

Научная статья
УДК 630.44+632.4+630.2
EDN TBJKYN
DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.05

Конкурентное освоение древесины деревьев семейства Salicaceae ксилотрофными базидиомицетами и ксилобиотными аско- и миксомицетами в хвойно-широколиственных лесах

Святослав Эдуардович Некляев¹

кандидат сельскохозяйственных наук

Галина Евгеньевна Ларина²

доктор биологических наук

Сергей Львович Рысин³

кандидат биологических наук

Аннотация. В статье показаны различия в достижении эффективной функциональной роли сообществ дереворазрушающих грибов. На обширном полевом материале изучены закономерности взаимодействия представителей отделов Basidiomycota R.T. Moore, Ascomycota Caval.-Sm. и класса Mucoromycetes G. Winter на древесном субстрате в процессе ксилотрофии в хвойно-широколиственных лесах с преобладанием пород семейства Salicaceae (Ивовые). Осуществлён анализ стратегии колонизации древесного субстрата разными эколого-трофическими группами грибов. Приведены примеры совместных поселений базидио-, аско- и миксомицетов на древесине осины и ивы.

Ключевые слова: грибы, Basidiomycota, Ascomycota, Mucoromycetes, Salicaceae, лесные экосистемы, стратегия адаптации.

Для цитирования: Некляев С.Э., Ларина Г.Е., Рысин С.Л. Конкурентное освоение древесины деревьев семейства Salicaceae ксилотрофными базидиомицетами и ксилобиотными аско- и миксомицетами в хвойно-широколиственных лесах. – Текст: электронный // Лесохозяйственная информация. 2025. № 4. С. 71–88. – DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.05. <https://elibrary.ru/tbjkyn>.

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, заведующий лабораторией лесной фитопатологии и защиты древесины (Пушкино, Московская обл., Российская Федерация); Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии (р.п. Большие Вязёмы, Московская обл., Российская Федерация), заведующий лабораторией диагностики вредных организмов; Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, старший научный сотрудник лаборатории дендрологии (Москва, Российская Федерация), slava9167748107@yandex.ru

² Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, заведующая лабораторией экспериментальных методов исследований (р.п. Большие Вязёмы, Московская обл., Российская Федерация), galina.larina@mail.ru

³ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, заведующий лабораторией дендрологии, ведущий научный сотрудник (Москва, Российская Федерация), ser-gysin@yandex.ru

Original article

EDN TBJKYN

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.05

Competitive Development of Wood from Trees of the Salicaceae Family by Xylotrophic Basidiomycetes and Xylobiotic Asco- and Myxomycetes in Coniferous and Broadleaf Forests

Svyatoslav E. Neklyayev¹

Candidate of Agricultural Sciences

Galina E. Larina²

Doctor of Biological Sciences

Sergei L. Rysin³

Candidate of Biological Sciences

Abstract. The article reveals the differences in achieving an effective functional role of communities of wood-destroying fungi. The patterns of interaction of representatives of the Basidiomycota R.T. Moore, Ascomycota Caval.-Sm. and Myxomycetes G. Winter divisions on a woody substrate in the xylolysis process in coniferous-deciduous forests with a predominance of species of the Salicaceae (Willow) family have been studied on an extensive field material. The analysis of the colonization strategy of the woody substrate by different ecological and trophic groups of fungi is carried out. Possible joint settlements of basidio-, asco-, and myxomycetes on poplar and willow wood are shown

Key words: fungi, Basidiomycota, Ascomycota, Myxomycetes, Salicaceae, forest ecosystems, adaptation strategy

For citation: Neklyayev S., Larina G., Rysin S. Competitive Development of Wood from Trees of the Salicaceae Family by Xylotrophic Basidiomycetes and Xylobiotic Asco- and Myxomycetes in Coniferous and Broadleaf Forests. – Text: electronic // Forestry Information. 2025. № 4. P 71–88. – DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.05. <https://elibrary.ru/tbjkyn>.

¹ All-Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry Head of the Phytopathology Group at the Laboratory for Forest Protection from Invasive and Quarantine Organisms (Pushkino, Moscow region, Russian Federation); All-Russian Scientific Research Institute for Phytopathology, Head of the Laboratory of the Diagnosis of Harmful Organisms (Bolshye Vyazemy, Moscow region, Russian Federation); Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Senior Researcher at the Dendrology Laboratory (Moscow, Russian Federation); slava9167748107@yandex.ru

² All-Russian Scientific Research Institute for Phytopathology, Head of the Laboratory of Experimental Research Methods (Bolshye Vyazemy, Moscow region, Russia Russian Federation), galina.larina@mail.ru

³ Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Head of the Laboratory of Dendrology, Leading Researcher (Moscow, Russian Federation), ser-rysin@yandex.ru

Введение

Сем. *Salicaceae* Lindl. (Ивовые) распространено в Северном полушарии в областях с умеренным климатом. Площадь ивняков на землях лесного фонда России превышает 800 тыс. га с запасом древесины более 10 млн м³. Древесина представителей Ивовые отличается недостаточной устойчивостью к гниению и низкой стойкостью к биоповреждениям грибами (сапротрофы, ксилотрофы) и бактериями, которые легко проникают в поры и разрушают её [1, 2]. Есть отдельные работы, в которых показана восприимчивость представителей семейства *Salicaceae* к гнилевым заболеваниям ствола и доминирующая роль дереворазрушающих грибов в снижении жизнеспособности древесных растений [3].

Грибы отличаются трофической пластичностью и широким диапазоном выносливости, что объясняется их эволюционным выбором стратегии адаптации и способствует успешному географическому распространению. В ходе эволюционной приспособляемости у ряда грибов формируются консортные взаимодействия с определёнными видами деревьев, в частности, сем. *Salicaceae* [4]. Активное заселение древесных субстратов популяциями грибов приводит к их распаду на большое количество групп и дальнейшей изоляции колоний друг от друга [5–7]. У грибов разных таксонов (миксомицетов, оо-, аско-, базидио-, дейтеромицетов) и типов питания (сапротрофов, некротрофов, биотрофов и др.) широко распространена вегетативная несовместимость [4, 8]. Вопросы взаимодействия деревообитающих грибных сообществ между собой при заселении субстрата в лесных ценозах остаются малоизученными. Отмечают специализацию сапроксилотрофов на определённой стадии состояния субстрата: древесный отпад и валежник (мёртвая древесина) или усыхающее дерево как пограничное состояние субстрата [9–11].

Цель работы – изучение стратегии колонизации субстрата с учётом функциональной роли сообществ ксилотрофных и ксилобионтных

грибов в хвойно-широколиственных лесах на древесине семейства *Salicaceae*.

Методы и объекты исследования

Выбор представителей семейства *Salicaceae* в качестве объекта исследования обусловлен их фундаментальной научной, экологической и практической значимостью. Являясь пионерами в сукцессионных процессах, они выступают ключевыми компонентами экосистем, что делает их особенно ценными для изучения динамики формирования микобиоты. Широкое экологическое распространение этих растений в различных климатических зонах предоставляет уникальную возможность исследовать адаптивные стратегии грибов в разнообразных экологических условиях.

В 2021–2025 гг. на 275 пробных площадях и 447 модельных деревьях изучали распределение и последовательность освоения древесины дереворазрушающими грибами. В лесопарковых насаждениях и зелёных зонах Москвы, Московской, Рязанской и Владимирской областей на основе методики пространственно-временного замещения [12] были выбраны однотипные насаждения и поленицы из *Salix alba* L., *S. fragilis* L., *S. caprea* L., *Populus tremula* L.

В полевых условиях измеряли влажность стволов модельных деревьев, освещённость и pH древесины [13, 14], а также подсчитывали количество базидиом. Одновременно с модельных деревьев брали образцы базидиом дендромицетов, древесины и вегетативных органов, имеющих грибное поражение (корни, ветви, части ствола) [15–26].

