

УДК 574.42

**ПУТИ МИКОГЕННОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ
В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ
ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ РЕСПУБЛИКИ АБХАЗИЯ***С.И. Хачева*

В статье рассмотрены пути микогенного разложения древесины (сапротрофный, фитопатогенный, коррозионный и деструктивный) в различных лесных экосистемах на особо охраняемых природных территориях Республики Абхазия в связи с эколого-биологическими особенностями ксилотрофных грибов. Приведены данные о характере распределения афиллофороидных грибов по типам леса, их распространении в зависимости от условий местообитания в высотном интервале от 5 до 1980 м над уровнем моря. Впервые проведено методическое изучение видового состава афиллофороидных грибов, определены закономерности субстратной приуроченности и выявлен доминантный комплекс видов грибов, осуществляющий деструкцию основных древесных субстратов в различных лесных ассоциациях.

Ключевые слова: биоразнообразие, афиллофороидные грибы, сукцессии.

Введение

Афиллофороидные грибы являются важным структурным элементом экосистем. Как группа гетеротрофных организмов, они осуществляют ту часть круговорота веществ, связанную с процессами гумификации и минерализации, выполняя функцию деструкции древесины в лесных биогеоценозах.

В настоящей статье рассматривается процесс микогенного разложения древесины и формирование группировок афиллофороидных грибов в зависимости от экологических условий местообитания, характера субстрата и степени его деструкции.

Республика Абхазия (РА) занимает центральную часть Черноморского побережья Кавказа, и здесь на относительно небольшой территории Западного Кавказа встречается все разнообразие почв, климата и растительности от субтропиков до вечных снегов. Общая площадь заповедных земель в Абхазии составляет почти 10% территории страны.

Исследования проводились на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Республики Абхазия: Пицундо-Мюссерском заповеднике и Рицинском реликтовом национальном парке (РРНП), во всех высотных лесорастительных поясах, диапазон высот составляет от 5 до 1980 м н.у.м. Пицундо-Мюссерский заповедник был создан в 1966 г., его площадь составляет 3761 га. В связи с пестротой экотопологических условий фитоландшафты исследуемой территории отличаются большим разнообразием [1]. РРНП организован в 1996 г. специальным решением правительства РА на базе бывшего Рицинского заповедника. РРНП располагается на южном склоне западной части Большого Кавказа и занимает

важное место не только в масштабах Кавказа, но и во всей цепи гор Евразии, так как является частью Колхиды, одного из самых крупных рефугиумов в северном полушарии. На территории РРПП сконцентрированы уникальные объекты природы и особенно растительного мира, составляющие ценнейший генофонд планеты. Древняя изоляция этого района, расположенного на южном макросклоне Кавказа, обращенном к Черному морю, привела к исключительному своеобразию флоры, обилию третичных реликтов, высокому уровню эндемизма.

Материал и краткая методика работы

Изучение микобиоты проводилось в течение вегетационных периодов с июня по октябрь 2010–2013 гг. Учет и сбор плодовых тел грибов производился как на валежной древесине различных стадий разложения, так и на живых деревьях. Ксилотрофные грибы учитывались на постоянных пробных площадях и на маршрутах протяженностью до 3–6 км, при этом за счетную единицу принималась заселенная единица субстрата [2]. При определении стадий деструкции древесины и, соответственно, выделении сукцессионных стадий грибных сообществ использовалась пятибалльная шкала, предложенная П.В. Гордиенко [3]:

- 1) древесина с плотной корой, отмершая в текущем году;
- 2) древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции;
- 3) верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала;
- 4) разложение, проникает на значительную глубину, гниль пластинчатая или призматическая;
- 5) остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников.

Определение стадий деструкции древесины указывалось как для мелких веточек, так и для крупномерного валежа. Рассматривая крупномерный валеж, необходимо отметить, что здесь существуют серии микроместообитаний, отличающиеся по температурным и влажностным характеристикам. Соответственно, разные участки древесины заселяются разными видами ксилотрофных грибов и разлагаются с различной скоростью. В этом случае степень деструкции древесины в пределах одной единицы субстрата можно оценить по-разному – от 2 до 4 баллов [4].

Определение грибов осуществлялось в Институте экологии и природопользования Казанского федерального университета, Абхазском государственном университете, лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Латинские названия грибов приведены в соответствии с «Индексом грибов» (Index Fungorum, <http://www.indexfungorum.org/>, июнь 2014 г.).

Результаты и их обсуждения

Разложение древесины является сложным процессом, динамика которого определяется многими факторами. В разложении древесины участвуют бактерии, беспозвоночные и грибы, но каждая из этих групп организмов играет специфическую роль в процессе. Бактерии на начальных этапах разложения не могут иметь определяющего значения, так как лигнин препятствует контакту

бактерий с целлюлозой. Беспозвоночные животные включаются в процесс разложения с самого начала, хотя их деятельность носит ограниченный характер и связана с незначительным разрушением заболонной древесины, коры и луба. Третья группа редуцентов древесины – афиллофороидные грибы [5]. Заселение древесных остатков ксилотрофными базидиомицетами является одним из основных факторов, контролирующих интенсивность биологического разложения древесины в естественных условиях [6]. Особенностью дереворазрушающих грибов, определяющей их роль в процессах разрушения древесины, является наличие специфических ферментов, воздействующих на сложный лигно-целлюлозный комплекс [7]. В зависимости от характера природы разложения дереворазрушающие грибы подразделяются на две группы: целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие. Целлюлозоразрушающие грибы вызывают так называемое деструктивное разложение древесины, именуемое также красной или бурой гнилью, и разлагают только целлюлозу (полисахариды). Лигнинразрушающие грибы кроме целлюлозной части древесины разлагают также и лигнин и вызывают коррозионное разложение древесины, которое называется белой гнилью или в случае образования заметных ямок в древесине пестрой гнилью [8]. Необходимо отметить, что лигнинразрушающие грибы самостоятельно, а целлюлозоразрушающие грибы совместно с ними могут полностью разложить древесину без участия других организмов [5].

