. *S. sanguinolentum*, 18. *T. patellaris*, 19. *P. nivea*, 20. *Ph. aurivella*, 21. *P. betulinus*, 22. *E. glandulosa*.

Loporus dichrous-*Inonotus obliquus*, *Pleurotus ostreatus*-*Piptoporus betulinus* - встречаются почти исключительно на березе. *Phellinus chrysoloma*, *Trichaptum laricinus*, *G. sepiarium*, *Stereum sanguinolentum*, также образующие особую группу, - деструкторы древесины только хвойных пород. Еще одна группа (*Tectella patellaris*, *Peniophora aurantiaca*, *Plicatura nivea*, *Tremella mesenterica*) исключительно или в основном развиваются на древесине ольхи кустарной. Аналогичная ситуация наблюдается и при рассмотрении структуры коррелятивных связей численности видов ксилотрофных грибов в сообществах пойменных лесов Яхы-Лха. (рис. I A)

Все выше изложенное, дает основание, на наш взгляд, для утверждения, что в лесах Ямала основным фактором, определяющим особенности горизонтального распределения грибов, выступает субстрат. Другими словами, горизонтальная структура сообществ дереворазрушающих грибов здесь определяется, прежде всего, горизонтальной неоднородностью древостоя.

Этот вывод вполне приложим, по нашему мнению, и к сообществам лесов поймы р. Полуй. Действительно, при внимательном рассмотрении коррелятивных связей (рис. I B) можно видеть, что положительная корреляция численности отмечается, в целом, у видов, тяготеющих к одному и тому же субстрату. Например, деструкторы древесины хвойных образуют две хорошо выраженные группы и за исключением *Fomitopis pinicola* не обнаруживают корреляции с деструкторами древесины лиственных. Корреляционную плеяду образуют и такие деструкторы древесины березы как *Gerrena unicolor*-*Inonotus obliquus*. Деструкторы древесины ольхи (I. *radiatus*-P. *aurantiaca*-D. *confragosa*) также образуют хорошо выраженную группу. Однако с численностью одного из них -I. *radiatus* - положительной корреляцией связана численность P. *betulinus*, вида развивающегося исключительно на древесине берез.

В гипоарктических редколесьях (рис. I Г) некоторые виды, численность которых обнаруживает положительную корреляцию, обладают и сходным распределением по субстратам. Это, например, группа D. *confragosa*-C. *dichrous*, I. *obliquus* или, скажем, Ph. *igniarius*-F. *fomentarius* и некоторые другие. В то же время, обращает на себя внимание наличие положительной корреляции между численностью грибов, развивающихся на совершенно раз-

личных субстратах. Примером могут служить следующие группы : *G.sepiarium*-*P.betulinus*-*T.laricinus* или *I.radiatus* - *Ph.chrysoloma*-*P.ostreatus*. Последняя группа фактов указывает, на наш взгляд, что в гипоарктических редколесьях водоразделов и надпойменных террас горизонтальное распределение дерноворазрушающих грибов определяется не только субстратным фактором, но еще чем-то. При этом на распределение ряда видов этот неизвестный фактор оказывает даже большее влияние, чем субстратный. Учитывая, что в субарктических широтах фактором в минимуме является температура, можно предположить - горизонтальное распределение ксилотрофных грибов в гипоарктических редколесьях контролируется как субстратным, так и температурным (прямое воздействие температуры среды на грибы) факторами.

Концентрация доминирования и видовое раснообразие в сообществах ксилотрофных грибов

Если членести на график относительную значимость видов (%) от наиболее значимого (имеющего самую высокую численность) к наименее значимому, то получается кривые значимости , представленные на рисунке 2. Как можно видеть, во всех исследуемых сообществах отмечается несколько видов с высокой численностью и относительно большое число редких видов.

Степень доминирования в сообществе одного, нескольких или многих видов выражается соответствующим показателем доминирования, который отражает значение каждого вида для сообщества в целом [30] . В таблице 9 представлены данные о концентрации доминирования в исследуемых сообществах ксилотрофных грибов. Наиболее высокая концентрация доминирования отмечается в сообществах Яходы-Яха - 0,35. В сообществах лесных массивов поймы Хадыта-Яха концентрация доминирования снижается (0,23), а минимальные значения показателя доминирования (0,15-0,18) зарегистрированы в гипоарктических редколесьях и лесах поймы р. Полуй (табл. 9).

Эти материалы свидетельствуют, что в сообществах ксилотрофных грибов концентрация доминирования в целом невелика и проявляет тенденцию к снижению при переходе от северной полосы лесотундры к ее южной части.

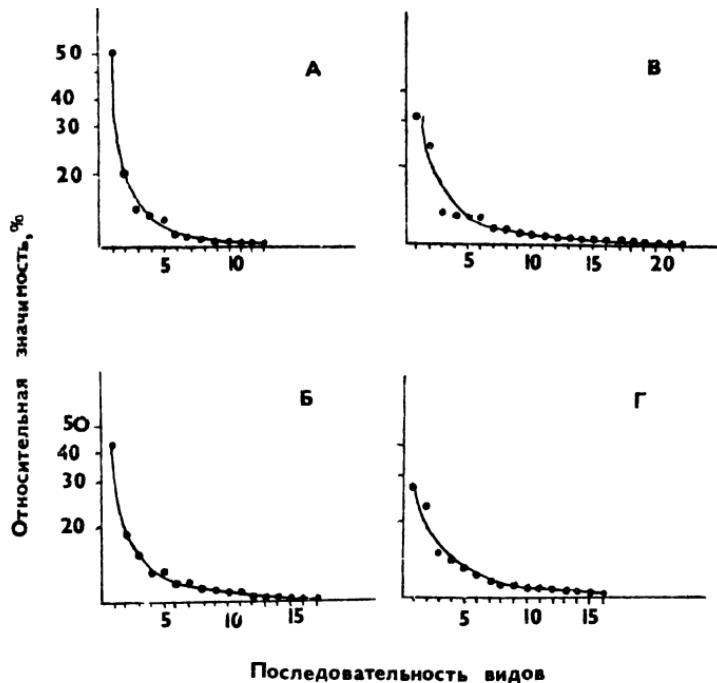


Рис. 2. Кривые значимости видов ксилотрофных грибов в экосистемах Приобской лесотундры:

- А. Яходы-Яха;
- Б. Хадыта-Яха;
- В. р. Полуй;
- Г. Гипоарктические редколесья.

С изменениями величины показателя доминирования закономерным образом увязываются изменения показателей видового разнообразия (табл. 9). Последнее определяют главным образом многочисленные редкие виды [30].

Из приводимой таблицы видно, что наиболее высокие значения показателей видового разнообразия наблюдаются в сообществах гипоарктических редколесий и лесов р. Полуй. Видовое разнообразие снижается в лесах Ямала и наиболее низкие значения показателей видового разнообразия отмечены нами в сообществах Яходы-Яха. Таким образом, можно говорить, что видовое разнообразие сообществ ксилотрофных грибов возрастает в южной части лесотундры в сравнении с таковым в ее северной полосе.

Таблица 9

Видовое разнообразие и концентрация доминирования в сообществах ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры.

Показатели видового разнообразия и концентрации доминирования	Сообщества			
	Хадыта- -Яха	Яходы- -Яха	р.Полуй	Гипоарктических редколесий
разнообразие	4,35	2,86	5,55	6,67
общее разнообразие	1,95	1,45	2,39	2,23
выравненность	0,47	0,38	0,58	0,56
концентрация доминирования	0,23	0,35	0,18	0,15

В пределах каждой из трофических групп грибов, консортивно связанных с той или иной древесной породой, концентрация доминирования, как правило, выше чем для сообщества в целом (табл. 10). Лишь в одном случае (консорты березы в лесах Яходы-Яха) наблюдается исключение из этого правила. Учитывая, что видовое разнообразие обратно пропорционально концентрации доминирования [30, 47], можно говорить о снижении видового разнообразия в трофических группах в сравнении с сообществами в целом.

Каких-либо закономерных изменений концентрации доминирования в пределах одноклассовых трофических групп при переходе от северной полосы лесотундры к ее южным частям не наблюдается. Например, для консорций березы показатель доминирования в лесотундре колеблется от 0,24 до 0,31 (табл. 10). В лесах Хадыта-Яха концентрация доминирования для консортов ели равна

0,33, а в гипоарктических редколесьях 0,36. Однаковая концентрация доминирования для консортов ольхи отмечена нами в лесах Хадыта-Яха и Яходы-Яха (табл. IO). Значительные колебания показателя доминирования нами наблюдались лишь для консортов ивы (табл. IO), а наиболее высокие его значения (0,85-0,92) получены для лесов Яходы-Яха и р. Полуй.

Таблица IO

Концентрация доминирования в трофических группах грибов, консортивно связанных с различными древесными растениями.

Консорты	Пойменные леса			Гипоарктические редколесья
	Хадыта-Яха	Яходы-Яха	р.Полуй	
березы	0,30	0,24	0,31	0,27
ольхи	0,43	0,42	0,25	-
ивы	0,40	0,92	0,85	-
ели	0,33	-	0,25	0,36
лиственницы	0,34	0,48	0,41	0,42

Разложение древесины и биогеоценотическая роль ксилотрофных базидиальных грибов в экосистемах Приобской лесотундры

Как неоднократно уже отмечалось [23, 26, 44, 49], в разложении древесины ксилотрофным базидиальным грибам принадлежит ведущая роль. Это определяется их уникальной способностью активно разлагать и эффективно минерализовать древесину. Все это делает ксилотрофных базидиомицетов одним из важнейших элементов лесных биогеоценозов, так как биологический круговорот посредственных в значительной степени основан на синтезе и разложении древесины. [23].

Но, если в умеренных широтах деятельность грибов как деструкторов древесины дополняется деятельностью беспозвоночных и некоторых групп бактерий, то в экосистемах лесотундры они практически единственные организмы, обеспечивающие разложение древесины. Так, по данным В.Н. Ольшванга [32] в Приобской лесотундре обнаружено всего 10 видов жуков ксилофагов; ксилофильная долгоножка *Tanyptera atrata* L., личинки которой питаются гнилой древесиной, и рогохвост *Sirex gigas* L.

Среди жуков относительно многочисленны (встречаются ежегодно) усачи *Acmesopus smaragdula* L., *A.pratensis* Laich., *Indolia sexmaculata* L. , слоник *Hylobius albovittatus* Boh.

. Остальные виды представлены единичными находками. Средняя плотность *A. smaragdula* и *A. pratensis* в подходящих для этих видов биотопах не превышает 0,01 экз/м² [31].

Под корой и в гнилой древесине отмечены еще отдельные насекомые, не имеющие отношения к ксилофагам - жужелицы *Pterostichus brevicornis* Grb. и личинки жуков щелкунов *Selatosomus* sp. . Связь их с деревьями, скорее всего, просто почиская [27].

Такая крайняя обедненность населения ксилофагов в качественном и, что особенно важно, в количественном отношениях свидетельствует, что беспозвоночные ксилофаги не имеют существенного значения в процессах разложения древесины в экосистемах Приобской лесотундры [27].

К числу деструкторов древесины можно отнести и целлюлозных бактерий, которые как показано [10,29], способны к энергичному разложению нелигнифицированной клетчатки. Однако, в почвах Приобской лесотундры целлюлозоразрушающие бактерии отсутствуют, а разложение целлюлозы здесь идет исключительно за счет микроскопических грибов и, в отдельных случаях, актиномицетов [16].