При коррозийном типе развития гнили с модельных деревьев отбирали по 6 образцов поражённой древесины, при деструктивном типе – по 5 образцов. При объёме гнили коррозийного типа развития, превышающем 70%, образцы собирали по той же методике, как и при деструктивном типе гнили. На образцах древесины провели замеры распространения гнилей относительно горизонтального положения ствола на поперечном спиле по восьми направлениям

относительно комлевой части: верх, 1/8, правая сторона, 3/8, низ, 5/8, левая сторона, 7/8. Низом признавалась сторона, обращённая к поверхности земли [27].

Образцы плодовых тел гербаризировали в соответствии с методическими рекомендациями [15, 17, 19–24, 26, 28]. С помощью специализированной литературы и справочников-определителей идентифицировали: видовую принадлежность [17, 18, 24, 29–53]; стадии развития базидиом [54] и возраст для многолетних плодовых тел [15, 46, 55].

Исследования морфологического строения спор, нитей мицелия и интенсивности его развития в древесине проводили методом прямого микрофотографирования с применением оптического микроскопа Nikon E200 (объективы 4×–100×, окуляры 10×, 15×) и бинокулярного стереоскопического МБС-9 (увеличение 3,33–100 крат.) [19, 23, 56, 57].

Современное таксономическое положение видов приведено по базам данных Index Fungorum (2025), MycoBank Fungal databases (2025).

Систематизация информации по ксиломицетам и анализ массива данных проведены с помощью программных средств MS Office.

Результаты и обсуждение

Биотический комплекс дереворазрушающих грибов, развивающихся на древесине пород рода *Salix* и *Populus*, был представлен двумя отделами царства Fungi (Basidiomycota, Ascomycota) и классом Мухомуцетес (Миксомицеты, или слизевики) домена Eukaryota. Установлено, что в микокомплексе доминировали базидиомицеты, в частности, биотрофы – представители родов *Armillaria*, *Heterobasidion*, *Inonotus*, *Phellinus*; ксилотрофы – *Bjerkandera*, *Cerrena*, *Daedaleopsis*, *Fomes*, *Fomitiporia*, *Fomitopsis*, *Ganoderma*, *Hapalopilus*, *Inonotus*, *Ischnoderma*, *Laetiporus*, *Merulius*, *Oxyporus*, *Pallidohirschioporus*, *Pappia*, *Phellinopsis*, *Sarcodontia*, *Stereum*, *Trametes*, *Xanthoporia*; сапроксилотрофы – *Antrodia*, *Cerrioporus*, *Fuscoporia*, *Gloeoporus*, *Hymenochaete*, *Irpex*, *Junghuhnia*,

Lentinus, *Neofavolus*, *Phellinus*, *Phlebia*, *Phlebiopsis*, *Radulodon*, *Skeletocutis*, *Tyromyces*, *Vitreoporus*, *Xylodon*; сапроксилотрофы-гумификаторы – *Collybia*, *Pholiota*, *Pleurotus* (табл. 1).

Интересный результат получен при анализе узкоспециализированных грибов микокомплекса на растениях рода *Salix* – были выделены представители родов *Lentinus*, *Punctularia*, *Rigidoporus* и сапротрофы родов *Ceriporia*, *Corticium*, *Dacrymyces*, *Etheiroidon*, *Hydnocristella*, *Hyphodontia*, *Raduliporus*, *Trechispora*. Существенно ниже разнообразии узкоспециализированных грибов для растений рода *Populus*: базидиомицеты – род *Gloeophyllum* и сапротрофы – роды *Ceriporia*, *Corticium*, *Dacrymyces*, *Etheiroidon*, *Hydnocristella*, *Hyphodontia*, *Raduliporus*, *Trechispora* (табл. 2).

Отмечено, что поселение представителей отдела Ascomycota и класса Мухомуцетес, сосуществующих со всеми эколого-трофическими группами ксилотрофов, начинается ещё на стадии живого дерева совместно с базидиальными биотрофами. Важно, что такой сценарий возможен только на поражённых участках древесины, которые образовались в результате поранения или слома дерева. На породах семейства Salicaceae были выделены роды аскомицетов – *Bulgaria*, *Diatrype*, *Jackrogersella*, *Scutellinia* и роды миксомицетов – *Arcyria*, *Fuligo*, *Trichia*. Аскомицет *Chlorociboria aeruginascens* (Nyl.) Kanouse и миксомицет *Stemonitis axifera* (Bull.) T. Macbr являются монотрофами осины, а аскомицет *Calycina citrina* (Hedw.) встречался только на ивах (табл. 3).

Стратегия адаптации к изменениям условий среды у ксилотрофных грибов связана с их функциями: деструкционная – по разложению древесины (круговорот веществ в экосистеме) и регуляторная – по развитию фитоценоза (рост деревьев). В ходе исследования выявлено, что в структуре микоценозов происходят трансформации, которые отражают одну из четырёх стратегий колонизации грибами древесного субстрата (табл. 4).

Установлено, что афиллофоровые грибы (*Phellinus punctatus* и *Daedaleopsis tricolor*, *Bjerkandera adusta* и *Inonotus radiatus*) вступают в активную конкуренцию за субстрат

Таблица 1. СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ДЕНДРОБИОНТНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ СЕМЕЙСТВА SALICACEAE

ЭТГ	Вид ксилотрофов
БТ	<i>Armillaria ostoyae</i> (Romagn.) Herink; <i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref.; <i>Inonotus obliquus</i> (Fr.) Pilat; <i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quel.
КСТ	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.; <i>Bjerkandera fumosa</i> (Pers.) P. Karst.; <i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill; <i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.; <i>Daedaleopsis tricolor</i> (Bull.) Bondartsev & Singer; <i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.; <i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst.; <i>Ganoderma lipsiense</i> (Batsch) G.F. Atk.; <i>Ganoderma resinaceum</i> Boud.; <i>Ganoderma lucidum</i> (Curtis) P. Karst.; <i>Haploporus rutilans</i> (Pers.) Murrill; <i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.; <i>Ischnoderma resinoseum</i> (Schrad.) P. Karst.; <i>Trametes trogii</i> Berk.; <i>Inonotus cuticularis</i> (Bull.) P. Karst.; <i>Inonotus hispidus</i> (Bull.) P. Karst.; <i>Inonotus radiatus</i> (Sowerby) P. Karst.; <i>Inonotus rheades</i> (Pers.) Bondartsev & Singer; <i>Merulius molluscus</i> Fr.; <i>Phellinopsis conchata</i> (Pers.) Y.C. Dai; <i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr.; <i>Trametes hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd; <i>Trametes pubescens</i> (Schumach.) Pilat; <i>Trametes versicolor</i> (L.) Lloyd; <i>Pallidohirschioporus biformis</i> (Fr.) Y.C. Dai, Yuan Yuan & M. Zhou; <i>Pappia fissilis</i> (Berk. & M.A. Curtis) Zmitr.; <i>Sarcodontia spumea</i> (Sowerby) Spirin; <i>Sarcodontia spumea</i> (Sowerby) Spirin; <i>Xanthoporia radiata</i> (Sowerby) ura, Zmitr., Wasser, Raats & Nevo; <i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill; <i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryvarden; <i>Oxyporus populinus</i> (Schumach.) Donk; <i>Fomitiporia punctata</i> (P. Karst.) Murrill; <i>Stereum subtomentosum</i> Pouzar; <i>Stereum gausapatum</i> (Fr.) Fr.; <i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers.
СПКСТ	<i>Antrodia albida</i> (Fr.) Donk; <i>Hymenochaete tabacina</i> (Sowerby) Lev.; <i>Neofavolus alveolaris</i> (DC.) Sotome & T. Hatt.; <i>Cerioporus squamosus</i> (Huds.) Quel.; <i>Irpex lacteus</i> (Fr.) Fr.; <i>Lentinus arcularius</i> (Batsch) Zmitr.; <i>Lentinus brumalis</i> (Pers.) Zmitr.; <i>Cerioporus varius</i> (Pers.) Zmitr. & Kovalenko; <i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.) Jülich; <i>Skeletocutis nivea</i> (Jungh.) Jean Keller; <i>Gloeoporus pannocinctus</i> (Romell) J. Erikss.; <i>Radulodon aneirinus</i> (Sommerf.) Spirin; <i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P. Karst.; <i>Phlebia radiata</i> Fr.; <i>Vitreoporus dichrous</i> (Fr.) Zmitr.; <i>Junghuhnia nitida</i> (Pers.) Ryvarden; <i>Fuscoporia ferruginosa</i> (Schrad.) Murrill; <i>Phellinus laevigatus</i> (P. Karst.) Bourdot & Galzin; <i>Lentinus substrictus</i> (Bolton) Zmitr. & Kovalenko; <i>Skeletocutis nivea</i> (Jungh.) Jean Keller; <i>Coniophora puteana</i> (Schumach.) P. Karst.
СПКСТ-ГМФ	<i>Pholiota adiposa</i> (Batsch) P. Kumm.; <i>Pholiota aurivella</i> (Batsch) P. Kumm.; <i>Pholiota squarrosa</i> (Vahl) P. Kumm.; <i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.; <i>Collybia velutipes</i> (Curtis) P. Kumm.