При биодеструкции древесины меняются физико-химические свойства самого субстрата и, соответственно, комплекса видов, обеспечивающих дальнейшее его разложение. Благодаря деятельности грибов в древесине уменьшается количество тех компонентов, которые доступны грибам в качестве питательных веществ. Древесина постепенно истощается, при этом постепенно изменяются и продукты метаболизма грибов. В значительной степени изменяется также и среда. При изменении свойств субстрата происходит смена одних групп грибов другими. В процессе разложения древесины возникает определенная последовательность – сукцессия отдельных видов [8]. В результате конкуренции грибов формируется комплекс видов, соответствующих степени разложения древесины. В зависимости от трофической принадлежности сукцессии ксилотрофных грибов можно разделить на две группы:

- 1) сукцессии, начинающиеся с поражения живого дерева;
- 2) сукцессии на мертвой древесине.

Исходя из этого, В.А. Мухин выделяет два пути биологического разложения древесины: фитопатогенный и сапротрофный [2]. В типичной форме фитопатогенный путь разложения древесины наблюдается при поражении живых деревьев паразитическими ксилотрофными базидиомицетами, которые способны после гибели деревьев развиваться уже в качестве сапротрофов [2]. Вследствие деятельности паразитических ксилотрофов грибов уменьшается продолжительность жизни деревьев и тем самым ускоряется поступление древесины в «цепи разложения» лесных биогеоценозов. После гибели деревьев в толще древесины также существует развитый мицелий грибов, что обеспечивает последующую активную сапротрофную биодеструкцию древесины, при этом не затрачивается время, необходимое для колонизации субстрата сапротрофными грибами. В этом состоит важное экологическое значение данной группы грибов [2]. Деструкция

древесины по сапротрофному пути начинается с заселения древесины несовершенными и сумчатыми грибами, а затем базидиомицетами. Процесс разложения протекает в пять стадий, сменяющих друг друга в зависимости от изменения физико-химических свойств субстрата [3]. Рассматривая сапротрофный путь деструкции древесины, необходимо отметить важную роль дереворазрушающих грибов, определяющих скорость деструкции мертвого органического вещества, аккумулируемого в опаде и подстилке, а в связи с этим и интенсивность биологического круговорота веществ в лесных сообществах [9].

Особенности микогенного разложения древесины рассматривались нами в поясно-высотной зональности, в различных типах леса ООПТ РА. Основное ядро реликтовой флоры сформировалось благодаря особым природно-климатическим особенностям. Особенностью растительного покрова является вертикальная поясность его распространения, которая характерна для территорий с горным рельефом в связи с изменением комплекса условий среды с высотой над уровнем моря. Основным и господствующим типом растительности здесь является мезофильный тип лесной, субальпийской и альпийской растительности с богатым набором древних элементов флоры.

Приморские сосняки из реликтовой сосны пицундской (*Pinus pityusa* Steven) образуют основной массив заповедной рощи. В настоящее время роща Пицундского мыса – единственный уцелевший участок сосняка в подобных условиях произрастания. Здесь она образует сомкнутые высокобонитетные участки леса. Преобладающий возраст деревьев на большей части пицундской рощи составляет 130–150 лет. Исследования проводились в центральной части рощи, где высота над уровнем моря порядка 5–7 м. В возрасте 140–150 лет высота деревьев составляет 36–40 м при диаметре ствола 65–80 см. Под пологом соснового древостоя хорошо развивается грабник (*Carpinus orientalis* Mill.), представляющий второй ярус, к нему примешивается клен полевой (*Acer campestre* L.), изредка попадаются деревья дуба Гартвиса (*Quercus hartwissiana* Steven).

В рассматриваемом типе леса разложение древесины осуществляется двумя путями: фитопатогенным и сапротрофным (рис. 1). В фитопатогенном пути разложения задействованы следующие виды грибов: *Porodaedalea pini* (Brot.) Murrill, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr. (11.5%), при сапротрофном пути разложения участвует 88.5% от общего количества видов грибов, всего в процессе разложения древесины участвует 26 видов. Большое количество видов приурочено к основной лесообразующей породе, на сосне выявлено 24 вида грибов. На 1-й стадии разложения древесины сосны грибов выявлено не было. На 2-й стадии деструкции древесины сосны выявлен комплекс видов: *Hyphodontia aspera* (Fr.) J. Erikss, *Schizopora flavipora* (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke) Ryvardeen, *Schizophyllum commune* Fr. На древесине с частичным разложением (3-я стадия деструкции) доминируют *Phellinus ferruginosus* (Schrad.) Pat., *Phlebia rufa* (Pers.) M.P. Christ, *Diplomitoporus lenis* (P. Karst) Gilb. & Ryvardeen, *Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki. На 4-й стадии деструкции древесины доминантом выступает *Diplomitoporus lenis*. Единично встречаются *Postia rennyi* (Berk. & Broome) Rajchenb, *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvardeen, *Hyphoderma mutatum* (Peck) Donk. Анализ видового состава грибов показал, что основными ведущими видами, разлагающими валеж от 2-й до 4-й стадии, являются *Phellinus*

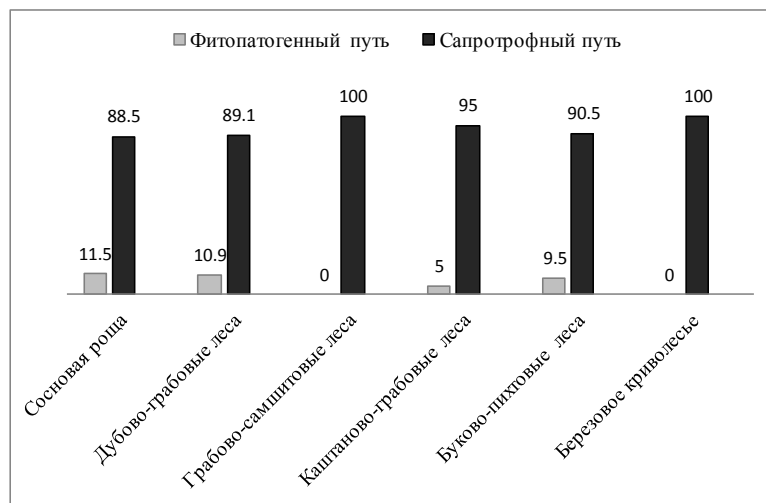


Рис. 1 Соотношение фитопатогенного и сапротрофного путей разложения древесины лесных экосистем ООПТ РА (%)

Табл. 1

Распределение целлюлозоразрушающих (Ц) и лигнинразрушающих (Л) афиллофоридных грибов в лесных экосистемах ООПТ РА

Физиологический тип грибов	Микобиота*					
	Сосновая роща	Дубово-грабовые леса	Грабово-самшитовые леса	Каштаново-грабовые леса	Буково-пихтовые леса	Березовое криволестье
Ц	5/19.2	4/8.7	–	4/10	23/25	2/11.8
Л	21/80.8	42/91.3	16/100	36/90	69/75	15/88.2

*Число видов, %: числитель – абсолютное, знаменатель – относительное.

ferruginosus, *Diplomitoporus lenis*, *Phlebia rufa*, *Schizopora flavipora*. Это основные деструкторы разложения субстрата в данном типе леса, причем наиболее часто встречаются следующие виды: *Schizopora flavipora*, *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd. Единично отмечены *Postia hibernica* (Berk. & Broome) Julich, *Antrodia vaillantii* (DC.) Ryvarden, *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk, *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvarden и др.