Все это, ставит ксилотрофные базидиальные грибы в особое, уникальное биогеоценотическое положение в экосистемах полярной границы распространения лесной растительности. Поэтому, для понимания биологического круговорота биогеоценозов лесотундры необходимо изучение биогеоценотической роли отдельных видов и групп ксилотрофных грибов; изучение процессов разложения древесины.

Трофическая специализация и консортивные связи ксилотрофных грибов в лесотундре

Согласно Т.А. Работнову [40] под консорцией понимается сочетание популяции любого самостоятельного существующего в пределах определенного фитоценоза автотрофного растения и совокупности организмов, связанных с ним трофически и и использующих его как субстрат для прикрепления, или как источник

воды и элементов минерального питания. В состав консорции обычно включают организмы, связанные с детерминантом при его жизни. Б.М. Мамаев [20] предлагает расширить понятие консорции и включить в нее организмы, использующие биомассу растений после их гибели. С расширением понятия консорции в состав консортов древесных растений будут включены и дереворазрушающие грибы, в массе своей, связанные с детерминантом консорции после его гибели. Анализ консортизных связей ксилотрофных грибов дает возможность выяснить, в известном приближении, их трофическую специализацию и тем самым их биогеоценотическую роль, очертить трофические группы, обеспечивающие разложение древесины разных пород.

В таблице II дается подробная информация о связи ксилотрофных грибов с древесными породами в лесотундре, а в таблицах I2, I3, I4, I5 в общем виде представлены материалы о таксономической структуре консортов разных древесных пород. Как можно видеть, таксономическая структура группировок грибов, консортивно связанных с различными древесными породами, обнаруживает большое своеобразие. В составе консортов лиственницы, ели и березы в условиях лесотундры наибольшим числом видов представлено семейство *Poriaceae*. В лесах Ямала пориевые грибы составляют 23–30% (Яходы-Яха) и 31–53% (Хадты-Яха) всех консортов данных пород. В условиях гипоарктических редколесий в составе консортов вышеназванных пород пориевые грибы составляют 39–55%, а в лесах р. Полуй от 36 до 60%. Единственным исключением из этого правила являются консорты березы в пойме Яходы-Яха. Здесь при общем-то высокой представленности пориевых грибов – 23% – наиболее крупной группой консортов березы являются грибы семейства *Corticiciaceae* (табл. I2).

На Ямале среди консортов ив преобладают агариковые грибы – до 44% (табл. I2, I3). В гипоарктических редколесьях, как свидетельствуют данные таблицы I5 , в составе консортов ив преобладают грибы семейства *Hymenochaetaceae* , а в лесах поймы р. Полуй самой крупной группой консортов ив являются пориевые грибы (табл. I4).

Особенностью консорций ольхи является относительно высокая представленность в их составе кортициевых грибов – 35–37%. И лишь в лесах р. Полуй в составе консортов ольхи преобладают

Таблица II
Понсорттивные связи ксилотрофных базидиальных грибов в экосистемах Приобской лесстуны

В и д	Пойменные леса										Гипоарктичес- кие редколесья водоразделов и недопойменных террас									
	Ягоды-Лха	Хадыта-Нха	Р. Полуй	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека	река Ингире- зека							
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Poriaceae																				
Bjerkandera adusta																				
Caloporus dichrous																				
C. taxicola																				
Cerrena unicolor																				
Daedaleopsis confragosa																				
Fibuloporia mollusca																				
Fomes fomentarius																				
Fomitopsis officinalis																				
F. pinic lg																				
F. rosea																				
F. scutellata																				
Gloeophyllum sepiarium																				
Heterobasidion annosum																				
Hapalopilus midulans																				

Продолжение табл. II

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Ischnoderma benzoinum</i>																					
<i>Osmoporus odoratus</i>																					
<i>Piptoporus betulinus</i>																					
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>																					
<i>Trametes hirsuta</i>																					
<i>T. versicolor</i>																					
-																					
<i>T. zonatella</i>																					
-																					
<i>T. pubescens</i>																					
<i>Trichaptum abietinum</i>																					
<i>T. laricinus</i>																					
<i>T. fusco-violaceus</i>																					
<i>Tyromyces caesius</i>																					
<i>T. lacteus</i>																					
<i>T. mollis</i>																					
Corticiaceae																					
<i>Athelia bombacina</i>																					
<i>Basidioradulum radula</i>																					
<i>Chondrostereum purpureum</i>																					
<i>Cylindrobasidium evolvens</i>																					
<i>Cytidia salicina</i>																					
<i>Gloeocystidium leucostachyum</i>																					

Продолжение табл. II

Продолжение табл. II

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Tubulicrinis calotrix</i>																					
<i>T.</i> glebulosus	+																				
Hymenochaetaceae																					
<i>Inonotus obliquus</i>	+																				
<i>I. radiatus</i>	+	+	+																		
<i>I. rheodes</i> <i>x</i>																					
<i>Phellinus chrysoloma</i>																					
<i>Ph. igniarius</i>	+	+	+																		
<i>Ph. laevigatus</i>																					
<i>Ph. lundellii</i>	-																				
<i>Ph. ferrugineo-fuscus</i>																					
<i>Ph. nigr. cans</i>																					
<i>Ph. punctatus</i>																					
<i>Ph. nigrolimitatus</i>																					
<i>Ph. tremulae</i> <i>x</i>																					
<i>Hymenochaete tabacina</i>																					
Steccherinaceae																					
<i>Antrodia albida</i>																					
<i>A. serialis</i>																					
<i>A. xantha</i>																					
<i>Datronia mollis</i> <i>xx</i>																					

Продолжение табл. II

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Dichomitus squamens</i>		+								+										+	
<i>Irpea lacteus</i>		+								+											
<i>Junguhuhnia nitida</i> XXX																					
Stereaceae																					
<i>Stereum hirsutum</i>										+	+				+	+					
<i>S. rugosum</i>															+	+					
<i>S. sanguinolentum</i>															+	+					
Thelephoraceae																					
<i>Columnnocyrtis abietina</i>															+						
Ganodermataceae																					
<i>Ganoderma applanatum</i>																					
Coniophoraceae																					
<i>Coniophora arida</i>																					
<i>C. olivacea</i>																					
Echinodontiaceae																					
<i>Laurilia sulcata</i>																					
Tricholomataceae																					
<i>Lentinellus omphalodes</i>															+						
<i>Marasmiellus ramealis</i>																+					
<i>Flammulina velutipes</i>																	+	+	+	+	

Продолжение табл. II

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Fanellus serotinus</i>										+											
<i>P. stipticne</i>											+										
<i>Hohenbuehelia myxotricha</i>												+									
<i>Hypsizygus circinans</i>												+									
<i>Resinipinatus trichotis</i>													+								
<i>Tectella patellaris</i>													+								
<i>Polyporaceae Fr. em Sing.</i>														+							
<i>Parus tigrinus</i>											+										
<i>Pleurotus ostreatus</i>												+									
<i>Polyporus varius</i>													+								
<i>Strophariaceae</i>														+							
<i>Pholiota aurivelia</i>														+							
<i>Erypholoma fasciculare</i>															+						
<i>Cortinariaceae</i>																+					
<i>Galerina triscopa.</i>																	+				

Продолжение табл. II

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Tremellaceae																					
<i>Exidia cartilaginea</i>		+						+													
<i>E. glandulosa</i>		+	+					+	+												
<i>E. repanda</i>																					
<i>E. saccharina</i>																					
<i>Exidiopsis calcea</i>																					+
<i>E. griseo-brunnea</i>									+												
<i>Tremella mesenterica</i>									+												
Dacrymycetaceae																					
<i>Dacrymyces palmatus</i>																					+

Примечание: Х встречен только на осине; ХХ отмечены и на усохших рябинах;
 XXX субстрат не установлен

Таблица I2
Таксономическая структура коноортов древесных растений в
пойменных лесах Яходы-Лиха

семейст- во, порядок % от общего числа коноортов	коноорты		березы	ольхи	ив
	листвен- ницы + ели				
Poriaceae	30,0	22,7	14,3	22,2	
Hymenochaetaceae	20,0	18,2	14,3	11,1	
Corticaceae	10,0	36,4	35,7	22,2	
Stereaceae	10,0	4,5	0,0	0,0	
Steccherinaceae	10,0	0,0	3,6	0,0	
Echinodontiaceae	10,0	0,0	0,0	0,0	
Agaricales	10,0	9,1	17,9	44,4	
Tremellales	0,0	9,1	14,3	0,0	
Общее число коноортов, шт	10	22	28	9	

Таблица I3
Таксономическая структура коноортов древесных растений в
пойменных лесах Ладыга-Лиха

семейст- во, порядок % от общего числа коноортов	коноорты		березы	ольхи	ив
	ели	листвен- ницы			
Poriaceae	52,6	40,0	31,4	15,4	25,0
Hymenochaetaceae	10,5	20,0	11,4	7,7	25,0
Corticaceae	5,3	10,0	20,0	34,6	12,5
Stereaceae	5,3	10,0	2,9	3,8	0,0
Steccherinaceae	10,5	10,0	2,9	3,8	0,0
Echinodontiaceae	5,3	10,0	0,0	0,0	0,0
Coniophoraceae	10,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Agaricales	0,0	0,0	22,9	23,1	37,5
Tremellales	0,0	0,0	8,6	11,5	0,0
Общее число коноортов, шт	19	10	35	26	8

Таблица I4
Таксономическая структура консортов древесных растений в
пойменных лесах р. Полуй

семейст- во, порядок % от общего числа консортов	консорты		листвен- ницы	березы	ольхи	ив
	ели					
Poriaceae	38,1	60,0	35,9	15,6	26,7	
Hymenochaetaceae	14,3	20,0	15,4	18,8	20,0	
Corticiaceae	9,5	0,0	10,3	18,8	13,3	
Steccherinaceae	9,5	10,0	2,5	3,1	6,7	
Stereaceae	4,8	10,0	5,1	6,2	6,7	
Ganodermataceae	0,0	0,0	2,5	0,0	6,7	
Thelephoraceae	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	
Agaricales	4,8	0,0	20,5	25,0	13,3	
Tremellales	9,5	0,0	7,7	12,5	6,7	
Dacrymycetales	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	
Общее число консортов, шт	21	10	39	32	15	

Таблица I5
Таксономическая структура консортов древесных растений в
гипоарктических редколесьях

семейст- во, порядок % от общего числа консортов	консорты		листве- ницы	березы	ольхи	ив
	ели					
Poriaceae	52,4	54,5	39,4	10,5	0,0	
Hymenochaetaceae	4,8	18,2	15,2	10,5	50,0	
Corticiaceae	9,5	0,0	24,2	36,8	25,0	
Echinodontiaceae	4,8	9,1	0,0	0,0	0,0	
Stereaceae	4,8	9,1	3,0	0,0	0,0	
Steccherinaceae	5,9	0,0	0,0	10,5	0,0	
Thelephoraceae	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	
Agaricales	4,8	9,1	6,1	15,8	25,0	
Tremellales	4,8	0,0	12,1	15,6	0,0	
Общее число консортов, шт	21	11	33	19	4	

агариковые грибы при равной представленности грибов семейств *Poriaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Corticaceae* : 16-19% (табл. I4).

Число видов ксилотрофных грибов в консорциях различных дрепесных пород довольно широко варьирует (табл. I2, I3, I4, I5). В Приобской лесотундре меньше всего видов ксилотрофных грибов связано с ивами и лиственницей : 4-15 и 10-11 видов соответственно. 15 видов грибов в консорциях из отмечено в лесах поймы р. Полуй, а минимальное (4) в гипоарктических редколесьях. В лесах Ямала с ивами консортивно связаны 8-9 видов (табл. I2, I3). В зависимости от условий биотопа от 19 до 21 вида дереворазрушающих грибов насчитывается в составе консортов ели.