Примечание: ЭТГ – эколого-трофические группы; БТ – биотрофы; КСТ – ксилотрофы; СПКСТ – сапроксилотрофы; СПКСТ-ГМФ – сапроксилотрофы-гумификаторы.

Таблица 2. УЗКОСПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ ДЛЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ SALIX И POPULUS

ЭТГ*	Вид ксилотрофов для рода SALIX	Вид ксилотрофов для рода POPULUS
БТ	Нет	<i>Phellinus tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov
КСТ	<i>Trametes suaveolens</i> (L.) Fr.; <i>Punctularia strigosozonata</i> (Schwein.) P.H.B. Talbot; <i>Rigidoporus ulmarius</i> (Sowerby) Imazeki; <i>Haploporus odoratus</i> (Sommerf.) Bondartsev & Singer; <i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.; <i>Lentinus tigrinus</i> (Bull.) Fr.	<i>Fomitopsis pulvinascens</i> (Pilát) Niemelä & Miettinen; <i>Trametes pubescens</i> (Schumach.) Pilát; <i>Gloeophyllum trabeum</i> (Pers.) Murrill; <i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden
СПКСТ	<i>Raduliporus aneirinus</i> (Sommerf.) Spirin & Zmitr.; <i>Xylodon radula</i> (Fr.) Tura, Zmitr., Wasser & Spirin; <i>Hyphodontia arguta</i> (Fr.) J. Erikss.; <i>Etheiaron fimbriatus</i> (Pers.) Banker; <i>Ceriporia viridans</i> (Berk. & Broome) Donk; <i>Corticium roseum</i> Pers.; <i>Dacrymyces deliquescens</i> (Bull.) Duby; <i>Trechispora mollusca</i> (Pers.) Libertá; <i>Hydnocristella himantia</i> (Schwein.) R.H. Petersen	<i>Antrodiella semisupina</i> (Berk. & M.A. Curtis) Ryvarden; <i>Auricularia mesenterica</i> (Dicks.) Pers.; <i>Fomitopsis mellita</i> (Niemelä & Penttilä) Niemelä & Miettinen; <i>Xylodon flaviporus</i> (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke) Riebesehl & Langer
СПКСТ-ГМФ	<i>Tapinella atrotomentosa</i> (Batsch) Šutara	Нет

* Расшифровка аббревиатуры в примечании к табл. 1.

с агариковыми грибами (*Armillaria ostoyae*, *Pleurotus ostreatus*) с образованием интерферальных мицелиальных зон вдоль поселения мицелия.

Также регистрировались процессы адаптации к дефициту питательных веществ, например, когда совместно растущие *Trametes hirsuta*

Таблица 3. Узкоспециализированные ксилобионтные аско- и миксомицеты для родов семейства SALICACEAE (Ивовые)

Таксономическое положение грибов	Вид для рода <i>SALIX</i>	Вид для рода <i>POPULUS</i>
Ascomycota	<i>Calycina citrina</i> (Hedw.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. <i>Bulgaria inquinans</i> (Pers.) Fr. <i>Diatrype bullata</i> (Hoffm.) Fr. <i>Diatrype stigma</i> (Hoffm.) Fr. <i>Jackrogersella multififormis</i> (Fr.) L. Wendt Kuhnert & M. Stadler <i>Scutellinia scutellata</i> (L.) Lambotte	<i>Bulgaria inquinans</i> (Pers.) Fr. <i>Chlorociboria aeruginascens</i> (Nyl.) Kanouse <i>Diatrype bullata</i> (Hoffm.) Fr. <i>Diatrype stigma</i> (Hoffm.) Fr. <i>Jackrogersella multififormis</i> (Fr.) L. Wendt, Kuhnert & M. Stadler <i>Legaliana badia</i> (Pers.) Van Vooren <i>Peziza micropus</i> Pers. <i>Peziza varia</i> (Hedw.) Alb. & Schwein. <i>Scutellinia scutellata</i> (L.) Lambotte
Мухомycota	<i>Arcyria incarnata</i> (Pers.) Pers. <i>Arcyria denudata</i> (L.) Wettst. <i>Fuligo leviderma</i> H. Neubert, Nowotny & K. Baumann <i>Trichia varia</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	<i>Arcyria incarnata</i> (Pers.) Pers. <i>Fuligo leviderma</i> H. Neubert, Nowotny & K. Baumann <i>Stemonitis axifera</i> (Bull.) T. Macbr. <i>Trichia varia</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.

Таблица 4. Стратегии колонизации субстрата ксилобионтными и ксилотрофными грибами

Характеристика стратегии	Стратегии колонизации			
	Активная конкуренция	Пассивная конкуренция	Игнорирование конкурента	Обход конкурента
Особенности	Быстрый рост; захват первичных ресурсов	Устойчивость к специфическим стрессам	Способность игнорировать жизнедеятельность конкурентов	Способность заселять близкие по химическому составу субстраты
Темпы роста	Быстрое прорастание и рост спор	Иногда медленно	Не особенно медленно	Не особенно медленно
Ферментативная способность	Относительно узкая способность	Широкие возможности	Широкие возможности	Широкие возможности
Утилизируемые субстраты	Субстрат с незначительно модифицированным составом	Субстрат с модифицированным составом	Субстрат с модифицированным составом	Субстрат как с незначительным, так и с модифицированным составом
Сроки образования базидиом	На ранних стадиях жизненного цикла	На более поздних стадиях жизненного цикла, иногда спорадические	На более поздних стадиях жизненного цикла, иногда спорадические	На ранних стадиях жизненного цикла
Устойчивость к конкуренции	Низкая; легко заменяется	Высокая, при этом снижается специфический стресс	Зависит от способности захватывать и защищать территорию	Высокая способность обходить конкуренцию

и *Fomes fomentarius* продолжали своё развитие на субстрате, перешедшем в состояние сухой гнили, с поселением *Fuscororia ferruginosa*, *Hymenochaete tabacina* и *Irpex lacteus*.

Исследование модельных деревьев показало, что на начальной стадии ксилотрофии происходит

взаимодействие между видами, проявляющими агрессивную и пассивную конкуренцию (АК и ПК соответственно). Стратегии «игнорирование конкурента» и «обход конкурента» позволяли видам с ПК постепенно вытеснять виды с АК. Под действием энзимов ксилотрофного комплекса

(виды с АК и ПК) происходила полная трансформация (разложение) древесины и гумификация. Например, в комлевой зоне разных видов ивы активный рост *Ganoderma lipsiense* ускорял процесс усыхания дерева, а также потерю механической устойчивости ствола к сломам и разрыву корней при шквалистых ветрах. Другой пример: мицелий биотрофа *Phellinus igniarius* активно разрастался в центральной части ствола деревьев семейства *Salicaceae* и угнетал их жизнеспособность.