По способу разложения древесины из 26 видов обнаруженных афиллофоридных грибов к грибам белой гнили (лигнинразрушающим) относится 21 вид (80.8%) и 5 видов (19.2%) являются целлюлозоразрушающими, то есть вызывают брую гниль (табл. 1). Таким образом, в данном типе леса преобладающим является коррозионное разложение древесины.

Широколиственные леса с участием каштана, граба, бука и дуба занимают на Мюссерской возвышенности почти все склоны в глубине оврагов. В них большей частью доминируют (в разных соотношениях) две или три из этих пород, изредка все или одна. Исследования проводились на высоте 80–90 м н.у.м. в широколиственных смешанных лесах из граба (*Carpinus caucasia* Grossh.), дуба (*Quercus iberica* Steven), с вечнозеленым подлеском из рододендрона понтийского (*Rhododendron ponticum* L.), самшита колхидского (*Buxus colchica*

Pojark.), ежевики, иглицы колхидской. Второй ярус образован грабинником, земляничным деревом (*Arbutus andrachne* L.), каштаном.

В этом типе леса разложение древесины осуществляется двумя путями: фитопатогенным и сапротрофным (рис. 1). В фитопатогенном пути разложения участвуют *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Inonotus dryadeus* (Pers.) Murrill, *Ganoderma resinaceum* Boud., *Ganoderma lipsiens* (Batsch) G.F. Atk., *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. (10.9%). В сапротрофном пути разложения участвует 41 вид (89.1%) от общего количества видов грибов, всего в процессе разложения древесины участвует 46 видов. Большая часть грибов приурочена к доминирующей лесной породе *Quercus iberica* – 33 вида, меньшее количество видов зафиксировано на *Carpinus caucasia* – 23 вида. Узкоспециализированными видами к *Quercus iberica* являются *Fistulina hepatica*, *Daedalea quercina* (L.) Pers., *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lév., *Stereum gausapatum* (Fr.) Fr. Широко распространенные виды, не проявляющие узкой избирательности к породе-хозяину, – *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Irpex lacteus* (Fr.) Fr., *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst, *Ganoderma lipsiens*, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst, *Lenzites betulinus* (L.) Fr., *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilát, *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *Trichaptum bifforme* (Fr.) Ryvarden.

На 1-й стадии разложения *Quercus iberica* отмечены *Chondrostereum purpureum*, *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. По мере развития разложения численность грибов заметно возрастает. На 2-й стадии деструкции выявлены *Stereum hirsutum*, *Stereum gausapatum*, *Trichaptum bifforme*, *Irpex lacteus*, *Trametes pubescens*, *Daedalea quercina*, *Ganoderma lucidum*, *Radulomyces molaris* (Chaillat ex Fr.) M.P. Christ, *Stereum subtomentosum* Pouzar, *Oxyporus obducens* (Pers.) Donk, *Ceriporiopsis mucida* (Pers.) Gilb. & Ryvarden и др. На 3-й стадии также преобладают вышеназванные виды, а среди сопутствующих появляются *Stereum hirsutum*, *Trametes gibbosa*, *Stereum gausapatum*, *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt., *Schizopora flavipora*, *Trametes versicolor*, *Ganoderma lipsiens*, *Fomes fomentarius*, *Punctularia strigosozonata* (Schwein.) P.H.B. Talbot и др. На 4-й стадии деструкции валежа в состав грибного комплекса входят *Daedalea quercina*, *Climacodon pulcherrimus* (Berk. & M.A. Curtis) Nicol., *Hymenochaete rubiginosa*, *Trichaptum bifforme*, *Stereum hirsutum*, *Stereum gausapatum* и др. В завершающем процессе разложения (5-я стадия) участвуют *Daedalea quercina*, *Trichaptum bifforme*, *Steccherinum ochraceum* (Pers.) Gray, *Stereum hirsutum*. Доминантные виды афиллофороидных грибов – *Daedalea quercina* с обилием 5 баллов, *Trichaptum bifforme*, *Hymenochaete rubiginosa* с обилием 4–5 баллов, *Stereum gausapatum* (Fr.) Fr. с обилием 3 балла, причем в основном этот вид встречается на мелком и среднем валеже *Quercus iberica*. Отмечается также распространение *Fistulina hepatica* с обилием 3 балла.

Анализ сукцессионных смен ксилотрофных грибов позволил установить доминирующий грибной комплекс, который проводит деструкцию валежа *Quercus iberica* в широколиственных лесах от начальных до последних его стадий: *Daedalea quercina*, *Stereum hirsutum*, *Stereum gausapatum*, *Trichaptum bifforme*, *Hymenochaete rubiginosa*.

В разложении валежа *Carpinus caucasia* участвует 23 вида афиллофороидных грибов. В ходе 1-го этапа деструкции доминирует *Schizophyllum commune*.