В лесотундре наибольшее число видов ксилотрофных грибов консортивно связаны с березой и ольхой. В лесах Хадыта-Яха, р. Полуй и в гипоарктических редколесьях на березе нами отмечено 33-39 видов дереворазрушающих грибов. В лесных массивах поймы Яходы-Яха число консортов березы заметно снижается , состав - ляя здесь 22 вида (табл. I2). С ольхой в пойменных лесах лесотундровой зоны связано 26-32 вида. В гипоарктических редколесьях на ольхе мы обнаружили лишь 19 видов.(табл. I5).

На примере лесов поймы Яходы-Яха можно показать, что между численностью популяции детерминанта консорции и числом видов ксилотрофных грибов, входящих в данную консорцию, существует определенная положительная зависимость. Так, если принять число лиственниц, произрастающих на 100 м² поймы Яходы-Яха за единицу, то плотность популяции брезы извилистой будет примерно в 4, а ольхи в 10 раз выше (табл. I6). В то же время, на древесине лиственницы развиваются грибы 7, березы 22, а ольхи 28 видов (табл. I2). Можно видеть, что чем многочисленнее популяция детерминанта, тем больше ксилотрофных грибов в составе его консорции.

В Приобской лесотундре большая часть ксилотрофных грибов связана с лиственными породами - около 65%. Консорты хвойных и лиственных пород резко различны по видовому составу (табл. II, I7). Лишь единичные виды - *Hymenochaete tabacina*, *Fomitoporia pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium* - отмечены как на древесине хвойных, так и лиственных пород. Поэтому коэффициент видовой общности консортов хвойных и лиственных пород составляет от 0 (Хадыта-Яха) до 0,14 (гипоарктические редколесья).

Индекс видового сходства консортов ели и лиственницы обнаруживает довольно большую стабильность, варьируя в зависимости от района от 0,45 до 0,56 (табл. I7). Во всех исследуемых экосистемах консорты березы обнаруживают наибольшее видовое сходство с консортами ольхи. Видовая общность консортов ив самая большая с консортами ольхи и минимальная с консортами березы (табл. I7). Видовое сходство консортов ольхи одинаковое как с консортами березы, так и ив (табл. I7).

Таблица I6

Количество субстратов для дереворазрушающих грибов в пойменных лесах Яходы-Биха, шт/100 м². Всего заложено 18 площадок размером 10 x 10 м.

Субстрата	Древесные породы		
	Лиственница	Береза	Ольха
Вегетирующие деревья	2,9	12,8	28,5
Сухостой	0,17	6,6	18,3
Балеж	-	3,6	16,4
Пни	0,9	0,2	-

В условиях лесотунды самое большое число специфичных (развивающихся только на данной древесине) видов ксилотрофных грибов отмечено для консортов березы. В целом в Приобской лесотундре зафиксировано нами 24 вида, развивающихся исключительно на древесине березы. 19 видов в своем существовании связаны только с елью, 10 с ольхой и 3 вида с лиственницей. В составе консортов ив таких видов нет (табл. II). Таким образом, выше 50% всех ксилотрофных грибов, найденных нами в лесотундре, в своем существовании связаны какой-либо одной древесной породой. Это, в свою очередь, указывает на высокую субстратную специализацию дереворазрушающих грибов в условиях полярной границы распространения лесной растительности.

Представляет определенный интерес сравнение видового состава консортов одноименных пород в исследуемых районах, так как в этом случае можно выявить степень специфичности деструкторов древесины в зависимости от конкретных экологических условий. Данные о величине индекса видового сходства, рассчитанного подобным образом приведены в таблице I8.

Как можно видеть, по видовому составу консорты одноименных пород во всех вариантах сравнения обнаруживают, как правило,

большое сходство - в большинстве случаев индекс общности более 0,5. Можно, также отметить, что видовое сходство консортов однотипных пород выше, чем видовая общность консортов разных пород в одинаковых и тех же условиях.

Таблица I7

Коэффициенты видовой общности консортов дрежесных пород
в Приобской лесотундре

Консорты	I	2	3	4
Березы х ольхи	0,36	0,49	0,51	0,31
х ив	0,19	0,33	0,37	0,11
х ели	0,0	0,0	0,067	0,074
х лиственницы	0,0	0,0	0,08	0,14
Ольхи х ив	0,43	0,47	0,47	0,26
х ели	0,0	0,0	0,0	0,0
х лиственницы	0,057	0,0	0,048	0,0
Ив х ели	0,0	0,0	0,0	0,0
х лиственницы	0,0	0,0	0,08	0,0
Ели х лиственницы	0,46	0,48	0,45	0,56

Примечание: I - пойменные леса Яхады-Нха, 2 - Хадыта-Нха, 3 - р. Полуй, 4 - гипоарктические редколеиья.

Подводя итог всему вышеприведенному, можно сделать вывод о большом разнообразии консортивных связей ксилотрофных грибов, а следовательно и их энтомоценотической роли в экосистемах Приобской лесотундры. В силу специфики консортов, древесина разных древесных пород разрушается в значительной степени дифференцированными по видовому составу комплексами дереворазрушающих грибов. Состав деструкторов древесины хвойных и лиственных пород в большинстве случаев полностью различен. Деструкторы древесины березы по видовому составу ближе всего стоят к деструкторам древесины ольхи. Последние в видовом отношении в равной степени сходны как с деструкторами березы, так и с деструкторами древесины ива.

В проведенном выше анализе трофической специализации ксилотрофных грибов не учитывались особенности количественного распределения грибов по субстратам. Основанием для отнесения вида в состав той или иной трофической группы служил сам факт хотя бы единичного нахождения гриба на древесине соответствую-

щей породы. Это вполне справедливо и обоснованно для видов, развивающихся на какой-либо одной древесине. И такие виды составляют свыше 50% всех ксилотрофных грибов лесотундры.

Таблица 18

Индекс видового сходства консортов одноименных пород в различных биотопах Приобской лесотундры

район	консорты	ольхи	ив	березы	ели	лиственница
Яхды-Яха	Хадыта-Яха	0,74	0,71	0,63	-	0,71
	х р. Полуй	0,63	0,50	0,43	-	0,59
	х гипоарктические редколесья	0,68	0,46	0,55	-	0,78
Хадыта-Яха	х р. Полуй	0,66	0,61	0,70	0,60	0,60
	х гипоарктические редколесья	0,62	0,50	0,62	0,60	0,67
р. Полуй	х гипоарктические редколесья	0,59	0,42	0,67	0,67	0,76

В то же время для видов, способных к развитию на древесине разных пород, такой подход не позволяет в должной мере, поставить их трофическую специализацию. Более того, при этом может даже сложится впечатление об отсутствии трофической специализации у эвритрофных видов дерворазрушающих грибов. Поэтому, при изучении трофической специализации у грибов необходимо учитывать количественные особенности их распределения по субстратам.

В таблицах 19, 20, 21, 22 представлены данные о распределении некоторых видов ксилотрофных грибов по субстратам. Хорошо видно, что для каждого вида, в том числе и эфритрофных видов, можно выделить предпочтительный субстрат. Например, *Inopotus radiatus* в лесах поймы Хадыта-Яха 326 раз отмечен на древесине ольхи, 13 раз на древесине берёзы и всего 3 раза на древесных остатках ива. Еще более ассиметрично распределение по субстратам у *Plicatula nivea* - 1156 раз найден на древесине ольхи и всего однажды был найден на берёзовой древесине (табл. 20). В соответствии с этим *I. radiatus* следует рассматривать прежде всего как деструктора древесины ольхи, а *P. nivea*

Таблица I9

Распределение ксилотрофных грибов по субстратам в пойменном лесу Иходи-Иха, экз.

Вид	Древесина			
	березы	ольхи	ивы	лиственницы
<i>Phellinus igniarius</i> coll.	II7	II4	78	-
<i>Ph. chrysosoma</i>	-	-	-	52
<i>Cerrena unicolor</i>	39	I	2	-
<i>Inonotus radiatus</i>	50	3I9	I	-
<i>I. obliquus</i>	84	-	-	-
<i>Peniophora aurantiaca</i>	-	754	-	-
<i>Plicatura nivea</i>	-	IOI8	-	-
<i>Caloporus dichrous</i>	9	-	-	-
<i>Fleurotus ostreatus</i>	8	-	-	-
<i>Piptoporus betulinus</i>	I	-	-	-
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	-	3	I	-
<i>Tectella patellaris</i>	-	204	-	-
<i>Stereum sanguinolentum</i>	-	-	-	34
<i>S. hirsutum</i>	I	-	-	-
<i>Trichaptum laricinus</i>	-	-	-	6
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	-	-	-	I
<i>Flammulina velutipes</i>	-	2	I	-
<i>Pholiota aurivella</i>	-	I	2	-
<i>Panus tigrinus</i>	-	-	-	I
<i>Polyporus varius</i>	-	5	I	-
<i>Tremella mesenterica</i>	I7	52	-	-
<i>Trametes zonatella</i>	.2	-	-	-
<i>T. hirsuta</i>	4	-	-	-
<i>Momitopsis scutellata</i>	-	I	-	-

развивается практически только на древесине этой породы.

Равномерность распределения ксилотрофных грибов по субстратам отражает ширину пищевых ниш грибов. Чем равномернее вид распределяется по субстратам, тем больше ширина ниши и наоборот. Ширина пищевых ниш ксилотрофных грибов, рассчитанная по материалам таблиц I9,20,21,22 отражена в таблице 23. Можно видеть, что она колеблется от 0,20 (минимально возможная

при $n = 5$) до 0,58. В лесах Хадыта-Яха примерно у 67%, а в лесах Яходы-Яха у 79% видов ширина трофических ниш находится в пределах 0,2-0,3. В гипоарктических редколесьях, лесах поймы р. Полуй у 16 видов (80%) из 20, для которых проведена оценка ширины ниш, последняя находится в этих же пределах. Эти данные дают возможность говорить о высокой субстратной специализации ксилотрофных грибов в лесостундре.

Таблица 20

Распределение ксилотрофных грибов по субстратам в пойменных лесах Хадыта-Яха, экз.

Вид	Древесина				
	ели	л-цы	березы	ольхи	ив
<i>Stereum sanguinolentum</i>	27	32	-	-	-
<i>S. hirsutum</i>	-	-	I	I	-
<i>Trichaptum laricinus</i>	99	26	-	-	-
<i>T. abietinus</i>	6	-	-	-	-
<i>Inonotus radiatus</i>	-	-	I3	326	3
<i>I. obliquus</i>	-	-	3I5	-	-
<i>Phellinus chrysoloma</i>	72	79	-	-	-
<i>Ph. ignarius coll.</i>	-	-	880	49	350
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	-	-	3	I3	I64
<i>Cerrena unicolor</i>	-	-	65	8	2
<i>Piptoporus betulinus</i>	-	-	24	-	-
<i>Fomes fomentarius</i>	-	-	4	-	-
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	29	2	-	-	-
<i>Caloporus dichrous</i>	-	-	I7	-	-
<i>Fomitopsis pinicola</i>	3	2	-	-	-
<i>F. rosea</i>	I	-	-	-	-
<i>Tremella mesenterica</i>	-	-	5I	I2I	-
<i>Peniophora aurantiaca</i>	-	-	-	780	-
<i>Plicatura nivea</i>	-	-	I	II56	-
<i>Tectella patellaris</i>	-	-	I	256	4
<i>Flammulina vellutipes</i>	-	-	I	I	I4
<i>Pholiota aurivella</i>	-	-	5	I4	45
<i>Cytidia salicina</i>	-	-	-	II	22
<i>Pleurotus ostreatus</i>	-	-	I57	3	-

У эвритрофных видов степень субстратной избирательности варьирует. Например, у *Phellinus igniarius coll.* ширина ниши в гипоарктических редколесьях составляет 0,21, в лесах Хады-Яха 0,36, а в пойме Яхады-Яха 0,58. У *Stereum sanguinolentum* ширина ниши в этих же условиях составляет 0,25, 0,40 и 0,21 соответственно. Особенности распределения грибов

Таблица 21

Распределение ксилотрофных грибов по субстратам в лесах поймы р. Полуй, экз.