В ходе работы была проведена специальная серия наблюдений по развитию ксилолиза на сегментах отмерших стволов *Salix fragilis* L. и *Populus tremula* L. Особенности развития ксилолиза у обеих пород определяются строением древесины с физиологически неактивной частью ксилемы (ядровая древесина). В первой серии наблюдений был взят сегмент отмершего ствола ивы, на котором развивался *Fomitiporia punctata*. После перпендикулярного распила ствола через 6 мес. на образце произошло поселение *Oxyporus populinus* в зоне ложного ядра, где отсутствовал мицелий *Fomitiporia punctata*, т.е. в зоне свободной древесины. В результате сформировалась сложная интерферальная система, при которой *Oxyporus populinus* развивался в рамках стратегии ПК, в отличие от *Fomitiporia punctata*, мицелий которого занял зону ранней заболони по всей окружности сегмента. В другой серии

наблюдений на сегменте ствола тополя с наличием на нем мицелия и базидиом *Trametes versicolor* заселения на спиле не произошло. Изучение данного вопроса продолжается.

В ходе исследования модельных образцов древесных растений семейства *Salicaceae* прямая линейная сукцессия не была выявлена. Напротив, на большинстве образцов наблюдалась антагонистическая динамика, включающая три фазы:

1. Фаза открытого сообщества: взаимодействие между видами с активной (например, прямая конкуренция за ресурсы) и пассивной (химическое ингибирование) стратегиями.

2. Фаза сокращающегося сообщества: доминирование видов, способных игнорировать или подавлять конкурентов (например, *Phellinus igniarius* (L.) Quél.), что приводит к вытеснению менее адаптированных таксонов.

3. Фаза гумусового сообщества: полная деградация древесины под воздействием ферментов ксилотрофного комплекса.

Изучение совместных поселений представителей разных эколого-трофических групп грибов на модельных деревьях тополя позволило выделить следующие виды: аскомицетов – *Chlorociboria aeruginascens*; базидиомицетов – *Bjerkandera fumosa*, *Bjerkandera fumosa*, *Trametes pubescens* и сапротрофов – *Junghuhnia nitida*, *Coniophora puteana* (рис. 1).



А



Б

Рис. 1. Совместное поселение *Chlorociboria aeruginascens* (А) и *Coniophora puteana* (Б) на стволе осины

Отмечалось, что аскомицет *Bulgaria inquinans* способен поселяться как на живых базидиомах, так и на древесине с развитым мицелиальным телом *Bjerkandera fumosa*, что иллюстрировало ситуацию антагонистических отношений между двумя видами, предпочитающими стратегию активного заселения субстрата (рис. 2).

На модельных деревьях ивы совместное поселение в микоценозе аскомицетов и базидиомицетов имело ряд особенностей. Так, если *Jackrogersella multiformis* занимал верхнюю часть



Рис. 2. ПОСЕЛЕНИЕ *BULGARIA INQUINANS* НА БАЗИДИОМАХ И ДРЕВЕСИНЕ С МИЦЕЛИАЛЬНЫМ ТЕЛОМ *BJERKANDERA FUMOSA* НА ОСИНЕ

ствола, то *Peniophora cinerea* – нижнюю (рис. 3). При этом регистрировалось полярное поселение на фрагментах ветвей, когда *Jackrogersella multiformis* осваивал субстрат с одной стороны, а с другой стороны развивался *Irpex lacteus* или *Stereum gausapatum*.

Схожие предпочтения показывает *Calycina citrina*, поселения которого отмечались совместно с сапротрофами – *Hyphoderma setigerum*, *Peniophora cinerea*, *Coniophora puteana* (рис. 4).

Эти зависимости могут свидетельствовать о поселении аскомицетов в более поздние стадии разрушения древесины, когда субстрат становится доступным для их питания (табл. 5).

Анализ образцов древесины с плодоношением миксомицетов показал, что они занимают первое поверхностное годичное кольцо и используют стратегии игнорирования и обхода конкурентов. Данный вопрос требует дальнейшего изучения.

В ходе исследования удалось наблюдать на пне развитие микокомплекса из трёх видов грибов – ксилотрофного базидиомицета *Sceletocutis nivea* с аскомицетами *Scutellinia scutellata* и *Huroxylon multiforme*, которые сосуществовали на едином субстрате. В условиях совместного поселения произошло послонное разделение субстрата: каждый гриб колонизирует определённые слои древесины. Наибольшая



А



Б

Рис. 3. ПОЛЯРНОЕ ПОСЕЛЕНИЕ *JACKROGERSSELLA MULTIFORMIS* (А) И *PENIOPHORA CINEREA* (Б) НА ОТМЕРШЕМ СТВОЛЕ ИВЫ



А



Б

Рис. 4. Совместное поселение *Calycina citrina* (А) и *Hyphoderma setigerum* (Б) на отмершем стволе ивы

Таблица 5. Виды, совместно поселяющиеся на одном древесном субстрате, в составе микоценоза (аскомицеты + базидиомицеты)

Род растения	Аскомицет	Базидиомицет	
<i>Populus</i>	<i>Bulgaria inquinans</i>	<i>Skeletocutis odora</i>	
		<i>Oxyporus corticola</i>	
		<i>Bjerkandera fumosa</i>	
	<i>Calycina citrina</i>	<i>Chlorociboria aeruginascens</i>	<i>Peniophora cinerea</i>
			<i>Armillaria ostoyae</i>
			<i>Stereum hirsutum</i>
			<i>Bjerkandera fumosa</i>
			<i>Junghuhnia nitida</i>
			<i>Trametes pubescens</i>
<i>Coniophora puteana</i>			
<i>Legaliana badia</i>			<i>Stereum hirsutum</i>
<i>Peziza micropus</i>	<i>Trametes hirsuta</i>		
<i>Peziza varia</i>	<i>Trametes hirsuta</i>		
<i>Salix</i>	<i>Calycina citrina</i>	<i>Bjerkandera adusta</i>	
		<i>Trametes hirsuta</i>	
		<i>Hyphoderma setigerum</i>	
	<i>Jackrogersella multiformis</i>	<i>Scutellinia scutellata</i>	<i>Sceletocutis nivea</i>
			<i>Peniophora cinerea</i>
			<i>Irpex lacteus</i>
			<i>Stereum gausapatum</i>
			<i>Stereum hirsutum</i>
		<i>Skeletocutis nivea</i>	

конкуренция наблюдается в поверхностном слое (глубина до 5 мм), где взаимодействуют *Scutellinia scutellata* и *Hyphoxylon multiforme*. При этом *Sceletocutis nivea* занимает нижележащие

слои, формируя плодовые тела на поверхности древесины (рис. 5).

На модельных деревьях были зарегистрированы миксомицеты из родов *Arcyria*, *Fuligo*,



Рис. 5. Совместное поселение *SCELETOCUTIS NIVEA*, *SCUTELLINIA SCUTELLATA* и *HYPOXYLON MULTIFORME* на пне ивы

Trichia, *Stemonitis*, которые формировали плодовые тела одновременно с аскомицетами и базидиомицетами. Например, на древесине ивы совместно обитали представители *Arcyria* и *Stereum*, *Xanthoporia* (рис. 6), на тополе – *Arcyria* и *Trametes* (рис. 7).

Другой пример: миксомицет *Fuligo leviderma* на древесине ивы развивался вместе с *Stereum*, *Xanthoporia*; в отличие от комплекса на тополе, где *Fuligo leviderma* регистрировался совместно с *Bjerkandera fumosa* (рис. 8).