На 2-й стадии деструкции преобладают *Trichaptum biforme*, *Stereum hirsutum*, *Stereum subtomentosum*, субдоминантами являются *Schizophyllum commune*, *Chondrostereum purpureum*, *Trametes gibbosa*, *Junghuhnia semisupiniiformis* (Murrill) Ryvardeen, *Climacodon pulcherrimus*. На древесине с частичным разложением (3-я стадия деструкции) доминируют *Stereum hirsutum*, *Trichaptum biforme* с обилием 4–5 баллов; сопутствующие: *Phellinus punctatus* (Pilát) Murrill, *Lenzites betulinus*, *Fomes fomentarius*, *Phylloporia ribis* (Schumach.) Ryvardeen, *Polyporus tuberaster* (Jacq. ex Pers.) Fr., *Polyporus varius* (Pers.) Fr., *Oxyporus obducens*, *Phlebia rufa* (Pers.) M.P. Christ., *Trametes versicolor*, *Skeletocutis nivea* (Jungh.) Jean Keller., *Schizopora flavipora*. Наиболее часто встречаются следующие виды: *Trametes versicolor*, *Phellinus punctatus*, *Phlebia rufa*, *Schizopora flavipora*. На 4-й стадии деструкции валежа *Carpinus caucasia* отмечены *Trichaptum biforme*, *Phellinus punctatus*, *Trametes ochracea*, *Fomitopsis pinicola*, *Lenzites betulinus*. Валеж *Carpinus caucasia* 5-й стадии представлен в небольшом количестве, здесь в ходе учета отмечается *Toментелла terrestris* (Berk. & Broome) M.J. Larsen. Таким образом, в биоте ксилотрофных грибов, проводящей деструкцию древесины *Carpinus caucasia*, выявлены виды-доминанты, отмечающиеся практически на всех стадиях разложения: *Trichaptum biforme*, *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*.

По способу разложения древесины из 46 видов афиллофороидных грибов, обнаруженных в широколиственных биогеоценозах, к грибам белой гнили (лигнинразрушающим) относятся 42 вида (91.3%) и 4 вида (8.7%) являются целлюлозоразрушающими (табл. 1). Таким образом, в широколиственных лесах Пицундо-Мюссерского заповедника преобладающим является коррозийное разложение древесины.

Зона низовых и предгорных колхидских лесов распространена от 30 до 650–700 м. Растительный покров зоны низовых и предгорных колхидских лесов очень сильно видоизменен деятельностью человека. Леса с ценной породой самшита распространены в Абхазии на 2911 га, то есть составляют 0.8% площади всех ее лесов, причем 70% всех самшитовых лесов произрастает в РРНП.

Исследования проводились на высоте 110–112 м вдоль ущелья р. Бзыбь, где были выделены две ведущие растительные ассоциации: грабово-самшитовый и каштаново-грабовый участки. В прирусловой части ущелья развит грабово-самшитовый лес с примесью бука (*Fagus orientalis*), клена (*Acer pseudoplatanus*), липы (*Tilia caucasica*), встречается ольха (*Alnus barbata*), в подлеске встречается густой ярус самшита (*Buxus colchica* Pojark.), клекачки колхидской (*Staphylea colchica*), иглицы (*Ruscus aculeatus*). Здесь же выделен участок самшитового леса с единичными или образующими негустой полог высокими экземплярами граба и липы. В грабово-самшитовых лесах еще остались нетронутые участки колхидского самшита, возраст отдельных деревьев достигает около 300 лет. В самшитнике высота отдельных деревьев составляет в среднем 7–8 м при диаметре ствола до 14–16 см.

Самшит является в Колхиде одной из самых устойчивых древесных пород, именно поэтому разложение самшита осуществляет небольшой спектр афиллофороидных грибов, в основном являющихся представителями семейства Corticiaceae. Кортициоидные грибы отмечены нами на мелком субстрате и веточном опаде. На 1-й и 5-й стадии разложения по шкале Гордиенко грибы отмечены

не были. Для 2-й стадии разложения *Buxus colchica* характерны сапротрофные виды кортициоидных грибов: *Amphinema byssoides* (Pers.) J. Erikss., *Peniophora cinerea* (Pers.) Cooke. На 3-й стадии отмечено увеличение видового разнообразия: *Byssomerulium corium*, *Hyphodontia nespori* (Bres.) J. Erikss. & Hjortstam, *Phellinus ferruginosus* (Schrad.) Pat., *Peniophora laeta* (Fr.) Donk, *Schizopora flavipora*, *Schizopora paradoxa* (Schrad.) Donk, *Skeletocutis lenis* (P. Karst.) Niemelä, *Trechispora farinacea* (Pers.) Liberta, *Tomentella terrestris*. Важными редуцентами на 4-й стадии разложения *Buxus colchica* являются *Amphinema byssoides*, *Mycoacia uda*, *Peniophora cinerea*, *Schizopora flavipora*, *Schizopora paradoxa*, *Steccherinum ochraceum*. Всего в процессе деструкции *Buxus colchica* участвует 13 видов грибов, все они являются лигнинразрушающими, то есть грибами белой гнили.

Деструкцию сопутствующей породы *Carpinus caucasia* осуществляют всего 6 видов афиллофороидных грибов, два из которых также обитают на валеже самшита: *Phellinus ferruginosus*, *Schizopora flavipora*. Для 2-й стадии разложения *Carpinus caucasia* характерен один вид – *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk. Основными деструкторами 3-й стадии, обладающими мощным ферментативным комплексом и готовящими субстрат для последующих сукцессионных смен, являются следующие виды ксилотрофов: *Phellinus ferruginosus*, *Schizopora flavipora*, *Trametes trogi* Berk., *Trametes tricolor* (Bull.) Lloyd. При разложении валежа *Carpinus caucasia* на 4-й стадии доминируют *Schizopora flavipora*, *Trametes gibbosa*. Все выявленные на *Carpinus caucasia* виды грибов относятся к лигнинразрушающим.

В данном типе леса фитопатогенное разложение отсутствует, деструкция древесины осуществляется сапротрофным путем, где в процессе разложения участвует 16 видов (рис. 1). По способу разложения древесины все обнаруженные афиллофороидные грибы относятся к лигнинразрушающим (табл. 1). Таким образом, в этом типе леса преобладающим является коррозионное разложение древесины.

Второй тип леса – каштаново-грабовый, доминирующей породой здесь выступает граб (*Carpinus caucasia*), субдоминантой является каштан (*Castanea sativa* Mill.), в подлеске встречается лещина (*Corylus colurna*, *C. avellana*), лавровишня (*Laurocerasus officinalis*) и др. В данном типе леса разложение древесины осуществляется двумя путями: фитопатогенным и сапротрофным. В фитопатогенном разложении задействованы *Abortiporus biennis*, *Fistulina hepatica* (5%) грибов, при сапротрофном пути разложения участвует 95% от общего количества видов грибов, всего в процессе разложения древесины принимают участие 40 видов афиллофороидных грибов.