Вид	Древесина				
	березы	ольхи	ивы	ели	л-цы
<i>Fomitopsis pinicola</i>	8	-	-	100	-
<i>F. rosea</i>	-	-	-	17	-
<i>T. mesenterica</i>	8	23	3	-	-
<i>Fomes fomentarius</i>	729	-	-	-	-
<i>Phellinus igniarius coll.</i>	665	77	201	-	-
<i>Ph. chrysoloma</i>	-	-	-	61	13
<i>Trichaptum laricinus</i>	-	-	-	182	29
<i>T. abietinus</i>	-	-	-	54	-
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	I	-	-	52	6
<i>Piptoporus betulinus</i>	185	-	-	-	-
<i>Cerrena unicolor</i>	45	I	-	-	-
<i>Inonotus radiatus</i>	22	142	I	-	-
<i>I. obliquus</i>	95	-	-	-	-
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	I7	25	I5	-	-
<i>Pleurotus ostreatus</i>	I5	-	-	-	-
<i>Plicatura nivea</i>	-	24	-	-	-
<i>Tectella patellaris</i>	-	5	-	-	-
<i>Stereum sanguinolentum</i>	-	-	-	8	2
<i>S. hirsutum</i>	5	2	-	-	-
<i>Peniophora aurantiaca</i>	-	47	-	-	-
<i>Caloporus dichrous</i>	6	I	-	-	-

по субстратам в зависимости от района можно связать с разной доступностью субстратов.

Совершенно очевидно, что чем более сходно распределение грибов по субстратам, тем более сходны они в трофическом плане. Сходство трофических потребностей ксилотрофных грибов количественно можно оценить по величине перекрывания коэффициен-

та перекрываания экологических ниш.

Таблица 22

Распределение ксилотрофных грибов по субстратам в гипо-арктических редколесьях, экз.

Вид	Древесина				
	елы	л-цы	березы	ив	ольхи
<i>Piptoporus betulinus</i>	-	-	I90	-	-
<i>Inonotus obliquus</i>	-	-	I65	-	-
<i>I. radiatus</i>	-	-	25	2	25
<i>Phellinus igniarius coll.</i>	-	-	437	3	7
<i>Ph. chrysoloma</i>	46	I7	-	-	-
<i>Trichaptum laricinus</i>	327	I29	-	-	-
<i>T. abietinus</i>	28	I	-	-	-
<i>Stereum sanguinolentum</i>	7	5I	-	-	-
<i>S. hirsutum</i>	-	-	I3	-	-
<i>Cerrena unicolor</i>	-	-	54	-	-
<i>Caloporus dichrous</i>	-	-	38	-	-
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	-	-	48	-	I
<i>Pleurotus ostreatus</i>	-	-	27	-	-
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	I30	I7	I	-	-
<i>Fomitopsis pinicola</i>	30	2	4	-	-
<i>F. rosea</i>	3	-	-	-	-
<i>Peniophora aurantiaca</i>	-	-	-	-	54
<i>Fomes fomentarius</i>	-	-	97	-	-
<i>Tremella mesenterica</i>	-	-	I6	-	5
<i>Tectella patellaris</i>	-	-	2	-	I8
<i>Plicatura nivea</i>	-	-	-	-	I7I
<i>Pholiota surivella</i>	-	-	-	-	3

В пойменных лесах Ямала трофические ниши ксилотрофных грибов в большинстве случаев слабо перекрываются: в 67-73% случаев перекрывание менее 0,4 (табл. 24). Лишь в 22-33% случаев можно говорить о сильном перекрывании ($q > 0,6I$), а следовательно и о большом сходстве грибов в трофическом плане. Аналогичная ситуация отмечена нами в гипоарктических редколесьях и лесах поймы р. Полуй. Здесь слабое перекрывание наблюдается примерно в 63% случаев, а сильное перекрывание в 36% (табл. 24).

Таблица 23

Ширина пищевых ниш ксилотрофных базидиальных грибов в экосистемах Приобской лесотундры, $n = 5$.

В и д	Пойменные леса			Гипо - арктические редколесья
	Хадыта-Яха	Яходы-Яха	р. Полуй	
<i>Stereum sanguinolentum</i>	0,40	0,21	0,31	0,25
<i>Trichaptum laricinus</i>	0,30	0,32	0,27	0,33
<i>T. abietinus</i>	0,20	-	0,20	0,22
<i>Inonotus radiatus</i>	0,34	0,26	0,26	0,43
<i>I. obliquus</i>	0,20	0,20	0,20	0,20
<i>Phellinus chrysoloma</i>	0,40	0,21	0,29	0,33
<i>Ph. igniarius coll.</i>	0,36	0,58	0,39	0,21
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	0,23	0,32	0,55	0,21
<i>Cerrena unicolor</i>	0,26	0,23	0,21	0,20
<i>Piptoporus betulinus</i>	0,20	0,20	0,20	0,20
<i>Fomes fomentarius</i>	0,20	-	0,20	0,20
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	0,23	-	0,24	0,25
<i>Caloporus dichrous</i>	0,20	0,20	0,26	0,20
<i>Tremella mesenterica</i>	0,35	-	-	0,31
<i>Peniophora aurantiaca</i>	0,20	0,20	0,20	0,20
<i>Plicatura nivea</i>	0,20	0,20	0,20	0,20
<i>Flammulina vellutipes</i>	0,26	-	-	-
<i>Pholiota aurivella</i>	0,37	-	-	-
<i>Cytidia salicina</i>	0,27	-	-	-
<i>Pleurotus ostreatus</i>	0,21	0,20	0,20	0,20
<i>Fomitopsis pinicola</i>	-	-	0,23	0,28
<i>F. rosea</i>	-	-	0,20	-
<i>Stereum hirsutum</i>	-	-	0,31	0,20
<i>Tectella patellaris</i>	0,21	0,20	0,20	0,24

Интересно отметить, что в условиях лесотундры реже всего наблюдается умеренное перекрывание трофических ниш ксилотрофных грибов — Q от 0,41 до 0,60 (табл. 24). В сообществах Хадыта-Яха умеренное перекрывание отмечено в 5,6 % случаев, а в сообществах Яходы-Яха оно вообще нами не наблюдалось. В гипопарктических редколесьях перекрывание пищевых ниш в данных пределах отмечено в 0,43% случаев. В пойменных лесах р. Полуй умеренное перекрывание трофических ниш ксилотрофных гри-

бов наблюдается в 4 % случаев.

Таблица 24

Перекрывание пищевых ниш ксилотрофных грибов в Приобской лесотундре, встречаемость %.

Перекрывание ниш	Пойменные леса			Гипоаркти- ческие ред- колесья
	Хадыта-Яха	Яходы-Яха	р. Полуй	
менее 0,20	63,2	67,0	59,4	59,8
0,21 - 0,40	9,4	0,0	3,4	3,5
0,41 - 0,60	5,8	0,0	4,0	0,4
0,61 - 0,80	1,1	7,7	4,6	3,9
более 0,80	20,5	25,3	28,6	32,4

Все данные факты хорошо объясняются отмеченной выше высокой субстратной избирательностью ксилотрофных грибов в лесотундре. То, что в большинстве случаев трофические ниши грибов слабо перекрываются – следствие существования у них хорошо выраженных субстратных преферендумов. Высокое перекрывание также есть следствие субстратной специализации грибов при ограниченных в качественном отношении ресурсах среды. Слабая представленность в экосистемах лесотундры эвритрофных видов вызывает и низкую частоту встречаемости умеренного перекрывания.

Сходство трофических потребностей разных видов исследуемой группы грибов отображено на рисунке 3. На основе данных материалов можно выделить пищевые гильдии, объединяющие виды пищевые потребности которых сходны в наибольшей степени. Члены одной гильдии – это группа функционально сходных видов, сильно взаимодействующих друг с другом и слабо с остальными видами сообщества [39].

В составе сообществ ксилотрофных грибов Хадыта-Яха выделяются две супергильдии – деструкторы лиственной (I) и хвойной (II) древесины. Грибы данных супергильдий в трофическом плане полностью различны – одни развиваются исключительно на древесине лиственных, другие хвойных пород. Каждая из супергильдий включает ряд гильдий. Гильдии А,Б,В объединяют грибы, развивающиеся преимущественно на древесине ольхи, березы, изв соответственно (рис. 3). В составе супергильдии II выделяются две гильдии – Г (развиваются преимущественно на древе-

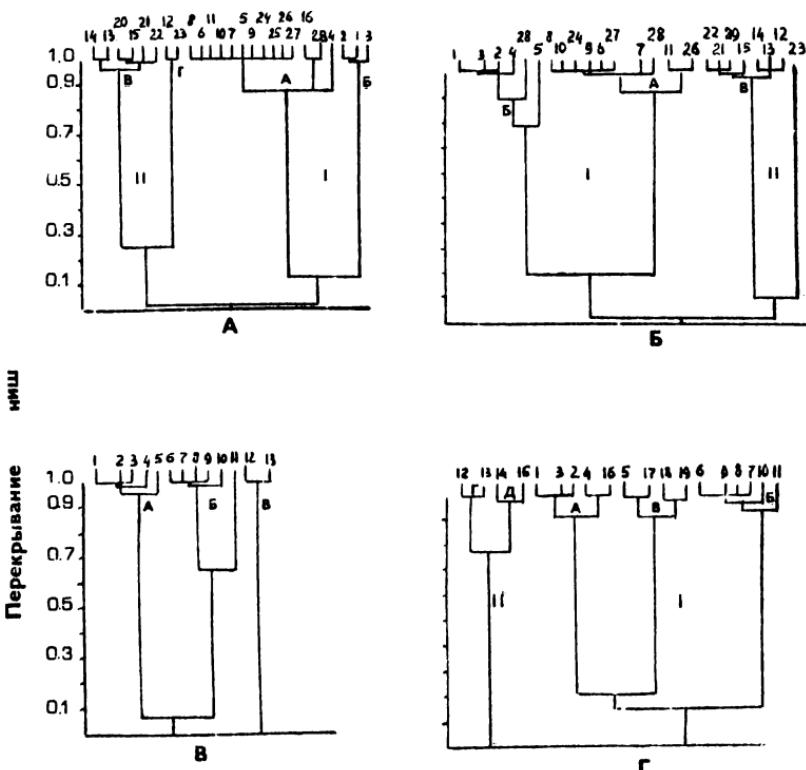


Рис. 3 . Пере...рывание пищевых ниш ксилотрофных грибов
 А - в гипоарктических редколесьях, Б - в лесах поймы
 р. Полуй, В - в лесных массивах Яходы-Яха, и Г - в лесах
 Хадыга-Яха. 1. *P. nivea*, 2. *P. aurantiaca*, 3. *T. patellaria*, 4. *I. radiatus*, 5. *D. confragosa*, 6. *I. obliquus*,

7. *C. dichrous*, 8. *P. betulinus*, 9. *P. ostreatus*, 10. *C. unicolor*, 11. *Ph. igniarium*, 12. *S. sanguinolentum*, 13. *Ph. chrysosporium*, 14. *T. laricinus*, 15. *G. sepiarium*, 16. *T. mesenterica*, 17. *F. vellutipes*, 18. *Ph. aurivella*, 19. *C. salicina*, 20. *D. squamens*, 21. *T. abietinus*, 22. *F. pinicola*, 23. *F. officinalis*, 24. *T. versicolor*, 25. *S. hirsutum*, 26. *T. hirsuta*, 27. *F. fomentarius*, 28. *E. glandulosa*, 29. *F. rosea*.