А



Б

Рис. 6. Поселение *ARCYRIA INCARNATE* (А) и *STEREUM SUBTOMENTOSUM* (Б) на иве

Исключительно на осине обитал *Stemonitis axifera*, сосуществуя с базидиомицетами *Trametes hirsute*, *Trametes pubescens*, *Coniophora puteana*, *Bjerkandera fumosa* (рис. 9).

На образцах с подобным поселением не была выявлена зона интерферального мицелиального взаимодействия. Это свидетельствует о том, что грибы не вступали в конкуренцию, используя стратегию взаимного игнорирования (табл. 6).

Исследование образцов древесины с плодоношением миксомицетов выявило чёткое разграничение зон колонизации: миксомицеты занимают только первое поверхностное годовичное кольцо, тогда как аскомицет *Chlorociboria aeruginascens* проникает вглубь, достигая ложного ядра. Это свидетельствует о применении ими стратегий экологической сегрегации – избегания конкуренции за счёт пространственного разделения. Полученные данные требуют дополнительного изучения, особенно в контексте механизмов, позволяющих видам сосуществовать без прямого антагонизма.

Выводы

В лесопарковых насаждениях и зелёных зонах Центрального региона (Москва, Московская, Рязанская, Владимирская области) на древесных породах семейства *Salicaceae* определён состав



А



Б

Рис. 7. Поселение *ARCYRIA DENUDATA* (А); *TRAMETES PUBESCENS* (Б) на осине



А



Б

Рис. 8. Поселение *FULIGO LEVIDERMA* (А) и *BJERKANDERA FUMOSA* (Б) на осине



А



Б

Рис. 9. Поселение *STEMONITIS AXIFERA* (А) и *TRAMETES HIRSUTE* (Б) на осине

ТАБЛИЦА 6. ВИДЫ, СОВМЕСТНО ПОСЕЛЯЮЩИЕСЯ НА ОДНОМ ДРЕВЕСНОМ СУБСТРАТЕ В СОСТАВЕ МИКОЦЕНОЗА (МИКСОМИЦЕТЫ + БАЗИДИОМИЦЕТЫ)

РОД РАСТЕНИЯ	МИКСОМИЦЕТ	БАЗИДИОМИЦЕТ
Populus	<i>Arcyria incarnata</i>	<i>Trametes hirsuta</i>
	<i>Fuligo leviderma</i>	<i>Bjerkandera fumosa</i>
	<i>Stemonitis axifera</i>	<i>Trametes pubescens</i>
		<i>Coniophora puteana</i>
		<i>Bjerkandera fumosa</i>
<i>Trichia varia</i>	<i>Junghuhnia nitida</i>	
Salix	<i>Arcyria denudata</i>	<i>Stereum rugosum</i>
	<i>Arcyria incarnata</i>	<i>Xanthoporia radiata</i>
		<i>Stereum subtomentosum</i>
	<i>Fuligo leviderma</i>	<i>Stereum hirsutum</i>
		<i>Xanthoporia radiata</i>
<i>Stemonitis axifera</i>	<i>Trametes hirsuta</i>	

микокомплекса, в котором доминируют представители отдела Basidiomycota из родов: *Armillaria*, *Heterobasidion*, *Inonotus*, *Phellinus*, *Bjerkandera*, *Cerrena*, *Daedaleopsis*, *Fomes*, *Fomitiporia*, *Fomitopsis*, *Ganoderma*, *Hapalopilus*, *Inonotus*, *Ischnoderma*, *Laetiporus*, *Merulius*, *Oxyporus*, *Pallidohirschioporus*, *Pappia*, *Phellinopsis*, *Sarcodontia*, *Stereum*, *Trametes*, *Xanthoporia*, *Antrodia*, *Cerioporus*, *Fuscoporia*, *Gloeoporus*, *Hymenochaete*, *Irpex*, *Junghuhnia*, *Lentinus*, *Neofavolus*, *Phellinus*, *Phlebia*, *Phlebiopsis*, *Radulodon*, *Skeletocutis*, *Tyromyces*, *Vitreoporus*, *Xylodon*, *Collybia*, *Pholiota*, *Pleurotus*.

Показано, что совместно с базидиомицетами на древесине поселяются ксилобионтные аскомицеты из родов *Bulgaria*, *Diatrype*, *Jackrogersella*, *Scutellinia* и миксомицеты из родов *Arcyria*, *Fuligo*, *Stemonitis*, *Trichia*. Отмечено разнообразие

стратегий колонизации субстрата деревообитающими грибами.

В структуре микоценозов хвойно-широколиственных лесов аскомицеты могут конкурировать как с представителями своего отдела, так и с базидиомицетами. Разнообразие наблюдаемых стратегий взаимодействия указывает на сложную зависимость от механических свойств и химического состава древесины, которые являются ключевыми факторами колонизации субстрата деревообитающими грибами.

На большом массиве данных показано, что аскомицеты и миксомицеты способны формировать на древесном субстрате «зоны» (участки) энзимного антагонизма с базидиомицетами. Природа данного процесса продолжает изучаться.

Работа частично выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН по теме № 122042700002-6

Список источников

1. Мартынюк, А.А. Изученность государственных защитных лесных полос европейской части Российской Федерации: аналитический обзор. – Текст : электронный / А.А. Мартынюк, Т.Я. Турчин, А.Б. Корнеев // Лесохозяйственная информация. – 2023. – № 3. – С. 55–76. – DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2023.3.04. – EDN LAWGSX. – Режим доступа: <https://elibrary.ru/lawgsx>.
2. Особенности роста серокорой и зеленокорой форм осины в культурах на территории Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. – Текст : электронный / Д.Е. Румянцев, Н.С. Воробьева, С.Л. Рысин [и др.] // Лесохозяйственная информация. – 2024. – № 1. – С. 15–28. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.1.02. – EDN FPWIJG. – Режим доступа: <https://elibrary.ru/fpwijg>.
3. Дунаев, А.В. Интродуценты сем. *Salicaceae* Lindl. и дереворазрушающие грибы // Ботанические сады в XXI веке: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения : сб. науч. материалов II Всероссийской научно-практической конф. с междунар. участием, посвященной 20-летию образования Ботанического сада НИУ «БелГУ»; отв. ред. В.К. Тохтарь, Е.Н. Дунаева / А.В. Дунаев, В.Н. Зеленкова. – Белгород, 2019. – С. 86–87.
4. Hiscox, J. Fungus wars: basidiomycete battles in wood decay / J. Hiscox, J. O'Leary, L. Boddy // *Studies in Mycology*. – 2018. – Vol. 89. – P. 117–124. DOI: 10.1016/j.simyco.2018.02.003.
5. Беломесяцева, Д.Б. Микромицеты в составе микобиоты широколиственных лесов / Д.Б. Беломесяцева, Т.Г. Шабашова, О.С. Гапиенко // Труды БГТУ. Сер.1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. – 2016. – № 1 (183). – С. 162–165.
6. Boddy, L. Fungal ecology: principles and mechanisms of colonization and competition by saprotrophic fungi / L. Boddy, J. Hiscox // *Microbiol Spectrum*. – 2016. – Vol. 4(6). – P. 1–16. DOI:10.1128/microbiolspec.FUNK-0019-2016.
7. Ветчинкина, Е.П. Характеристика мицелиальных пленок ксилотрофных базидиомицетов / Е.П. Ветчинкина // Современная микология в России : материалы международного микологического форума. – Т. 10. – Москва : Национальная академия микологии, 2024. – С. 42–45.
8. Стороженко, В.Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах / В.Г. Стороженко. – Тула : Гриф и К, 2014. – 184 с.
9. Zabel, R.A. Wood Microbiology. Decay and Its Prevention / R.A. Zabel, J.J. Morrell, S. Robinson. – London : Academic Press, 2020. – 556 p.
10. Варенцова, Е.Ю. Поражение древесных насаждений Елагина острова в Санкт-Петербурге грибными патогенами (*Agaricomycetes* Doweld) и влияние водного режима на их распространение / Е.Ю. Варенцова, С. Г. Шурыгин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2021. – Вып. 236. – С. 152–162. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.152-162.
11. Некляев, С.Э. Состав трофических ассоциаций грибов при сукцессионных трансформациях фитоценозов. – Текст : электронный / С.Э. Некляев, Л.Г. Серая, Г.Е. Ларина // Лесохозяйственная информация. – 2025. – № 1. – С. 16–24. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2025.1.02. EDN FTKQUX. – Режим доступа: URL: <http://lhi.vniilm.ru/>
12. Биодegradация древесины ферментными комплексами дереворазрушающих грибов / А.Н. Веревкин, Г.Н. Кононов, Ю.В. Сердюкова [и др.] // Лесной вестник. – 2019. – Т. 23. – № 5. – С. 95–100. DOI: 10.18698/2542-1468-2019-5-95-100.
13. ГОСТ 18610–82 Древесина. Метод полигонных испытаний стойкости к загниванию.
14. ГОСТ 33776–2016. Межгосударственный стандарт. Методы испытаний химической продукции, представляющей опасность для окружающей среды.
15. Бондарцев, А.С. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения / А.С. Бондарцев, Р.А. Зингер // Труды Ботан. ин-та АН СССР. – Сер. 2. Спор. раст. – 1950. – Вып. 6. – С. 499–572.