В каштаново-грабовых лесах разложение мертвой древесины *Carpinus caucasia* осуществляет 32 вида афиллофороидных грибов. Преобладают базидиомицеты, являющиеся сапротрофами. На 1-й стадии разложения *Carpinus caucasia* грибов не выявлено. На 2-й стадии разложения отмечены *Trametes ochracea*, *Datronia mollis*, *Stereum hirsutum*, *Lenzites betulinus*, *Trametes tricolor* (Bull.) Lloyd, *Stereum subtomentosum* Pouzar, *Trametes trogi* Berk., *Byssomerulium corium*, *Irpex lacteus*. На 3-й стадии разложения наблюдается большое видовое разнообразие афиллофороидных грибов: *Cristinia helvetica* (Pers.) Parmasto,

Trechispora farinacea, *Ganoderma lucidum*, *Antrodia gossypium* (Speg.) Ryvarden, *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilát, *Ceriporia excelsa* S. Lundell ex Parmasto, *Polyporus alveolaris* (DC.) Bondartsev & Singer, *Trichaptum biforme*, *Fomes fomentarius*, *Trametes gibbosa*, *Datronia mollis*, *Schizopora flavipora*, *Trametes ochracea*, *Hyphodontia arguta* (Fr.) J. Erikss., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst, *Stereum hirsutum*, *Trametes tricolor*, *Phlebia tremellosa* (Schrad.) Nakasone & Burds, *Trametes trogi*, *Trametes versicolor*, *Stereum subtomentosum* и др. Наиболее часто встречаются *Trichaptum biforme*, *Trametes versicolor* с обилием 3 балла, *Stereum hirsutum* с обилием 4 балла. В разложении *Carpinus caucasia* на 4-й стадии отмечены *Ceriporiopsis resinascens* (Romell) Domański, *Ceriporia excelsa*, *Ganoderma lipsiens*, *Lenzites betulinus*, *Trichaptum biforme*, *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*, *Trametes pubescens*, *Trametes ochracea*, *Trametes trogi*, *Phellinus ferruginosus*, *Phlebiopsis ravenelii* (Cooke) Hjortstam. На 5-й стадии разложения отмечены *Trametes gibbosa*, *Datronia mollis*. На подстилке отмечен один вид *Abortiporus biennis* (Bull.) Singer.

Разложение каштана (*Castanea sativa*) также характеризуется сменой видового состава грибов, и его осуществляет 10 видов афиллофороидных грибов. На 1-й стадии биодеструкции *Castanea sativa* грибов не наблюдалось. На 2-й стадии разложения отмечены: *Laetiporus sulphureus*, *Schizophyllum commune*, *Stereum hirsutum*. На 3-й стадии разложения наблюдается небольшое видовое разнообразие афиллофороидных грибов: *Phellinus laevigatus* (P. Karst.) Bourdot & Galzin, *Schizopora flavipora*, *Trametes gibbosa*. На 4-й стадии разложения *Castanea sativa* отмечены *Antrodiella semisupina* (Berk. & M.A. Curtis) Ryvarden, *Bjerkandera adusta*, *Trichaptum biforme*.

Анализ видового состава ксилотрофных грибов в данном биотопе показал, что основными деструкторами в этом типе леса, разлагающими валеж *Carpinus caucasia* и *Castanea sativa* от 2-й до 4-й стадии, являются *Bjerkandera adusta*, *Schizopora flavipora*, *Stereum hirsutum*, *Trametes gibbosa*, *Trichaptum biforme*.

Из 40 видов грибов, обитающих в данном типе леса, к лигнинразрушающим относятся 36 видов (90%) и 4 вида (10%) являются целлюлозоразрушающими (табл. 1). Таким образом, в каштаново-грабовых лесах РРНП преобладающим является коррозионное разложение древесины.

Зона горных лесов распространена от высоты 650–700 до 1700–2100 м. Пихтовые и буково-пихтовые леса распространены в основном в пределах 800–1600 м, примесь бука в этих лесах уменьшается с увеличением абсолютной высоты местности. Наши исследования проводились в буково-пихтовых лесах, начиная с высоты 557 до 1650 м. Эта зона обладает большей контрастностью сильно расчлененного рельефа. Глубокие ущелья и долины с террасами сменяются высокими горными хребтами со склонами различной крутизны и экспозиции. Климат, умеренно-теплый в нижнем поясе и умеренно-холодный в верхнем, имеет массу микроклиматических вариаций из-за рельефа местности. Различное количество осадков на склонах разной экспозиции (на хребтах и в глубоких долинах) создает предпосылки для различного гидрологического режима и увлажнения почв [10]. Разнообразие местообитаний определяет и богатство флоры, фауны и микобиоты. Основными эдификаторами буково-пихтовых лесов являются бук восточный (*Fagus orientalis*) и кавказская пихта (*Abies Nordmanniana*).

Сопутствующими породами в нижней части зоны являются граб (*Carpinus caucasia*), поднимающийся до высоты 1400 м н.у.м., каштан (*Castanea sativa*), распространенный обычно до высоты 1200 м по влажным долинам рек, клены, липа (*Tilia rubra*, *T. platipyllos*), ясень, ильм, самшит и ряд других. В верхней части пояса пихте сопутствует ель (*Picea orientalis*), появляются березы (*Betula verrucosa*, *B. litwinowii*). Эти леса, в отличие от лесов предыдущего пояса, мало изменены деятельностью человека.

В процессе разложения древесины буково-пихтовых лесов задействовано 95 видов афиллофороидных грибов, приуроченных к разложению основных доминирующих пород: *Fagus orientalis* и *Abies Nordmanniana*. В буково-пихтовых лесах РРНП разложение древесины осуществляется двумя путями: фитопатогенным и сапротрофным. При фитопатогенном разложении задействовано 9.5% грибов, на живых деревьях выявлены *Fistulina hepatica*, *Fomes fomentarius*, *Ganoderma lucidum*, *Ischnoderma benzoinum*, *Phellinus hartigii*, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *Phellinus igniarius* (L.) Quél., *Phaeolus schweinitzii*, *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. В сапротрофном разложении участвует 90.5% от общего количества видов грибов (рис. 1).