сины лиственницы) и Д (развиваются в основном на еловой древесине). Ранее *Stereum sanguinolentum*, *Phellinus chrysotoma*, *Trichaptum laricinus*, *Gloeophyllum sepiarium* включались как в состав консортов ели, так и лиственницы. С учетом же количественного распределения выявляется большая приуроченность первых двух к лиственничной древесине, а двух других к еловой.

Иная, в некоторых аспектах, картина отмечена в структуре гильдий сообществ ксилотрофов поймы Яходы-Яха (рис. 3). Здесь можно выделить три пищевые гильдии. Первые две - А и Б - объединяются в супергильдию деструкторов древесины лиственных пород. Гильдия А включает виды, преимущественно развивающиеся на древесине ольхи, а гильдия Б виды, связанные в основном с древесиной березы. В отличии от Хадыта-Яха здесь не выделяются гильдии грибов деструкторов древесины ив и ели. Это очевидно, связано с низкой представленностью этих пород в древостоях поймы Яходы-Яха. В лесах Яходы-Яха *D. confragosa* входит в гильдию деструкторов ольхи, а в лесах Хадыта-Яха он входил в гильдию деструкторов древесины ив.(рис. 3).

Что касается структуры пищевых гильдий ксилотрофных грибов в гипоарктических редколесьях, то она в основе своей тождественна вышеописанным. Здесь также выделяются две супергильдии (рис.3), объединяющих, с одной стороны, деструкторов древесины хвойных, а с другой , лиственных пород. Каждая из них включает по две пищевые гильдии. *I. radiatus* в гипоарктических редколесьях в отличии от лесов Ямала входит в гильдию деструкторов древесины березы, а не ольхи. *D. confragosa* в данных условиях - член гильдии деструкторов древесины березы.

В составе сообществ ксилотрофных грибов пойменных лесов р. Полуй по нашим материалам можно выделить три гильдии: А связаны преимущественно с березой, Б с древесиной ольхи и В с древесиной ели. Гильдии А и Б образуют супергильдию деструкторов древесины лиственных пород. В лесах р. Полуй *D. confragosa* входит в состав гильдии Б, т.е. деструкторов древесины ольхи (рис. 3). Гильдия В, как говорилось выше, включает грибы, в основном развивающиеся на древесине ели. В пойме р. Полуй лишь один вид - *Fomitopsis officinalis* - развивается только на древесине лиственницы. Гильдия деструкторов лиственницы в данных условиях не выражена, что можно объяснить редкой встречаемостью лиственницы в древостоях поймы.

Анализ трофических особенностей ксилотрофных грибов в Приобской лесотундре позволяет, как мы считаем, сделать следующие выводы. Практически все виды дереворазрушающих грибов в условиях лесотундры обнаруживают высокую субстратную специализацию: каждый из них в массе своей связан с какой-либо одной древесной породой. При изменении условий среды может меняться и количественное распределение грибов по субстратам. В следствии этого, у некоторых видов происходит частичная смена предпочтаемых трофических ресурсов. В сообществах ксилотрофных грибов выделяются группы видов, сходных по своим трофическим потребностям, а следовательно, и по своей биогеоценотической роли в экосистемах лесотундры. Количество и видовой состав таких групп подвержены определенным изменениям в зависимости от условий среды.

Доминирующие виды ксилотрофных грибов

Виды, входящие в состав сообщества, трофической группы, гильдии, имеют различную численность (табл. 25) и, соответственно, биогеоценотическую значимость. Как указывали В.Н. Частухин и И.А. Николаевская [49, стр. 306] "так же как среди высших растений в каждой ассоциации имеются виды-эдификаторы, так и среди сапротрофных грибов можно выделить основные формы дезинтеграторов". Выявление доминирующих видов, являющихся основными дезинтеграторами, позволяет выделить организмы, оказывающие преобладающее влияние на ход процессов разложения древесины, а тем самым и на круговорот веществ, поток энергии в экосистемах лесотундры.

Основываясь на материалах таблицы 25, а для эвритрофных видов привлекая материалы таблиц I9, 20, 21, 22, можно выделить виды, имеющие наибольшее значение в процессах разложения древесины в исследуемых нами биотопах Приобской лесотундры.

На Ямале основным деструктором древесины ели является *Trichaptum laricinus*, а субдоминантом по отношению к нему выступает *Phellinus chrysoloma*. Последний вид является самым массовым из числа грибов, развивающихся на древесине лиственниц в пойменных лесах Ямала. В этом случае субдоминантами являются *T. laricinus* (Халыта-Их.) и *Stereum sanguinolentum* (Ходын-Яха).

Численность ксилотрофных базидиальных грибов в Приобской лесотундре (экз/га). Таблица 25

В и 1	Пойменные леса				Гипоадгитические редколесья
	Калуга-Яха	Яходы-Яха	р. Полуй	р. Помы	
I	2	3	4	5	
<i>Entolopeltis radiatus</i>	28,4 ± 3,92	36,0 ± 6,10	19,1 ± 6,30	2,5 ± 0,76	
<i>I. obliquus</i>	13,1 ± 3,59	5,5 ± 1,70	10,4 ± 2,10	6,4 ± 0,95	
<i>Phellinus ignarius coll.</i>	48,5 ± 7,36	26,4 ± 3,80	100,0 ± 23,50	31,4 ± 6,70	
<i>Ph. chrysotoma</i>	6,9 ± 2,40	5,1 ± 1,50	6,8 ± 1,30	3,0 ± 0,66	
<i>Plicatula nivea</i>	184,4 ± 46,40	218,0 ± 90,0	1,7 ± 1,30	+	
<i>Peniophora surantiaca</i>	74,2 ± 25,90	98,4 ± 30,90	9,1 ± 4,50	+	
<i>Tectella patellaris</i>	26,9 ± 8,33	22,5 ± 10,0	+	+	
<i>Cerrena unicolor</i>	3,0 ± 0,83	3,2 ± 0,70	4,4 ± 0,78	2,7 ± 0,65	
<i>Tremella mesenterica</i>	14,9 ± 4,51	7,8 ± 1,90	5,2 ± 1,80	1,9 ± 0,91	
<i>Stereum sanguinolentum</i>	4,2 ± 1,20	3,4 ± 1,20	1,1 ± 0,37	8,3 ± 1,00	
<i>S. hirsutum</i>	+	+	0,88 ± 0,40	0,97 ± 0,61	
<i>Caloporus dichrous</i>	1,4 ± 0,51	0,53 ± 0,23	0,87 ± 0,31	* 1,7 ± 0,41	
<i>Pleurotus ostreatus</i>	6,9 ± 1,70	0,45 ± 0,19	1,5 ± 0,40	1,1 ± 0,35	
<i>Trichaptum larinicinii</i>	9,4 ± 6,20	0,91 ± 0,53	18,0 ± 5,40	26,4 ± 4,30	
<i>T. abietinus</i>	+	-	5,4 ± 2,00	1,9 ± 0,89	
<i>Daedaleopsis confusa</i>	14,8 ± 4,67	+	6,0 ± 1,90	2,4 ± 0,53	

Продолжение табл. 25

	1	2	3	4	5
<i>Piptoporus betulinus</i>		1,2 ± 0,34	+	18,6 ± 2,70	9,9 ± 1,90
<i>Glossophyllum sepiarium</i>		2,7 ± 1,42	+	5,0 ± 1,40	11,3 ± 6,00
<i>Pholiota aurivella</i>		4,6 ± 1,85	+	+	+
<i>Fomes fomentarius</i>	+	-		77,2 ± 23,50	6,8 ± 2,00
<i>Fomitopsis pinicola</i>	+	+		20,5 ± 11,30	3,4 ± 1,60
<i>P. rosea</i>	+	-		1,5 ± 0,54	+
<i>Trametes versicolor</i>	+	-		0,51 ± 0,20	+
<i>T. zonata</i>	+	+		+	0,65 ± 0,48
<i>Exidia glandulosa</i>	+	0,28±0,16		1,1 ± 0,39	0,53± 0,25
<i>Trametes hirsuta</i>	+	+		1,0 ± 0,60	+

Примечание: + единичные находки данного вида; - вид не найден

Доминирующими видами ксилотрофных грибов среди консортов бересы на Ямале являются *Phellinus igniarius* coll. (доминант)¹, *Inonotus obliquus* (субдоминант). Древесина ив на Ямале разрушается главным образом *Ph. igniarius*. В пойме Хадыта-Яха содоминантом к *Ph. igniarius* из числа деструкторов ив выступает *Daedaleopsis confragosa*. В лесах же Яходы-Яха этот вид найден лишь в единичных экземплярах (табл. 25).

Из числа грибов, развивающихся на древесине ольхи кустарной, в поймах рек Ямала наиболее многочисленными видами являются *Plicatura nivea* (доминант) и *Peniophora aurantiaca* -субдоминант.

Описанный на Ямале комплекс доминирующих в процессах разложения древесины ели, лиственницы и бересы видов аналогичен таковому в лесотундровой зоне Полярного Урала [25]. Здесь из числа консортов лиственницы, ели наиболее многочисленными видами грибов являются *T. laricinus* и *Ph. chrysoloma*. *Ph. igniarius* - самый массовый вид из числа деструкторов бересовой древесины. Субдоминантом по отношению к нему выступает *I. obliquus* (табл. 26).

Наши выводы относительно доминирующих видов ксилотрофных грибов на Полярном Урале совпадают с выводами Б.П. Василькова [6], работавшим кстати в том же районе. Данный автор указывал, что наиболее часто на елях, лиственницах развивается *Phellinus pini* (Fr.) Ames., а на березах *Ph. igniarius* и *I. obliquus*.

В гипоарктических редколесьях водоразделов и надпойменных террас доминирующим деструктором древесины хвойных является *T. laricinus* coll.². Субдоминантами выступают *Stereum sanguinolentum* (древесина лиственницы) и *Gloeophyllum sepiarium* (древесина ели).

1 - На березах встречается два вида - *Ph. igniarius* и *Ph. nigricans* (Fr.) Karst. Видовой статус последнего установлен лишь совсем недавно [9], а до этого его рассматривали как форму *Ph. igniarius* [3]. При учетах численности эти два вида учитывались как один *Ph. igniarius* coll.

2 - В связи с тем, что при маршрутных учетах 1980 года *T. laricinus* и *T. fusco-violaceus* не дифференцировались необходимо сделать следующее замечание. По материалам контрольной проверки, проведенной нами в сентябре 1983 года, в гипоарктических редколесьях первый вид преобладает над вторым. Так, на дрес-реках остатках ели *T. laricinus* был найден 22 раза, *T. fusco-*

Таблица 26

Численность ксилотрофных базидиальных грибов в лесотундровой зоне Полярного Урала -- г. Сланцевая.