16. Методы экспериментальной микологии / И.А. Дудка, С.П. Вассер, И.А. Элланская, Э.З. Коваль, Л.Т. Горбик [и др.]. – Киев : Наукова думка, 1982. – 552 с.
17. Ryvarden, L. European polypores. Part 1. Abortiporus–Lindtneria / L. Ryvarden, R.L. Gilbertson. — Vol. 6. – Lubrecht & Cramer Ltd, 1993. – 387 p.
18. Moser, M. Keys to Agaric and Boleti (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) / M. Moser. – London : Roger Phillips, 1983. – 266 p.
19. Исиков, В.П. Дендромикология / В.П. Исиков, Н.И. Конопля. – Луганск : Альма-Матер, 2004. – 347 с.
20. Афилофоровые грибы заповедника «Пинежский» / О.Н. Ежов, Р.В. Ершов, А.В. Руоколайнен, И.В. Змирович. – Екатеринбург : ИЭПС УрО РАН, 2011. – 147 с.
21. Gupta, V.K. Laboratory Protocols in Fungal Biology Current Methods in Fungal Biology / V.K. Gupta, M.G. Tuohy. – London : Springer Science+Business Media, LLC, 2013. – 606 p.
22. Лемеза, Н.А. Практикум по основам ботаники: водоросли и грибы / Н.А. Лемеза. – Минск : Вышэйшая школа, 2017. – 256 с.
23. Ивойлов, А.В. Изучение видового разнообразия макромицетов / А.В. Ивойлов, С.Ю. Большаков, Т.Б. Силяева. – Саранск : изд-во Мордовского ун-та, 2017. – 160 с.
24. Гмошинский, В.И. Определитель миксомицетов Московского региона : учебно-методическое пособие / В.И. Гмошинский, Е.А. Дунаев, Н.И. Киреева. – Москва : Культурно-просветительский центр «Архэ», 2021. – 388 с.
25. Edible and Medicinal Mushrooms Technology and Applications / edited by D.C. Zied, A. Pardo-Giménez. – Oxford : John Wiley & Sons Ltd, 2017. – 586 p.
26. Кураков, А.В. Методы изучения разнообразия грибов в наземных и водных экосистемах / А.В. Кураков, Л.Ю. Кокаева. – Москва : изд-во Национальной академии микологии, 2023. – 128 с.
27. Некляев, С.Э. Особенности активного микогенного ксилолиза на сосне обыкновенной в зоне хвойно-широколиственных лесов / С.Э. Некляев, Г.Е. Ларина, Л.Г. Серая // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2023. – Вып. 244. – С. 164–183. DOI: 10.21266/2079–4304.2023.244.164–183.
28. Горленко, М.В. Грибы СССР / М.В. Горленко, М.А. Бондарцева, Л.В. Гарибова. – Москва : Мысль, 1980. – 303 с.
29. Определитель низших растений. – Т. 3. Грибы / под ред. Л.И. Курсанова. – Москва : Советская наука, 1954. – 454 с.
30. Определитель низших растений. – Т. 4. Грибы / под ред. Л.И. Курсанова. – Москва : Советская наука, 1956. – 449 с.
31. Визначник грибів України. – Т. 1. Слизовики; Архіміцети; Фікоміцети. – Киев : Наукова думка, 1967. – 252 с.
32. Визначник грибів України. – Т. 2. Аскоміцети. – Киев : Наукова думка, 1969. – 515 с.
33. Визначник грибів України. – Т.3. Незавершені гриби. – Киев : Наукова думка, 1971. – 693 с.
34. Визначник грибів України. – Т. 4. Базидіоміцети: Дакриміцетальні, Трємелляльні, Аурикулярні, Сажкові, Іржасті. – Киев : Наукова думка, 1971. – 314 с.
35. Визначник грибів України. – Т. 5. Кн. 1. Базидіоміцети. Екзобазидіальні, Афілофоральні, Кантарелальні. – Киев : Наукова думка, 1972. – 240 с.
36. Визначник грибів України. – Т. 5. Кн. 2. Болетальні, Стробіломіцетальні, Трихоломатальні, Ентоломатальні, Руссуляльні, Агарикальні, Гастероміцети. – Киев : Наукова думка, 1979. – 566 с.
37. Michael, E. Handbuch für Pilzfreunde / E. Michael, B. Hennis. – Jena : Fisher, 1968. – Bd. 1. – 308 s.
38. Давыдкина, Т.А. Стереумовые грибы Советского Союза / Т.А. Давыдкина. – Ленинград : Наука, 1980. – 143 с.
39. Бондарцева, М.А. Определитель грибов СССР: Порядок афилофоровые / М.А. Бондарцева, Э.Х. Пармасто. – Вып. 1. – Ленинград : Наука, 1986. – 192 с.

40. Мельник, В.А. Несовершенные грибы на древесных и кустарниковых породах / В.А. Мельник, И.С. Попушой. – Кишинев : Штиинца, 1992. – 368 с.
41. Ryvarden, L. European polypores. – Part 2. Meripilus–Tyromyces / L. Ryvarden, R.L. Gilbertson. – Oslo : Fungiflora, 1994. – Vol. 7. – P. 388–743.
42. Ellis, M.B. Microfungi on land plants / M.B. Ellis, J.P. Ellis. – Richmond England : The Richmond Publishing Co. Ltd., 1997. – 892 p.
43. Бондарцева, М.А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые / М.А. Бондарцева. – Вып. 2. – Санкт-Петербург : Наука, 1998. – 391 с.
44. Barnett, H.L. Illustrated Genera Imperfect Fungi / H.L. Barnett, B.B. Hunter. – New-York : Macmillan Publishing Co., 1998. – 234 p.
45. Ниемеля, Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающих территорий России / Т. Ниемеля. – Хельсинки : Helsinki University Printing House, 2001. – 120 с.
46. Niemelä, T. Polypores, lignicolous fungi / T. Niemelä. – Vol. 13. – Norrlinna, 2005. – 320 p.
47. Жуков, А.М. Научно-методическое пособие по диагностике грибных болезней лесных деревьев и кустарников / А.М. Жуков, П.В. Гордиенко. – Москва : ВНИИЛМ, 2003. – 123 с.
48. Змитрович, И.В. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые / И.В. Змитрович. – Вып. 3. – Москва, Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 278 с.
49. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов Русской равнины / В.Г. Стороженко, В.И. Крутов, А.В. Руоколайнен, В.М. Коткова, М.А. Бондарцева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 198 с.
50. Трутовые грибы : материалы международного курса по экологии и таксономии дереворазрушающих базидиомицетов в Центральном-Лесном заповеднике / В.М. Коткова, Т. Ниемеля, И.А. Винер, Д.С. Щигель, А.В. Кураков. – Хельсинки : Helsinki University Printing House, 2015. – 95 с.
51. Переведенцева, Л.Г. Определитель грибов (агарикоидные базидиомицеты) / Л.Г. Переведенцева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 119 с.
52. Красуцкий, Б.В. Краткий атлас некоторых ксилофильных грибов Челябинской области / Б.В. Красуцкий. – Челябинск : изд-во ЧелГУ, 2021. – 192 с.
53. Niemelä, T. Suomen käävät [The polypores of Finland] / T. Niemelä. – Vol. 31. – Finnish Museum of Natural History LUOMUS, Viherympäristöliitto, Suomen Puunhoidon Yjdistus, 2016. – 430 p.
54. Stokland, J.N. Biodiversity in dead wood / J.N. Stokland, J. Siitonen, B.G. Jonsson. – Cambridge : Cambridge University Press, 2012. – 509 p.
55. Boddy, L. Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes / L. Boddy, J. Frankland, P. Van West. – Oxford : Elsevier, 2007. – 386 p.
56. Камзолкина, О.В. Методические пособие по микроскопии в исследованиях грибов и водорослей / О.В. Камзолкина, А.Г. Богданова. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2017. – 115 с.
57. Благовещенская, Е.Ю. Микологические исследования: Основы лабораторной техники / Е.Ю. Благовещенская. – Москва : ЛЕНАНД, 2021. – 96 с.