Деструкцию *Abies Nordmanniana* осуществляют 51 вид афиллофороидных грибов. В ходе 1-го этапа деструкции выявлены: *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk., *Phellinus hartigii* (Allesch. & Schnabl) Pat. На 2-й стадии разложения обнаружены *Pycnoporellus fulgens*, *Phellinus hartigii*, *Ischnoderma trogii* (Fr.) Teixeira, *Gloeophyllum odoratum* (Wulfen) Imazeki, *Fomitopsis rosea* (Alb. & Schwein.), *Fomitopsis pinicola*, *Hymenochaete cruenta* (Pers.) Donk, *Postia caesia* (Schrad.) P. Karst., *Postia stiptica* (Pers.) Jülich, *Pycnoporellus alboluteus* (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst. и др. Большое видовое разнообразие наблюдается на 3-й стадии деструкции: *Physisporinus sanguinolentus* (Alb. & Schwein.) Pilát, *Trichaptum abietinum*, *Skeletocutis subincarnata* (Peck) Jean Keller, *Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvarden, *Pycnoporellus fulgens*, *Phellinus hartigii*, *Ischnoderma trogii*, *Hapalopilus ochraceo lateritius* (Bondartsev) Bondartsev & Singer, *Gloeophyllum odoratum*, *Ganoderma lipsiens*, *Fomitopsis rosea*, *Fomitopsis pinicola*, *Cylindrobasidium evolvens* (Fr.) Jülich, *Crustomyces subabruptus* (Bourdot et Galzin) Jülich, *Coniophora olivacea* (Fr.) P. Karst., *Ceriporia purpurea* (Fr.) Komarova, *Bjerkandera fumosa* (Pers.) P. Karst., *Antrodia crassa* (P. Karst.) Ryvarden, *Vesiculomyces citrinus* (Pers.) Hagstr., *Phlebia mellea* Overh. и др. На 4-й стадии деструкции отмечены *Antrodia serialis* (Fr.) Donk, *Antrodia crassa*, *Antrodiella fissiliformis* (Pilát) Gilb. & Ryvarden, *Ceriporia tarda* (Berk.) Ginns, *Crustoderma dryinum* (Berk. & M.A. Curtis) Parmasto, *Cystostereum murrayi* (Berk. & M.A. Curtis) Pouzar, *Erastia salmonicolor* (Berk. & M.A. Curtis) Niemelä & Kinnunen, *Physisporinus sanguinolentus*, *Postia floriformis* (Quél.) Jülich, *Skeletocutis alutacea*, *Ischnoderma benzoinum*, *Gloeophyllum odoratum*, *Fomitopsis rosea*, *Fomitopsis pinicola*, *Phellinus hartigii*, *Ganoderma lucidum*, *Rigidoporus crocatus* и др. На 5-й стадии разложения *Abies Nordmanniana* выявлены *Phellinus hartigii*, *Ganoderma lucidum*, *Postia floriformis*, *Gloeophyllum odoratum*, *Ischnoderma benzoinum*, *Ceriporia viridans* (Berk. & Broome) Donk. Наиболее часто встречаются *Fomitopsis pinicola* с обилием 4–5 баллов; *Phellinus hartigii*, *Ischnoderma benzoinum* с обилием 3 балла. Таким образом, основными редуцентами, осуществляющими деструкцию

Abies Nordmanniana от начальных до последних этапов, являются *Phellinus hartigii*, *Fomitopsis pinicola*, *Ischnoderma benzoinum*, *Gloeophyllum odoratum*, *Pycnoporellus fulgens*. На подстилке (дебрисе) обитают *Sparasis laminose* Fr., *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr. и представители рода *Hydnellum*: *Hydnellum aurantiacum* (Batsch) P. Karst. и *Hydnellum* sp.

Разложение валежной древесины *Fagus orientalis* также осуществляется в пять стадий. На 1-й стадии разложения отмечается небольшое видовое разнообразие: *Steccherinum ochraceum*, *Polyporus ciliatus* Fr. На 2-й стадии разложения *Fagus orientalis* выявлены *Datronia mollis*, *Ganoderma lipsiens*, *Schizophyllum commune*, *Stereum hirsutum*, *Tyromyces chioneus* (Fr.) P. Karst., *Trichaptum biforme*, *Trametes pubescens*, *Plicatura crispa* (Pers.) Rea, *Lenzites betulinus*, *Laxitectum bicolor*, *Junghuhnia separabilima* (Pouzar) Ryvarde, *Inonotus nodulosus* (Fr.) P. Karst., *Inonotus cuticularis* (Bull.) P. Karst., *Fomes fomentarius*, *Ceriporiopsis resinascens* (Romell) Domański, *Aporpium caryae* (Schwein.) Teixeira & D.P. Rogers, *Antrodia albida* (Fr.) Donk. 3-я стадия разложения является оптимальной для развития следующих видов афиллофороидных грибов: *Irpex lacteus*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Trichaptum biforme*, *Trametes pubescens*, *Trametes gibbosa*, *Trametes hirsute* (Wulfen) Lloyd, *Trametes ochracea*, *Steccherinum litschaueri* (Bourdot & Galzin) J. Erikss., *Skeletocutis nivea* (Jungh.) Jean Keller, *Polyporus ciliatus*, *Phlebia tremellosa*, *Ischnoderma resinosum* (Schrad.) P. Karst., *Phlebia radiata* Fr., *Phlebia rufa*, *Ganoderma lipsiens*, *Fomes fomentarius*, *Antrodiella pallescens* (Pilát) Niemelä & Miettinen и др. На 4-й стадии разложения *Fagus orientalis* выявлены *Antrodia malicola* (Berk. & M.A. Curtis) Donk, *Bjerkandera adusta*, *Fomes fomentarius*, *Polyporus varius*, *Ganoderma lipsiens*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma lucidum*, *Phlebia tremellosa*. На 5-й стадии разложения отмечается небольшое видовое разнообразие: *Fomes fomentarius*, *Ischnoderma resinosum*, *Phlebia tremellosa*. Согласно результатам учетов грибов наиболее многочисленны *Fomes fomentarius*, *Ganoderma lipsiens* с обилием 4 балла, *Stereum hirsutum* с обилием 3 балла. Таким образом, доминантными видами афиллофороидных грибов, осуществляющих разложение *Fagus orientalis* от 2-й до 5-й стадии, являются *Fomes fomentarius*, *Ganoderma lipsiens*, *Trametes gibbosa*. На подстилке (дебрисе) выявлены *Calocera viscosa* (Pers.) Fr., *Bondarzewia mesenterica* (Schaeff.) Kreisel., *Romaria* sp.

В буково-пихтовых лесах 69 видов (75%) являются грибами белой гнили (лигнинразрушающими), а 23 вида (25%) – целлюлозоразрушающими, то есть вызывающими бурую гниль (табл. 1). Таким образом, в буково-пихтовых лесах РРНП преобладающим является коррозионное разложение древесины.