В и д	экз/га
<i>Phellinus igniarius coll.</i>	29,9 ± 1,9
<i>Ph. chrysosoloma</i>	14,3 ± 2,8
<i>Inonotus obliquus</i>	16,9 ± 3,2
<i>I. radiatus</i>	7,8 ± 3,5
<i>Trichaptum laricinum</i>	11,6 ± 1,9
<i>T. abietinus</i>	2,6 ± 1,3
<i>Cerrena unicolor</i>	6,9 ± 0,6
<i>Fomes fomentarius</i>	6,6 ± 1,1
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	2,5 ± 0,6
<i>Stereum sanguinolentum</i>	1,6 ± 0,6
<i>Fiptoporus betulinus</i>	1,0 ± 0,5
<i>Fomitopsis pinicola</i>	1,0 ± 0,4

Ph. igniarius coll. в гипоарктических² редколесьях как и в пойменных лесах Ямала - самый массовый вид, из числа тех что развиваются на бересовой древесине. Субдоминантами по отношению к нему выступают в данных условиях *I. obliquus*, *P. betulinus*, *F. fomentarius*.

Аналогичный комплекс доминирующих деструкторов древесины бересы отмечен нами и в окрестностях п. Октябрьский (табл. 27). Здесь нами был обследован, как уже отмечалось выше, сравнитель но небольшой лесной массив, переходный по своему характеру между растительностью³ водоразделов и пойм рек.

В силу низкой представленности в гипоарктических редколесьях ольхи и ив, оценка численности грибов, развивающихся только на древесных остатках данных пород нами не проводилась. Однако, в соответствии с данными таблицы 22 можно сказать, что в этих

² - *violaceus* лишь 4. На древесине лиственниц первый вид был найден 37 раз, а второй 6. Поэтому мы сочли целесообразным в таблицах численности грибов и в тексте указывать лишь *T. laricinum*, как преобладающий вид, добавляя *coll.* По последнее указывает на то, что численность данного вида и *T. fusco-violaceus* дана суммарно.

условиях на ольховой древесине наиболее часто встречающимися видами являются *P. nivea* и *P. aurantiaca* .

Таблица 27
Численность ксилотрофных базидиальных грибов в окрестностях п. Октябрьский

В и д	экз/га
<i>Phellinus igniarius</i> coll.	62,2 ± 5,9
<i>Ph. chrysoluma</i>	2,6 ± 0,9
<i>Inonotus obliquus</i>	24,9 ± 3,9
<i>I. radiatus</i>	16,3 ± 5,3
<i>Fomes fomentarius</i>	15,5 ± 4,7
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	11,0 ± 3,3
<i>Cerrena unicolor</i>	5,9 ± 1,6
<i>Piptoporus betulinus</i>	3,4 ± 1,6
<i>Caloporus dichrous</i>	2,2 ± 0,4
<i>Trichaptum laricinus</i>	1,6 ± 1,0
<i>T. abietinus</i>	1,2 ± 0,73
<i>Trametes hirsuta</i>	1,5 ± 0,9

В пойменных лесах р. Полуй нами отмечен еще один комплекс доминирующих видов, наиболее отличающийся от всех вышеописанных. (табл. 25). В данных условиях доминирующими деструкторами древесины ели являются *T. laricinus* coll. ³, *Fomitopsis pinicola* , а субдоминантами являются *G. veparium*, *Ph. chrysoluma*, *T. abietinus* . Древесина лиственницы в пойме р. Полуй разрушается главным образом *T. laricinus* coll . Вторым по численности на данной древесине видом является *Ph. chrysoluma* .

Процессы разложения древесины березы в лесах поймы р. Полуй протекают при определяющем значении *Ph. igniarius* coll и *F. fomentarius* , которые отличаются наиболее высокой здесь численностью (табл. 25). Субдоминантами в данных процессах выступают *P. betulinus*, *I. obliquus* .

Ph.igniarius - самый массовый вид из консортов ив. Из гри-

³ - В пойменных лесах р. Полуй, также как и в гипоарктических редколесьях, преобладает *T. laricinus* . Отношение встречаемости *T.fusco-violaceus* и *T. laricinus* составляет 1 : 3.

бов, развивающихся на древесине ольхи, наибольшей численностью в июле 1980 года отличался *I. radiatus* (табл. 25). Субдоминантами по отношению к нему выступали *Ph. igniarius* и *P. aurantiaca*. *P. nivea* в этот период проведения исследований был представлен лишь единичными экземплярами. Однако дополнительные исследования в сентябре 1983 года показали, что в пойме р. Полуй основным деструктором древесины ольхи следует рассматривать *P. nivea*, а не *I. radiatus*. Согласно материалам двух маршрутных учетов, проведенным в это время, численность *P. nivea* (353,4 экз/га) многократно превышает численность *I. radiatus* (5,4 экз/га). Следовательно, во всех биотопах лесотундровой зоны Северного Приобья древесина ольхи кустарной разрушается при доминирующей роли в этих процессах *P. nivea*.

Все вышеизложенное позволяет выделить группу видов ксило-трофных грибов, имеющих наибольшее биогеоценотическое значение в экосистемах Приобской лесотундры. Это *Trichaptum laricinum* coll., *Phellinus chrysoloma*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Fomitopsis pinicola*, *Stereum sanguineum* (ведущие деструкторы древесины хвойных) и *Phellinus igniarius* coll., *Inonotus obliquus*, *I. radiatus*, *Daedaleopsis confragosa*, *Plicatura nivea*, *Peniophora aurantiaca*, *Piptoporus betulinus*, *Fomes fomentarius* (ведущие деструкторы древесины лиственных пород).

Пути микогенного разложения древесины в лесотундре

В.Л. Частухин и М.А. Николаевская [49], уделявшие очень много внимания изучению сукцессий грибов в ходе разложения древесины, выявили, на наш взгляд, два основных пути микогенного разложения древесины. Первый из них включает три этапа: начальная фаза разложения, связанная с деятельностью деревоокрашивающих грибов; фаза основного разложения, вызываемая сапротрофными, в основном, трутовыми грибами; заключительная фаза, протекающая чаще всего под влиянием шляпочных грибов подстилочных сапротрофов. Этот путь микогенного разложения древесины может быть назван сапротрофным и его схема широко известна и признана.

Менее известна и редко упоминается иная схема сукцессии, описанная В.Я. Частухиным, М.А. Николаевской [48], характеризующая другой путь микогенного разложения древесины. В этом случае разложение древесины протекает при участии паразитических дереворазрушающих грибов: первая фаза – паразитические дереворазрушающие грибы; вторая фаза – сапротрофные базидиальные дереворазрушающие грибы; третья фаза, реализуемая шляпочными грибами. Такой путь разложения древесины наблюдается в случае поражения ослабленных деревьев паразитами. Для удобства нашего дальнейшего изложения мы будем называть его фитопатогенным. Он интересен еще и тем, что для него, как нам думается, не обязательны все три фазы. Если дерево поражается факультативными паразитами, то вторая фаза может быть невыражена или совсем отсутствовать, так как эти грибы не отмирают с гибелю деревьев, продолжают существовать уже как сапротрофы. Поэтому фитопатогенный путь разложения древесины может включать всего две фазы.

На Ямале ведущие леструкторы древесины лиственницы, березы, ив – *Pellinus igniarius* coll., *Ph. chrysoloma*, *Inonotus obliquus* – являются факультативными паразитами древесных. Они начинают развиваться еще на живом дереве, вызывая разрушение древесины центральных частей ствола, а после гибели дерева некоторое время существуют как сапротрофы. На живых лиственницах в поймах рек Ямала встречается и *S. sanguinolentum*.

По нашему мнению, участие в разложении древесины ксилотрофных грибов факультативных паразитов и тем более выход их на лидирующие позиции в данных процессах придает последним ряд особенностей. Во-первых, процессы разложения начинаются задолго до гибели дерева. В результате этого, значительная часть стволовой древесины разрушается грибами еще при жизни дерева. Так, нами показано, что в условиях Приобской лесотундры от 20% до 80% стволовой древесины вегетирующих елей, берез, лиственниц, ив в той или иной мере уже подвержено разрушению *Ph. igniarius* coll., *Ph. chrysoloma*, *I. obliquus* (табл. 28). Во-вторых, в результате деятельности паразитических дереворазрушающих грибов уменьшается продолжительность жизни деревьев, т.е. ускоряется поступление древесины в "цепи разложения" лесных биогеоценозов. В-третьих, после гибели дерева в толще древесины уже существует хорошо развитый мицелий грибов, что обеспечивает последующее активное разложение древес-

Таблица 28

Объем стволовых гнилей (в % от объема ствола), вызываемых ксилотрофными грибами факультативными паразитами у вегетирующих деревьев в Приобской лесотундре.

Порода и количество проанализированных деревьев	Общий объем стволовой гнили	Объем гнилей с разной степенью разложения древесины			
		1	2	3	4
<i>Phellinus igniarius</i> coll.					
Береза n = 6	33,3	4,0	23,9	5,4	0,0
Ива n = 14	43,8	14,9	22,9	6,0	0,0
<i>Inonotus obliquus</i>					
Береза n = II	23,0	13,6	6,5	2,8	0,1
<i>Phellinus chrysosoloma</i>					
Ель n = 4	79,4	28,4	14,2	26,4	10,4
Лиственница n = I	54,8	13,1	7,1	16,5	18,3

Примечание: 1 - древесина, сохранившая механическую прочность, но изменившая окраску; 2 - древесина частично потерявшая механическую прочность, распадается на кусочки; 3 - древесина при растирании пальцами скатывается в комочки; 4 - древесина полностью утратившая механическую прочность с большими пустотами.

сины. Все это, на наш взгляд, ведет к интенсификации биологического круговорота в лесных биогеоценозах Субарктики [22].

Действительно, интенсивность круговорота элементов, входящих в состав древесины, определяется, прежде всего, продолжительностью жизни древесных растений и временем, необходимым для полного разложения древесины. Деятельность паразитических дереворазрушающих грибов объективно направлена на уменьшение жизни деревьев и сокращение времени разложения древесины.

В лесах Хадыта-Яха при участии факультативных паразитов разрушается около 30% древесных остатков ели, 54% лиственницы, до 98% березы и 58% ив (табл. 29). В среднем, примерно 60% всех древесных остатков березы, ив, лиственницы, поступающих в цепи разложения лесов Хадыта-Яха разрушается при участии ксилотрофных грибов факультативных паразитов.

Близкая величина получена и для лесов Яходы-Яха. Здесь с участием паразитических дереворазрушающих грибов разрушается около 60% древесины березы, 55% лиственницы и 90% древесных остатков ив, что составляет в среднем около 70% всех древесных остатков этих трех пород (табл. 29).

Таблица 29

Процент древесных остатков, разрушаемых при участии паразитических дереворазрушающих грибов.

Древесина	Пойменные леса			Гипоарктические редколесья во-доразделов
	Хадыта-Яха	Яходы-Яха	р. Полуй	
Ели	30	-	13	8
Лиственница	54	55	24	8
Березы	98	60	42	50
Ив	58	90	89	-
Ольхи	2	5	22	-

В разложении древесины ольхи паразитические дереворазрушающие грибы играют на Ямале весьма незначительную роль. С их участием в этих условиях разрушается от 2 до 5% древесных остатков ольхи (табл. 29). Разложение древесины ольхи как и разложение еловой древесины протекает при определяющем значении сапротрофных дереворазрушающих грибов.