References

1. Martynyuk, A.A. Izuchennost' gosudarstvennyh zashchitnyh lesnyh polos evropejskoj chasti Rossijskoj Federacii: analiticheskij obzor. – Tekst : elektronnyj / A.A. Martynyuk, T.Ya. Turchin, A.B. Korneev // Lesohozyajstvennaya informaciya. – 2023. – № 3. – S. 55–76. – DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2023.3.04. – EDN LAWGSX. – Rezhim dostupa: <https://elibrary.ru/lawgsx>.

2. Osobennosti rosta serokoroy i zelenokoroy form osiny v kul'turah na territorii Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Cicina RAN. – Tekst : elektronnyj / D.E. Romyancev, N.S. Vorob'eva, S.L. Rysin [i dr.] // Lesohozyajstvennaya informaciya. – 2024. – № 1. – S. 15–28. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.1.02. – EDN FPWIJG. – Rezhim dostupa: <https://elibrary.ru/fpwijg>.
3. Dunaev, A.V. Introducenty sem. Salicaceae lindl. i derevorazrushayushchie griby // Botanicheskie sady v XXI veke: sohranenie bioraznoobraziya, strategiya razvitiya i innovacionnye resheniya : sb. nauch. materialov II Vserossijskoj nauchno-prakticheskoy konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashchennoj 20-letiyu obrazovaniya Botanicheskogo sada NIU «BelGU» ; otv. red. V.K. Tohtar', E.N. Dunaeva / A.V. Dunaev, V.N. Zelenkova. – Belgorod, 2019. – S. 86–87.
4. Hiscox, J. Fungus wars: basidiomycete battles in wood decay / J. Hiscox, J. O'Leary, L. Boddy // Studies in Mycology. – 2018. – Vol. 89. – P. 117–124. DOI: 10.1016/j.simyco.2018.02.003.
5. Belomesyaceva, D.B. Mikromicety v sostave mikrobioty shirokolistvennyh lesov / D.B. Belomesyaceva, T.G. Shabashova, O.S. Gapienko // Trudy BGTU. Ser.1: Lesnoe hozyajstvo, prirodnopol'zovanie i pererabotka vozobnovlyаемых resursov. – 2016. – № 1 (183). – S. 162–165.
6. Boddy, L. Fungal ecology: principles and mechanisms of colonization and competition by saprotrophic fungi / L. Boddy, J. Hiscox // Microbiol Spectrum. – 2016. – Vol. 4(6). – P. 1–16. DOI:10.1128/microbiolspec.FUNK-0019-2016.
7. Vetchinkina, E.P. Charakteristika micelial'nyh plenok ksilotrofnih bazidiomicetov / E.P. Vetchinkina // Sovremennaya mikologiya v Rossii : materialy mezhdunarodnogo mikologicheskogo foruma. – T. 10. – Moskva : Nacional'naya akademiya mikologii, 2024. – S. 42–45.
8. Storozhenko, V.G. Evolyucionnye principy povedeniya derevorazrushayushchih gribov v lesnyh biogeocenozah / V.G. Storozhenko. – Tula : Grif i K, 2014. – 184 s.
9. Zabel, R.A. Wood Microbiology. Decay and Its Prevention / R.A. Zabel, J.J. Morrell, S. Robinson. – London : ELSEVIER Academical Press, 2020. – 556 r.
10. Varencova, E.Yu. Porazhenie drevesnyh nasazhdenij Elagina ostrova v Sankt-Peterburge gribnymi patogenami (*Agaricomycetes Doweld*) i vliyanie vodnogo rezhima na ih rasprostranenie / E.Yu. Varencova, S.G. Shurygin // Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. – 2021. – Vyp. 236. – S. 152–162. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.152-162.
11. Neklyayev, S.E. Sostav troficheskikh asociacij gribov pri sukcesionnyh transformacijah fitocenozov. – Tekst : elektronnyj / S.E. Neklyayev, L.G. Seraya, G.E. Larina // Lesohozyajstvennaya informaciya. – 2025. – № 1. – S. 16–24. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2025.1.02. EDN FTKQUX. – Rezhim dostupa: URL: <http://lhi.vniilm.ru/>
12. Biodegradaciya drevesiny fermentnymi kompleksami derevorazrushayushchih gribov / A. N. Verevkin, G. N. Kononov, Yu. V. Serdyukova [i dr.] // Lesnoj vestnik. – 2019. – T. 23. – № 5. – S. 95–100. DOI: 10.18698/2542-1468-2019-5-95-100.
13. GOST 18610–82 Drevesina. Metod poligonnyh ispytanij stojkosti k zagnivaniyu.
14. GOST 33776–2016. Mezhgosudarstvennyj standart. Metody ispytanij himicheskoy produkcii, predstavlyayushchej opasnost' dlya okruzhayushchej sredy.
15. Bondarcev, A.S. Rukovodstvo po sboru vysshih bazidial'nyh gribov dlya nauchnogo ih izucheniya / A. S. Bondarcev, R. A. Zinger // Trudy Botan. in-ta AN SSSR. – Ser. 2. Spor. rast. – 1950. – Vyp. 6. – S. 499–572.
16. Metody eksperimental'noj mikologii / I.A. Dudka, S.P. Vasser, I.A. Ellanskaya, E.Z. Koval', L.T. Gorbik [i dr.]. – Kiev : Naukova dumka, 1982. – 552 s.
17. Ryvarden, L. European polypores. Part 1. Abortiporus–Lindtneria / L. Ryvarden, R. L. Gilbertson. – Vol. 6. – Lubrecht & Cramer Ltd, 1993. – 387 r.
18. Moser, M. Keys to Agaric and Boleti (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) / M. Moser. – London : Roger Phillips, 1983. – 266 p.
19. Isikov, V.P. Dendromikologiya / V.P. Isikov, N.I. Konoplya. – Lugansk : Al'ma-Mater, 2004. – 347 s.