Зона субальпийских криволесий, кустарников, высокотравья распространена от 1800 до 2200–2400 м н.у.м. Растительность субальпийского пояса характеризуется неоднородностью. Ассоциации криволесий, кустарников, высокотравья и субальпийских лугов, входящие в состав растительного покрова субальпийской зоны, создают сложную мозаику, так как их взаиморасположение, главным образом, зависит от форм рельефа и экспозиции склонов. Эдификаторами сообщества субальпийского криволесья являются береза Литвинова (*Betula litwinowii* Doluch.) и бук восточный. Переход от лесного пояса к субальпийскому совершается постепенно, когда на границу леса выходит бук. Наши

исследования проводились на высоте от 1850 до 1980 м н.у.м. в березовом криволесье с субальпийским высокотравьем. Древесный ярус представлен березой Литвинова с примесью в древостое березы поникающей, ивы козьей (*Salix caprea* L.), бука восточного и рябины Буасье (*Sorbus boissieri* С.К. Schneid.). Деревья достигают не более 10 м высоты, выглядят искривленными и сильно ветвятся ввиду суровых условий произрастания. Выше 1900 м н.у.м. климат избыточно влажный с холодной продолжительной зимой и коротким прохладным летом.

В процессе разложения древесины березового криволесья задействовано 17 видов афиллофороидных грибов. Деструкцию *Betula litwinowii* осуществляют 15 видов афиллофороидных грибов. На 2-й стадии деструкции были обнаружены *Antrodiella* sp., *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Tyromyces kmetii* (Bres.) Bondartsev & Singer, *Polyporus ciliatus* Fr., *Schizophyllum commune* Fr., *Stereum hirsutum*. На 3-й стадии деструкции *Betula litwinowii* выявлены *Datronia* sp., *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Lenzites betulinus*, *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., *Schizophyllum commune*, *Trametes hirsuta*. На 4-й стадии выявлен только один вид – *Fomitopsis pinicola*. Древесина сопутствующей породы *Fagus orientalis* заселена небольшим количеством видов: всего 7 видов, пять из которых также отмечены на валежной древесине *Betula litwinowii*. На 2-й стадии деструкции *Fagus orientalis* обнаружены *Fomes fomentarius* и следующие виды афиллофороидных грибов: *Bjerkandera adusta*, *Polyporus ciliatus*, *Trametes hirsuta*, *Trametes ochracea*. На 3-й стадии деструкции также был отмечен *Fomes fomentarius*. Основными деструкторами являются *Fomes fomentarius*, *Trametes hirsuta* с обилием 3 балла. При этом при ослаблении древостоя *Fomes fomentarius* может также использовать живые деревья в качестве источника пищи.

Разложение древесины в данном лесном сообществе осуществляется сапротрофным путем, в котором участвует 17 видов (100%) грибов. К лигнинразрушающим грибам относится 15 видов (88.2%), а 2 вида (11.8%) – к целлюлозоразрушающим (табл. 1). В данном типе леса преобладающим является коррозионное разложение древесины.

Заключение

Анализируя соотношение путей микогенной деструкции древесины по вертикальным растительным поясам, необходимо отметить, что преобладающим во всех лесных формациях является сапротрофный путь деструкции древесины (рис. 1). На интенсивность процесса разложения древесины влияют как экологические особенности грибов (в частности, ферментная вооруженность видов), так и физико-химические особенности древесины, экологические условия местообитаний. Внешне изменения этих факторов проявляются в формировании в определенных типах леса сообществ деструкторов, специализированных на разложении древесины преобладающих видов древесных растений [4]. Сапротрофный путь разложения является ведущим в грабово-самшитовых лесах и субальпийском криволесье, где лесообразующими породами выступают самшит и береза Литвинова. Древесина этих пород является весьма устойчивой, и разложение их осуществляют узкоспециализированные виды афиллофороидных грибов.

Специфика биохимической природы деструктивного и коррозионного путей определяет своеобразие продуктов биологического разложения древесины [2]. Во всех лесных формациях ООПТ РА преобладает коррозионный путь деструкции древесины. Однако в лиственных растительных формациях доля лигнинразрушающих грибов выше. Доля целлюлозоразрушающих грибов значительно выше в микобиоте хвойных формаций (табл. 1).

Грибы бурой гнили отличает способность успешно развиваться в холодных сухих местообитаниях, где короткий вегетационный сезон, и при одинаковых условиях они более быстро разрушают древесину, чем лигнинразрушающие грибы. Таким образом, деструктивное разложение древесины наиболее выражено в сосновой роще и буково-пихтовых лесах ООПТ РА, здесь и отмечается высокая активность грибов бурой гнили. В этих лесных сообществах сапротрофное разложение древесины идет как деструктивным, так и коррозионным путем, увеличивается время консервации биофильных элементов в древесине и снижается интенсивность их круговорота. В лиственных лесных формациях деструктивное разложение носит подчиненный характер, и деструкция древесины осуществляется коррозионным путем, что способствует интенсификации круговорота веществ и энергии.

Процесс микогенного разложения осуществляется через сукцессионные смены грибов, которые ускоряют процесс разложения. Здесь необходимо отметить, что в каждой лесной формации биодеструкция древесины осуществляется группировками афиллофороидных грибов, включающих различные виды, но решающее значение принадлежит доминирующим видам афиллофороидных грибов. В широколиственных формациях основными деструкторами листовного субстрата являются *Daedalea quercina*, *Fomes fomentarius*, *Ganoderma lipsiens*, *Trametes gibbosa*, *Trichaptum bifforme*. В хвойных формациях ядро микобиоты составляют *Fomitopsis pinicola*, *Ischnoderma benzoinum*, *Gloeophyllum odoratum*, *Phellinus hartigii*, *Phellinus ferruginosus*. Перечисленные виды грибов обладают мощным ферментативным аппаратом и в изученных лесных экосистемах способны утилизировать древесину от начальных до конечных стадий.

Выделяемые пути микогенного разложения древесины носят универсальный характер, так как определяются общими эколого-биологическими свойствами ксилотрофных базидиомицетов. Однако конкретные экологические условия способны менять численность грибов разных групп и тем самым менять и относительную значимость отдельных путей микогенного разложения – перераспределять потоки вещества и энергии в пределах трофического уровня, образуемого дереворазрушающими грибами [2].