Таким образом, на Ямале микогенное разложение древесины различных пород реализуется разными путями. Разложение древесины ели, ольхи идет в основном по сапротрофному пути разложения, а древесины лиственницы, березы, ив по фитопатогенному.

В гипоарктических редколесьях лишь процессы разложения древесины березы протекают при значительной роли в них ксилотрофных грибов факультативных паразитов — *Ph. igniarious coll.*, *I. obliquus*. При их участии здесь разрушается около 50% древесных остатков березы (табл. 29). Значимость *Ph. chrysosoma* в разложении древесины лиственницы, в сравнении с лесами Ямала, резко снижается. С участием этого вида в гипоарктических редколесьях разрушается около 8% древесных остатков лиственниц и столько же елей (табл. 29).

Одним из слабых мест, принятой в работе методики учета численности грибов, является невозможность учить грибы, если отсутствуют их плодовые тела. Как показывают материалы таб-

лицы 30, в гипоарктических редколесьях у 27% вегетирующих лиственниц, 13% елей, 27% берез, внешне не имеющих признаков поражения грибами, обнаруживается "скрытая гниль". Всегда с данными "гнилой" являются уже упоминавшиеся *Ph. igniarious* coll., *Ph. chrysoloma*, *I. obliquus*. С учетом этого обстоятельства численность названных видов при проводимых нами учетах занижается. Соответственно, оказывается заниженной и их биогеоценотическая роль. Однако даже с учетом данной поправки мы не можем считать преобладающим в гипоарктических редколесьях тот путь микогенчного разложения древесины ели, лиственницы в начале которого стоят паразитические ксилотрофные грибы.

Таблица 30

Встречаемость "скрытой стволовой гнили" в гипоарктических редколесьях Приобской лесотундры.

Древесная порода	Общее количество обследованных деревьев шт	Число деревьев без признаков поражения шт	Деревья со скрытой гнилью	
			шт	%
Лиственница	15	11	4	27%
Ель	15	13	2	13%
Береза	15	11	4	27%

Все эти материалы свидетельствуют, что в гипоарктических редколесьях происходит снижение значимости фитопатогенного пути разложения древесины и переключение процессов разложения в основном на сапротрофный путь.

В лесах поймы р. Полуй сапротрофный путь разложения становится основным путем разложения практически всех видов древесины. Здесь при участии паразитических видов ксилотрофных грибов разрушается от 13 до 42% древесных остатков лиственницы, ели, березы, ольхи (табл. 29). Все доминирующие виды деструкторов древесины в лесах р. Полуй за исключением *Ph. igniarious* coll. являются сапротрофами.

Лишь древесина ив в лесах р. Полуй, также как и в поймах рек Ямала, разрушается в основном *Ph. igniarious* факультативным паразитом. При участии этого вида разрушается до 90% древесины ив (табл. 29).

Все вышеизложенное свидетельствует, что преобладающие пу-

ти разложения древесины большинства пород в северной и южной частях лесотундры оказываются различными: в северных частях лесотундры чаще всего преобладает фитопатогенный путь разложения древесины, а в южной ее части основным является сапротрофный.

Скорость сапротрофного разложения древесины в лесотундре

До настоящего времени практически отсутствуют данные о скорости биологического разложения древесины в экосистемах лесотундры Евразии. Работа Л.К. Казанцевой [11] единственная дает некоторое представление об интенсивности разложения древесины в лесотундровой зоне Полярного Урала. Более подробные материалы содержатся в ее кандидатской диссертации [12]. По ее данным в горнолесном поясе за 2 года минерализация ветвей ольхи составляла 6,2%, лиственницы и ели 8,9–9,9%. В подгольцовом поясе за это же время минерализация веточного опада ольхи составила 8,2%, а лиственницы 6,5%. Таким образом, в лесотундре – вой зоне Полярного Урала за год минерализация веточного опада составляет 3–5%.

В своей работе мы сделали особый акцент на изучение скорости процессов разложения древесины в различных типах биотопов Приобской лесотундры. Полученные нами материалы представлены в таблице ЗI. Они свидетельствуют, что скорость разложения древесины (фактически скорость ее минерализации, так как по принятой в работе методике разложение оценивается по убыли веса образцов) варьирует от района к району, а также в зависимости от породы древесины.

В лесах Хадыта-Яха наиболее быстро минерализуется веточный опад ольхи: за три года минерализуется около 25% древесины (табл. ЗI). Ветви ели, березы извилистой и карликовой минерализуются с одинаковой скоростью и более медленно чем древесина ольхи. С аналогичной интенсивностью протекает минерализация древесных остатков карликовых ив и березы в ерниковой тундре, соседствующей с лесами Хадыта-Яха: 13–15% за три года (табл. ЗI). Скорость разложения древесины лиственницы в пойме Хадыта-Яха идентична скорости разложения древесины ели и березы карликовой, но статистически достоверно ниже ($t = 2,45$; $K = 68$) чем скорость разложения древесины березы изви-

листой (табл. ЗI).

Таблица ЗI

Скорость разложения древесины в Приобской лесотундре, % потери вещества образцами древесины, пролежавшими в подстилке три года.

Древесина	Пойменные леса		Гипоарктические редколесья	Ерниковая тундра
	Хадыта-Яха	Яходы-Яха		
ольхи куотарной	24,8 ± 0,66	14,0 ± 1,0	-	-
лиственница сибирской	11,3 ± 0,63	0,97 ± 0,3	7,4 ± 0,8	-
ели сибирской	12,7 ± 0,45	-	8,5 ± 1,0	-
березы извилистой	13,6 ± 0,69	10,6 ± 1,0	7,5 ± 0,8	-
березы карликовой	12,1 ± 0,75	-	-	13,4 ± 0,98
карликовых ив	-	-	-	14,5 ± 1,19

В лесах Яходы-Яха процессы минерализации древесины ольхи, лиственницы протекают значительно менее интенсивно чем в лесах Хадыта-Яха (табл. ЗI). За трехлетний период нахождения в подстилке ветвей лиственницы сколь-либо существенного их разложения не произошло (табл. ЗI). Это интересное явление мы склонны объяснить крайне низкой в пойме Яходы-Яха численностью сапрофитных дереворазрушающих грибов консортов лиственницы: все они встречены в пойме данной реки в единичных экземплярах. Это, как мы считаем, и ведет к крайнему замедлению процессов разложения древесины лиственницы в лесах Яходы-Яха.

Минерализация древесины березы в лесах Яходы-Яха протекает с меньшей - примерно в 1,3 раза - интенсивностью чем в пойме Хадыта-Яха ($t = 2,48$; $k = 68$).

В гипоарктических редколесьях надпойменных террас и водоразделов минерализация древесины лиственницы, ели, березы проходит с одинаковой скоростью - 7-9% за три года -, которая в целом ниже чем в лесах Ямала. (табл. ЗI). В среднем, скорость разложения одноименных древесных остатков в пойменных лесах Ямала примерно в 1,5 раза выше, чем в гипоарктических редколесьях. Единственное исключение из этого правила - крайнее замедление темпов разложения древесины лиственницы в лесах Яходы-Яха.

В Приобской лесотундре минерализация древесины хвойных в год составляет, в среднем, 2,2-3,5%, лиственных 3,5-6,3%. Это соответствует установленным темпам минерализации древесины на Полярном Урале. Экстраполировав полученные за трех летний срок темпы минерализации на будущее, можно, разумеется весьма приблизительно, определить время, необходимое для полного разложения. Оно составит 29-45 лет для веточного опада хвойных и 16-29 лет для опада лиственных. Темпы минерализации древесины снижаются в ряду: леса Хадыта-Яха, лесные массивы Яходы-Яха, гипактические редколесья надпойменных террас и водоразделов.

Заключение

Лесные экосистемы, находящиеся на полярной границе их распространения, имеют ряд специфических для них черт биологического круговорота. Уникальность экологической ситуации в данных условиях связана, прежде всего, с тем, что в лесотундре грибы являются практически единственными деструкторами древесины. Другими словами, в лесотундре имеет место чисто микогенное разложение древесины. Поэтому, роль ксилотрофных базидиальных грибов в лесах Сибири чрезвычайно велика и их изучение необходимо для понимания особенностей биогеоценозов лесотундры.

Флора ксилотрофных базидиальных грибов Приобской лесотундры, насчитывающая в своем составе 106 видов, представляет собой относительно молодое, миграционное по своему происхождению образование, существующее в экстремальных условиях. Ведущими семействами во флоре являются *Poriaceae*, *Corticiciaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Tricholomataceae*, *Steccherinaceae*, *Tremellaceae*, на долю которых приходится выше 80% всех видов.

Сообщества ксилотрофных грибов разных биотопов различаются по числу и составу видов, но общим для них является следующее. Их физиономическое своеобразие определяется преобладанием видов с однолетними плодовыми телами и тем, что многолетники представлены практически только видами с латерально-прикрепленными карпофорами. Общей чертой для них является и групповой, контагиозный тип распределения особей в пределах популяций их составляющих.

Биогеоценотическая роль ксилотрофных грибов далеко не равнозначна. В составе сообществ ксилотрофных грибов можно выделить несколько групп видов, сходных в трофическом отношении. Объем и количество данных трофических групп варьирует в зависимости от экологических условий. Поэтому трофическая структура сообществ зависит от биотопа.

Ксилотрофные базидиальные грибы проявляют в лесотундре высокую субстратную специализацию. Около 50% всех видов, известных для лесотундры, в своем существовании связаны только с какой-либо одной древесной породой. Наибольшее число таких видов характерно для консорций березы и ели. Уровень видового сходства консортов разных пород не превышает, как правило, 50%.

Большая часть ксилотрофных грибов в лесотундре консортивно связана с лиственными породами - 65%. Видовой состав консортов хвойных и лиственных пород практически полностью различен. В силу всего этого, древесина разных пород разрушается в значительной мере дифференцированными по видовому составу группами грибов.

Доминирующими видами в экосистемах Приобской лесотундры являются *Trichaptum laricinum*, *Phellinus chrysoloma*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Fomitopsis pinicola* (ведущие деструкторы древесины хвойных) и *Phellinus igniarius coll.*, *Daedaleopsis confragosa*, *Plicatura nivea*, *Peniophora aurantiaca*, *Fomes fomentarius*, *I. obliquus* (ведущие деструкторы древесины лиственных пород).

Концентрация доминирования в сообществах ксилотрофных грибов относительно невелика и имеет тенденцию снижаться при переходе от северной части лесотундры к ее южной полосе. Соответственно этому, видовое разнообразие сообществ возрастает с севера на юг. В пределах каждой из трофических групп концентрация доминирования выше чем в сообществе в целом. Для трофических групп характерна, как правило, хорошо выраженная монодоминантность.

По своим экологическим особенностям доминантные виды делятся на две группы - факультативных паразитов и сапротрофов. Первые имеют важное значение в процессах разложения древесины в северной части лесотундры, а вторые явно преобладают в ее южной полосе. В силу этого, преобладающие пути микогенного разложения древесины в разных частях лесотунды оказываются различными. В южной части лесотундры преобладает сапротрофный путь разложения, а в северной фитопатогенный.

Разложение древесины в лесотундровых экосистемах протекает медленно и для полной минерализации даже веточного опада требуется десятки лет. С наибольшей интенсивностью древесина минерализуется в лесах пойм рек Южного Ямала. Здесь наибольшей интенсивностью отличается биологический круговорот ольшаников, наименьшей лиственничников. В зависимости от скорости минерализации древесины все исследуемые биотопы можно расположить следующим образом: леса Хадыта-Яха, лесные массивы Яходы-Яха, гипоарктические редколесья надпойменных террас и

водоразделов. Биологический круговорот по последних отличается наибольшей заторможенностью.