20. Afilloforovye griby zapovednika «Pinezhskij» / O.N. Ezhov, R.V. Ershov, A.V. Ruokolajnen, I.V. Zmitrovich. – Ekaterinburg : IEPS UrO RAN, 2011. – 147 s.
21. Gupta, V.K. Laboratory Protocols in Fungal Biology Current Methods in Fungal Biology / V.K. Gupta, M.G. Tuohy. – London : Springer Science+Business Media, LLC, 2013. – 606 p.
22. Lemeza, N.A. Praktikum po osnovam botaniki: vodorosli i griby / N.A. Lemeza. – Minsk : Vyshejschaya shkola, 2017. – 256 s.
23. Ivojlav, A.V. Izuchenie vidovogo raznoobraziya makromicetov / A.V. Ivojlav, S.Yu. Bol'shakov, T.B. Silaeva. – Saransk : izd-vo Mordovskogo un-ta, 2017. – 160 s.
24. Gmshinskij, V.I. Opredelitel' miksomicetov Moskovskogo regiona : uchebno-metodicheskoe posobie / V.I. Gmshinskij, E.A. Dunaev, N.I. Kireeva. – Moskva : Kul'turno-prosvetitel'skij centr «Arhe», 2021. – 388 s.
25. Edible and Medicinal Mushrooms Technology and Applications / edited by D. C. Zied, A. Pardo-Giménez. – Oxford : John Wiley & Sons Ltd, 2017. – 586 p.
26. Kurakov, A.V. Metody izucheniya raznoobraziya gribov v nazemnyh i vodnyh ekosistemah / A.V. Kurakov, L.Yu. Kokaeva. – Moskva : izd-vo Nacional'noj akademii mikologii, 2023. – 128 s.
27. Neklyayev, S.E. Osobennosti aktivnogo mikogennoho ksiloliza na sosne obyknovennoj v zone hvojno-shirokolistvennyh lesov / S.E. Neklyayev, G.E. Larina, L.G. Seraya // Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. – 2023. – Vyp. 244. – S. 164–183. DOI: 10.21266/2079–4304.2023.244.164–183.
28. Gorlenko, M.V. Griby SSSR / M.V. Gorlenko, M.A. Bondarceva, L.V. Garibova. – Moskva : Mysl', 1980. – 303 s.
29. Opredelitel' nizshih rastenij. – T. 3. Griby / pod red. L.I. Kursanova. – Moskva : Sovetskaya nauka, 1954. – 454 s.
30. Opredelitel' nizshih rastenij. – T. 4. Griby / pod red. L.I. Kursanova. – Moskva : Sovetskaya nauka, 1956. – 449 s.
31. Vznachnik griviv Ukraïni. – T. 1. Slizoviki; Arhimicety; Fikomyceti. – Kiev : Naukova dumka, 1967. – 252 s.
32. Vznachnik griviv Ukraïni. – T. 2. Askomiceti. – Kiev : Naukova dumka, 1969. – 515 s.
33. Vznachnik griviv Ukraïni. – T. 3. Nezaversheni gribi. – Kiev : Naukova dumka, 1971. – 693 s.
34. Vznachnik griviv Ukraïni. – T. 4. Bazidiomiceti: Dakrimicetal'ni, Tremellyal'ni, Aurikulyarni, Sazhkovi, Irzhasti. – Kiev : Naukova dumka, 1971. – 314 s.
35. Vznachnik griviv Ukraïni. – T. 5. Kn. 1. Bazidiomiceti. Ekzobazidial'ni, Afiloforal'ni, Kantarelal'ni. – Kiev : Naukova dumka, 1972. – 240 s.
36. Vznachnik griviv Ukraïni. – T. 5. Kn. 2. Boletal'ni, Ctribilomicetal'ni, Triholomatal'ni, Entolomatal'ni, Russulal'ni, Agarikal'ni, Gasteromiceti. – Kiev : Naukova dumka, 1979. – 566 s.
37. Michael, E. Handbuch für Pilzfreunde / E. Michael, B. Hennis. – Jena : Fisher, 1968. – Bd. 1. – 308 s.
38. Davydkina, T.A. Stereumovye griby Sovetskogo Soyuzha / T.A. Davydkina. – Leningrad : Nauka, 1980. – 143 s.
39. Bondarceva, M.A. Opredelitel' gribov SSSR: Poryadok afillloforovye / M.A. Bondarceva, E.H. Parmasto. – Vyp. 1. – Leningrad : Nauka, 1986. – 192 s.
40. Mel'nik, V.A. Nesovershennyye griby na drevesnyh i kustarnikovyh porodah / V.A. Mel'nik, I.S. Popushoj. – Kishinev : Shtiinca, 1992. – 368 s.
41. Ryvarden, L. European polypores. – Part 2. Meripilus–Tyromyces / L. Ryvarden, R. L. Gilbertson. – Oslo : Fungiflora, 1994. – Vol. 7. – P. 388–743.
42. Ellis, M.B. Microfungi on land plants / M.B. Ellis, J.P. Ellis. – Richmond England : The Richmond Publishing Co. Ltd., 1997. – 892 p.
43. Bondarceva, M.A. Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok afillloforovye / M.A. Bondarceva. – Vyp. 2. – Sankt-Peterburg : Nauka, 1998. – 391 s.
44. Barnett, H.L. Illustrated Genera Imperfect Fungi / H.L. Barnett, B.B. Hunter. – New-York : Macmillan Publishing Co., 1998. – 234 p.
45. Niemelyä, T. Trutovye griby Finlyandii i privileyushchih territorij Rossii / T. Niemelyä. – Hel'sinki : Helsinki University Printing House, 2001. – 120 c.

46. Niemelä, T. Polypores, lignicolous fungi / T. Niemelä. – Vol. 13. – Norrlinia, 2005. – 320 r.
47. Zhukov, A.M. Nauchno-metodicheskoe posobie po diagnostike gribnyh boleznej lesnyh derev'ev i kustarnikov / A.M. Zhukov, P.V. Gordienko. – Moskva : VNIILM, 2003. – 123 s.
48. Zmitrovich, I.V. Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok afilloforovye / I.V. Zmitrovich. – Vyp. 3. – Moskva, Sankt-Peterburg : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2008. – 278 s.
49. Atlas-opredelitel' derevorazrushayushchih gribov Russkoj ravniny / V.G. Storozhenko, V.I. Krutov, A.V. Ruokolajnen, V.M. Kotkova, M.A. Bondarceva. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2014. – 198 s.
50. Trutovye griby : materialy mezhdunarodnogo kursa po ekologii i taksonomii derevorazrushayushchih bazidiomicetov v Central'no-Lesnom zapovednike / V.M. Kotkova, T. Niemelya, I.A. Viner, D.S. Shchigel', A.V. Kurakov. – Hel'sinki : Helsinki University Printing House, 2015. – 95 s.
51. Perevedenceva, L.G. Opredelitel' gribov (agarikoidnye bazidiomicety) / L.G. Perevedenceva. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2015. – 119 s.
52. Krasuckij, B.V. Kratkij atlas nekotoryh ksilofil'nyh gribov Chelyabinskoj oblasti / B.V. Krasuckij. – Chelyabinsk : izd-vo ChelGU, 2021. – 192 s.
53. Niemelä, T. Suomen käävät [The polypores of Finland] / T. Niemelä. – Vol. 31. – Finnish Museum of Natural History LUOMUS, Viherympäristöliitto, Suomen Puunhoidon Yjdistys, 2016. – 430 r.
54. Stokland, J.N. Biodiversity in dead wood / J.N. Stokland, J. Siitonen, B.G. Jonsson. – Cambridge : Cambridge University Press, 2012. – 509 p.
55. Boddy, L. Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes / L. Boddy, J. Frankland, P. Van West. – Oxford : Elsevier, 2007. – 386 p.
56. Kamzolkina, O.V. Metodicheskie posobie po mikroskopii v issledovaniyah gribov i vodoroslej / O.V. Kamzolkina, A.G. Bogdanova. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2017. – 115 s.
57. Blagoveshchenskaya, E.Yu. Mikologicheskie issledovaniya: Osnovy laboratornoj tekhniki / E.Yu. Blagoveshchenskaya. – Moskva : LENAND, 2021. – 96 s.