Необходимо подчеркнуть, что разнообразие климатических условий и лесорастительных поясов Юго-Западной части Кавказа обуславливает различное видовое разнообразие афиллофороидных грибов. Наибольшее количество видов (95) отмечается в буково-пихтовых лесах (557–1650 м н.у.м.). В широколиственных лесах (80–90 м н.у.м.) выявлено 46 видов, в каштаново-грабовых лесах (110–112 м н.у.м.) обнаружено 40 видов. Видовое разнообразие грибов уменьшается как с понижением, так и с повышением высоты над уровнем моря в связи с климатическими условиями местообитаний. Наименьшее видовое разнообразие отмечается как в сосновых лесах (5–7 м н.у.м.) – 26 видов, так и в поясе

субальпийских криволесий (1850–1980 м н.у.м.) – 17 видов. Короткий вегетационный период, низкая температура и другие климатические условия сказываются на обеднении видового состава микобиоты. Таким образом, наиболее богата микобиота хвойно-широколиственных и широколиственных лесов заповедников, что связано с оптимальными для развития грибов сочетанием экологических факторов и наличием разнообразного древесного субстрата.

Литература

1. *Колаковский А.А., Бебия С.М., Урушадзе Г.Ф. и др.* Пицунда-Мюссерский заповедник / Под ред. С.М. Бебия. – М.: Агропромиздат, 1987. – 190 с.
2. *Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. – Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. – 231 с.
3. *Гордиенко П.В.* Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биоценозах среднего Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1979. – 20 с.
4. *Сафонов М.А.* Структура сообществ ксилотрофных грибов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 269 с.
5. *Степанова Н.Т., Мухин В.А.* Основы экологии дереворазрушающих грибов. – М.: Наука, 1979. – 99 с.
6. *Брындина Е.В.* Разложение древесины ксилотрофными базидиомицетами в условиях техногенной нагрузки // Экология процессов биологического разложения древесины / Отв. ред. П.Л. Горчаковский. – Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. – С. 31–41.
7. *Частухин В.Я., Николаевская М.А.* Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. – Л.: Наука, 1969. – 325 с.
8. *Рипачек В.* Биология дереворазрушающих грибов. – М.: Лесная пром-сть, 1967. – 276 с.
9. *Бурова Л.Г.* Экология грибов-макромицетов. – М.: Наука, 1986. – 222 с.
10. *Куфтырева Н.С., Лаухия Ш.В., Мгеладзе К.Г.* Природа Абхазии. – Сухуми: Абгосиздат, 1961. – 342 с.
11. *Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European polypores. Part 1. Abortiporus–Lindtneria // Synopsis Fungorum 6. – Oslo: Fungiflora, 1993. – P. 1–387.
12. *Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European polypores. Part 2. Meripilus–Tyromyces // Synopsis Fungorum 7. – Oslo: Fungiflora, 1994. – P. 388–743.

Поступила в редакцию
17.10.14

Хачева Софья Илларионовна – аспирант Института экологии и природопользования, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.
E-mail: khacheva2014@yandex.ru

* * *

**WAYS OF MYCOGENETIC DECOMPOSITION OF WOOD
IN THE FOREST ECOSYSTEMS OF SPECIALLY PROTECTED NATURAL
TERRITORIES OF THE REPUBLIC OF ABKHAZIA**

S.I. Khacheva

This paper discusses ways of mycogenetic decomposition of wood (saprotrophic, phytopathogenic, corrosive, and destructive) in different forest ecosystems within the specially protected natural territories of the Republic of Abkhazia with regard to the ecological and biological features of xylotrophic fungi. Data on the distribution of aphyllorphoroid fungi along the forest types, as well as their spread depending on habitat conditions in the altitude range from 5 to 1980 m above sea level, are discussed. It has been the first time when the methodical study of the species composition of aphyllorphoroid fungi was performed. Regularities of their substrate confinement have been determined. The dominant complex of fungi species destructing the main wood substrates in different forest associations has been revealed.

Keywords: biodiversity, aphyllorphoroid fungi, successions.

References

1. Kolakovskii A.A., Bebiya S.M., Urushadze G.F. et al. Pitsunda-Myussera Reserve, Bebiya S.M. (ed.). Moscow, Agropromizdat, 1987. 190 p. (In Russian)
2. Mukhin V.A. Biota of Xylotrophic Basidiomycetes in the West Siberian Plain. Yekaterinburg, UIF Nauka, 1993. 231 p. (In Russian)
3. Gordienko P.V. Ecological features of wood-destroying fungi in the forest biocenoses of the Middle Sikhote-Alin region. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Moscow, Moscow State Univ., 1979. 20 p. (In Russian)
4. Safonov M.A. The Structure of Xylotrophic Fungi Communities. Yekaterinburg, Ural. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2003. 269 p. (In Russian)
5. Stepanova N.T., Mukhin V.A. Fundamentals of Ecology of Wood-Destroying Fungi. Moscow, Nauka, 1979. 99 p. (In Russian)
6. Bryndina E.V. Wood decomposition by xylotrophic basidiomycetes under the conditions of technogenic load. *Ekologiya protsessov biologicheskogo razlozheniya drevesiny* [The Ecology of Processes of Biological Decomposition of Wood], Gorchakovskii P.L. (Ed.). Yekaterinburg, Izd. Ekaterinburg, 2000, pp. 31–41. (In Russian)
7. Chastukhin V.Ya., Nikolaevskaya M.A. Biological Degradation and Resynthesis of Organic Matter in Nature. Leningrad, Nauka, 1969. 325 p. (In Russian)
8. Ripachek V. Biology of Wood-Destroying Fungi. Moscow, Lesn. Prom-st', 1967. 276 p. (In Russian)
9. Burova L.G. Ecology of Macromycete Fungi. Moscow, Nauka, 1986. 222 p. (In Russian)
10. Kuftyreva N.S., Lashkhiya Sh.V., Mgeladze K.G. Nature of Abkhazia. Sukhumi, Abgosizdat, 1961. 342 p. (In Russian)
11. Ryvarden L., Gilberston R.L. European polypores. Part 1. Abortiporus–Lindtneria. *Synopsis Fungorum* 6. Oslo, Fungiflora, 1993, pp. 1–387.
12. Ryvarden L., Gilberston R.L. European polypores. Part 2. Meripilus–Tyromyces. *Synopsis Fungorum* 7. Oslo, Fungiflora, 1994, pp. 388–743.

Received
October 17, 2014

Khacheva Soph'ya Illarionovna – PhD Student, Institute of Environmental Sciences, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: khacheva2014@yandex.ru