Биологический круговорот лесотундровых экосистем характеризуется не только заторможенностью, но и повышенной уязвимостью. Причины этого, на наш взгляд, следующие. Во-первых, хорошо выраженная монодоминантность в трофических группах грибов, т.е. отсутствие экологических дублеров доминантным видам. Во-вторых, высокая специфичность деструкторов разных пород, что затрудняет или делает вообще невозможным переключение грибов с одного субстрата на другой. В-третьих, жесткость внешних условий, очевидно, пессимальных для большинства видов грибов. Это не позволяет им достигнуть того уровня численности, чтобы компенсировать ослабление по тем или иным причинам биогеоценотических позиций видов, занимающих более высокие места в иерархической структуре численности.

Изложенные в данной работе материалы дают возможность сделать некоторые выводы практического характера. В частности, мы думаем, что традиционные методы ведения лесного хозяйства в условиях лесотундры не совсем приемлемы.¹ Это вызвано прежде всего тем, что дереворазрушающие грибы обычно рассматриваются лесоводами как нежелательные компоненты леса. В лесотундре же грибы играют исключительно важную роль — являются единственными деструкторами древесины. Более того, во многих случаях доминантные виды являются факультативными паразитами древесных. Многие же традиционные фитопатологические мероприятия ориентированы главным образом против них. Поэтому, как мы считаем, при разработке систем ведения лесного хозяйства в при-тундровых лесах необходимо учитывать место ксилографных базидиальных грибов в экосистемах лесотундры.

Далее. Медленные темпы минерализации древесины в лесотундре указывают на ограниченные возможности самоочищения экосистем этой зоны. В силу этого, все хозяйствственные мероприятия, в результате которых остается много древесины, сопряжены с риском выключения ее на длительное время из биологического круговорота. Это, думается, также надо учитывать при планировании хозяйственную деятельность в лесотундровой зоне.

Литература .

1. Аврамчик М.Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности.- Бот. ж. 1969, 54, № 3, с. 410-420.
2. Бондарцев А.С. Трутовики (научн. результаты экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал в 1909 г под начальством О.О. Баклунда). Зап. императорской АН, физ-мат отдел, Петроград, 1916, сер. 8, 28, № 23, с.3.
3. Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953, II06 с.
4. Бондарцева М.А. Принципы выделения жизненных форм у грибов. Экология, 1972, № 5, с. 52-58.
5. Бондарцева М.А. Жизненные формы базидиальных макромицетов. В кн.: Новости систематики низших растений. Л.: 1974, II, с. 29-40.
6. Васильков Б.П. Ксилофитные грибы Восточноевропейской и Западносибирской лесотундр. Бот.ж., 1966, 51, № 5, с. 660-669.
7. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967, 358с.
8. Давыдкина Т.А. Стереумовые грибы Советского Союза.Л.: Наука, 1980, I43 с.
9. Западная Сибирь. / отв. ред. Г.Д. Рихтер /. М.: Изд-во АН СССР, 1963, 488 с.
10. Имшенецкий А.А. Микробиология целлюлозы. М.: Изд-во АН СССР, 1953, 438 с.
- II. Казанцева Л.К. К вопросу о скорости распада древесины некоторых пород в Условиях Полярного Урала. В сб.: Экология растений и геоботаника. Свердловск.: УФАН СССР, 1970, с. 83-86.
12. Казанцева Л.К. Микофлора Полярного Урала и ее роль в начальных стадиях распада древесины. Автореф. канд. биол. наук. Свердловск.: УНЦ АН СССР.Институт экологии растений и животных, 1971.
13. Каламээс К.А. Положение грибных группировок в структуре экосистем. Симп. Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. докл. Л.: Наука, 1977, с. 6-7.

14. Комплексное районирование лесов Тюменской области (Методические рекомендации). Свердловск.: (УНЦ АН СССР), 1980, 87 с.
15. Крючков В.В. Крайний Север: проблемы рационального использования природных ресурсов. М.: Мысль, 1973, 184 с.
16. Кулай Г.А., Ищенко Н.Ф. Состав и динамика микрофлоры почв лесотундры. В сб.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск.: УНЦ АН СССР, 1974, с. 72-86.
17. Лесков А.И. Северный предел распространения кедра (*Pinus sibirica* Mayr.) и сосны (*Pinus sylvestris* L.) в бассейне р. Полуя. Бот. ж. 1935, 20, № I, 95-100.
18. Лесков А.И. Очерк растительности долины р. Полуя. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 1938, геоботаника, М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940, вып. 4, с. 277-337.
19. Лесков А.И. Фитоценологический очерк редколесий бассейна р. Полуя. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 1938, геоботаника, М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940, вып. 4, с. 253 - 276.
20. Мамаев Б.М. Основы биологических связей насекомых с разлагающейся древесиной. Ж. общ. биол., 1974, 35, № I, с. 51 - 57.
21. Марков К.К., Бурашникова Т.А., Муратова М.В., Суетова И.А. Климатическая модель и географические зоны времени голоценового оптимума на территории СССР. В кн.: Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981, с. 230-240.
22. Мухин В.А. Биогеоценотическое значение дереворазрушающих грибов факультативных паразитов в пойменных лесах Субарктики. В сб.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. (Тез. докл.) Свердловск.: 1980, с. 67-69.
23. Мухин В.А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Лесоведение, 1981, № I, с. 46 - 53.
24. Мухин В.А. Особенности флорогенеза трутовых грибов лесотундровых редколесий Западной Сибири. Биол. пробл. Севера. 9-й Симпоз. Тез. докл. ч. I, Сыктывкар,

1981, с. 68.

25. Мухин В.А. Доминирующие виды ксилотрофных базидиальных грибов в горных лесах предлесотундрового типа на Полярном Урале. В сб.: Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий.Ч. II, Растительность высокогорий (тез. докл.). Свердловск.: УНЦ АН СССР, 1982, с. 59.
26. Мухин В.А., Степанова Н.Т. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в процессе минерализации древесины. В сб.: Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. Свердловск.: УНЦ АН СССР, 1979, с. 109 - 116.
27. Мухин В.А., Степанова Н.Т. Трутовые грибы Приобской лесотундры. Микол. и фитопатол., 1982, № I, с.12-16.
28. Мухин В.А., Ольшванг В.Н. Разложение древесины в пойменных лесах Ямала. Экология, 1983, № I, с. 44 - 48.
29. Наплекова Н.Н. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск.: Наука СО АН СССР, 1974, 250 с.
30. Одум Е. Основы экологии, М.: Мир, 1975, 740 с.
31. Ольшванг В.Н. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре. В сб.: Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск.: УНЦ АН СССР, 1977, с. 31-71.
32. Ольшванг В.Н. Дендрофильные насекомые в лесотундре. Тез. докл. всесоюзн. конференции Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах. Красноярск.: 1980, с. 102-103.
33. Пармасто Э.Х. Жизненные формы высших базидиальных грибов. IV Симпоз. прибалтийских микологов и лихенологов "Проблемы изучения грибов и лишайников". Тез. докл. Тарту, 1965, с. 64-68.
34. Пармасто Э.Х. Трутовые грибы Севера Советского Союза. Миккол. и фитопатол., 1967, 4, № I, с.280-286.
35. Пармасто Э.Х. Конспект системы кортициевых грибов. Тарту, 1968, 26I с.
36. Пармасто Э.Х. Основные вопросы систематики порядка *Aphylophorales*. Миккол. и фитопатол., 1969, 3, № 4, с. 322-330.
37. Песенко Ю.Л. Принципы и методы количественного анализа

- фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982, 287 с.
38. Пешкова Н.В. Продуктивность растительных сообществ стационара "Хаднта" и влияние грызунов на травяной покров полигонов. В сб.: Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск.: УНЦ АН СССР, 1977, с. I34-I45.
39. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, 399с.
40. Работнов Т.А. О консорциях. Бюлл. МОИП отд. биологии, 1969, 74, (4), с. I09-II6.
41. Райтвир А.Г. Определитель гетеробазидиальных грибов (*Heterobasidiomycetidae*) СССР. Л.: Наука, 1967, II3с.
42. Ребристая О.В. Флора Востока Большевемельской тундры. Л.: Наука, 1977, 334 с.
43. Степанова Н.Т., Сирко А.В. О микофлоре Полярного Урала. Микол. и фитопатол., 1970, 4, № 5, с. I 409-412.
44. Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979, 100 с.
45. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974, 244с.
46. Турков В.Г. Динамика биогеоценотического покрова. Многовековые смены. Свердловск.: УРГУ, 1980, 60с.
47. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980, 327с.
48. Частухин В.Я., Николаевская М.А. Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных полосах. Тр. БИН АН СССР, Л.: 1953, сер. II, вып. 8, с. 20I-326.
49. Частухин В.Я. и Николаевская М.А. Биологический распад и рециклиз органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969, 326 с.
50. Eriksson J. & Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. v.2. Aleurodiscus-Confertobasidium. Fungi-flora - Oslo - Norway, 1973, 261 p.
51. Eriksson J. & Ryvarden L. The Corticiaciaceae of North Europe. v. 3. Coronicium - Hypoderma. Fungi-flora-Oslo-Norway, 1975, 287-545 p.

52. Eriksson J. & Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. v.4. *Hyphodermella*-*Mycoacia*. Fungiflora-Oslo-Norway, 1976, pp. 549-886.
53. Eriksson J., K. Hjortstam & Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. v.5. *Mycoaciella*-*Phanerochaete*. Fungiflora-Oslo-Norway, 1978, pp. 889-1047.
54. Eriksson J., K. Hjortstam & Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. v. 6. *Phlebia*-*Sarcodontia*. Fungi-flora - Oslo - Norway, 1981, 1051 - 1276 p.
55. Ginns J.A. A monograph of the genus Coniophora (Aphyllophorales, Basidiomycetes). Opera Botanica, 1982, 61, 61 p.
56. Jülich W. & Stalpers J.A. The resupinate non-poroid Aphyllophorales of the temperate Northern Hemisphere. Amsterdam, Oxford, New York, 1980, 335 p.
57. Levins R. Evolution in changing environments some theoretical explorations. Press. Princeton, New Jersey, 1968, 120 p.
58. Moser M. Kleine Kryptogamenflora. b B.11. Pilze. T. b/2: Basidiomyceten 11. Die Röhrlinge und Blätterpilze (Agaricales). Jena, 1967, 443 p.
59. Niemelä T. On Fennoscandian Polypores. IV. *Phellinus ignarius*, *P. nigricans* and *P. populincola*, n. sp. Ann. Bot. Fennici, 1975, 12, pp. 93-122.
60. Oberwinkler F. Die Gattung *Tubulicrinis* Donk s.l. (Corticiaceae). Sonderdruck aus Zeitschrift für Pilzkunde, 1965, B.31, H.1/2, pp. 14-47.
61. Pianka E.R. The structure of lizard communities. Ann. Kew. Ecol. Syst., 1973, 4, pp. 53-74. ..
62. Riedl H. Die Lebensformen der Pilze. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math-naturwiss. Kl., 1971, Abt. 1, 179, 7, pp. 77 - 101.
63. Ryvarden L. The Polyporaceae of North Europe. v. 1. *Albatrellus* - *Incrustiporia*. Fungiflora - Oslo - Norway, 1976, 218 p.
64. Ryvarden L. The Polyporaceae of North Europe. v. 2. *Inonotus* - *Tyromyces*. Fungiflora - Oslo - Norway, 1978, pp. 218 - 507.