

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 635.8 + 630*(470.40)

АГАРИКОМИЦЕТЫ (*AGARICOMYCETES*) БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ
ПРИВОЛЖСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ В ПРЕДЕЛАХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 г. А. И. Иванов*

Пензенский государственный аграрный университет, 440014 Пенза, Россия

*e-mail: rcekim@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2018 г.

После доработки 15.05.2019 г.

Принята к публикации 16.05.2019 г.

Агарикомицеты в березовых лесах района исследований представлены 180 видами. Из них 89 видов, или 49.4%, приходится на симбиотрофов, из которых 65 видов связаны с лесами из березы повислой неморального типа, растущими на серых лесных почвах водоразделов. В лесах из березы пушистой чернично-моховой группы в приболотных сообществах обитает 42 вида. Рассматриваемые типы березняков существенно отличаются друг от друга по видовому составу симбиотрофов. Общими для них являются 20 видов. Симбиотрофы, образующие микоризы, разделяются на две группы. Первая – грибы ранней стадии колонизации корневых систем: виды родов *Hebeloma*, *Inocybe*, *Laccaria*, *Paxillus*. Вторая – грибы поздней стадии, к которым относятся представители родов *Boletus*, *Lactarius*, *Leccinum*, *Russula* и др. В березовых лесах выявлено 59 видов ксилотрофов. облигатные паразиты, развивающиеся только на живых деревьях, представлены *Inonotus obliquus* f. *sterilis* и *Polyporus umbellatus*, факультативные сапротрофы – 8 видами, факультативные паразиты – 10, сапротрофы – 39 видами. Из 59 видов дереворазрушающих грибов исключительно с древесиной березы в районе исследований связано только 3; 6 видов предпочитают древесину березы, но встречаются и на других деревьях. Остальные ксилотрофы развиваются и на других лиственных, не оказывая предпочтения рассматриваемой породе. Кроме того, в березняках отмечено 4 вида с очень широкой экологической валентностью в отношении питающего субстрата, которые встречаются не только на лиственных, но и на хвойных породах. Подстилочные и гумусовые сапротрофы представлены в березняках 23 видами. Все они широко распространены и в других типах леса. Специфичные для березняков виды отсутствуют. В заболоченных березняках напочвенный покров образуют сфагновые мхи. Среди них развиваются грибы, относящиеся к трофической группе бриотрофов, представленные в этих условиях 9 видами. Использование березы в защитном лесоразведении, и ее активное расселение на залежные сельскохозяйственные земли привело к существенным изменениям в численности отдельных видов агарикомицетов и в структуре ресурсов съедобных грибов.

Ключевые слова: березовые леса, бриотрофы, ксилотрофы, микориза, подстилочные сапротрофы, симбиотрофы, сукцессии

DOI: 10.1134/S0026364819050039

ВВЕДЕНИЕ

Березовые леса в лесной и лесостепной зоне европейской части России занимают большие площади. Они имеют тенденцию к увеличению за счет заселения березой вырубков, гарей и залежных сельскохозяйственных земель (Abaturov et al., 1982). В связи с тем, что береза является высокомикотрофной породой (Shubin, 1973; Selivanov, 1981), вместе с ней на земли, занятые в недавнем прошлом сельскохозяйственными угодьями, вселяются грибы класса агарикомицетов (*Agaricomycetes*), образующие с ней эктомикоризы. Колонизация ими корневых систем березы изучалась зарубежными исследователями (Deacon et al., 1983; Last et al., 1983; Gibson, Deacon, 1988). В отече-

ственной литературе сведения об этом процессе практически отсутствуют.

Агарикомицеты березовых лесов, по сравнению с видовым составом других лесных формаций, исследованы значительно слабее. Имеющиеся отечественные работы относятся в основном к березнякам чернично-моховой группы в лесной зоне (Shubin, 1973; Bugova, Trapido, 1975). Микобиота березняков неморального типа лесостепной зоны России изучена несколько слабее. Имеющиеся работы посвящены преимущественно афиллофороидным грибам (Safonova, 2009; Volobuev, 2015a, 2015b; Safonov, Safonova, 2016). Агарикоидные грибы этих лесов менее исследованы. Специальные работы, посвященные данной группе грибов в березняках неморального типа отсутствуют.



Рис. 1. Карта-схема района исследований. Линиями обозначены маршруты исследования, окружностями — метеостанции, прямоугольниками — стационарные пробные площади.

Имеющиеся сведения ограничиваются в основном флористическими сводками. В них указывается лишь нахождение некоторых видов в лесах рассматриваемого типа (Malysheva, Malysheva 2007; Sagucheva, 2016). Этим определяется научная новизна выбранного направления исследований. Целью данной работы было изучение агарикомицетов березовых лесов Приволжской лесостепи в пределах Пензенской обл.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Климат района исследований — умеренно-континентальный с периодически повторяющимися засухами. Средняя температура июля составляет 19–19.5°C, января — –12.5–13°C. Количество осадков в разных районах области составляет от 300 до 650 мм в год (Zhakov, 1970). Рельеф на большей части территории равнинный с сильным эрозийным расчленением. В почвенном покрове преобладают серые лесные почвы и выщелоченные черноземы. Материнские породы, подстилающие их, представлены песками, опоками, бескарбонатными и карбонатными глинами (Ivanov et al., 2017a).

Растительность имеет типичный лесостепной облик. Леса представлены островными массивами различных размеров, которые окружены сельскохозяйственными угодьями. На светло-серых лесных почвах, подстилаемых опоками и песками, формируются различные типы сосновых лесов: сложные сосняки с липой и дубом, сосняки зеленомошные, лишайниковые и черничные. На темно-серых лесных почвах, подстилаемых бескарбонатными и карбонатными глинами, а также в долинах рек распространены широколиственные леса. На их месте после вырубок, как вторичные типы леса формировались березовые леса. В Пензенской обл. они составляют 16.9% лесного фонда

(Ivanov et al., 2017). Среди них, согласно классификации Ю.Д. Абатурова, преобладают березняки неморального типа, приуроченные к хорошо дренируемым серым лесным почвам различного гранулометрического состава (Abaturov et al., 1982). Наиболее распространенными их типами являются березняки разнотравно-злаковые и березняки волосистоосоковые, которые формировались на месте сосново-широколиственных и широколиственных лесов. Для них характерны разновозрастные, чаще одноярусные древостои из березы повислой семенного или порослевого возобновления. Иногда имеется второй ярус, образуемый лещиной обыкновенной.

Широко распространенные в таежной зоне березняки черничной и чернично-моховой группы, сформировавшиеся на месте сосняков, в регионе занимают небольшие площади. Они встречаются главным образом в приболотных сообществах, на дерново-подзолистых почвах с оторфованной подстилкой. Для них характерны одноярусные древостои с преобладанием березы пушистой, обычно с незначительной примесью сосны. В напочвенном покрове преобладает черника, встречаются куртины зеленых и сфагновых мхов (Ivanov et al., 2017).

Гербаризация и определение собранных образцов грибов проводились общепринятыми методами (Bondartsev, Singer, 1950; Moser, 1978; Funga Nordica, 2012). Учет численности плодовых тел и видового разнообразия грибов осуществлялся маршрутным методом.

В связи с тем, что березняки в районе исследований встречаются спорадически в виде изолированных друг от друга лесных массивов, окруженных сельскохозяйственными угодьями, а также в форме фрагментов среди насаждений других пород, для проведения исследований было проложено четыре маршрута протяженностью от 60 (маршрут № 1) до 140 км (маршрут № 2). Они были привязаны к автомобильным дорогам, позволяющим подъехать к исследуемым насаждениям (рис. 1). Такой подход позволил обследовать все типы березняков, характерных для региона, а также изучить биоту агарикомицетов насаждений различного возраста. Для проведения исследований маршруты посещались еженедельно в летний и осенний периоды, когда погодные условия были благоприятны для развития плодовых тел агарикомицетов.

Маршрутные исследования дополнялись стационарными. В березняке разнотравно-злаковом на маршруте № 1 были заложены 3 пробные площади размером 10 × 100 м. Координаты центров площадок в системе WGS 84: 1 — 53°03'54.35" с.ш., 45°50'02.09" в.д., 2 — 53°03'53.02" с.ш., 45°50'11.03" в.д., 3 — 53°03'54.17" с.ш., 45°50'02.18" в.д. Координаты определялись с помощью навигатора GPSMAP 62S.

Учет урожайности плодовых тел микоризообразующих грибов в данной ассоциации проводился нами в 1987 и 1988 гг. Для оценки сукцессионных изменений в видовом составе грибов данной трофической группы в 2016 г. учет был повторен. Собранные плодовые тела определялись с использованием соответствующих руководств (Moser, 1978; Funga Nordica, 2012), затем разбирались по видам и взвешивались. После этого от каждого образца отбирались пробы для определения сухого веса. Необходимость этого диктовалась существенными различиями в содержании воды в плодовых телах в зависимости от погодных условий.

В ходе исследований, проводившихся нами на зарастающих березой повислой заброшенных полях в Шемышейском и Никольском р-нах Пензенской обл. с 1992 по 2017 г., были изучены этапы формирования биоты микоризообразующих грибов в зависимости от возраста древостоя.

Актуальность названий грибов выверялась в соответствии с базой данных Index Fungorum (2019). Названия грибов в таблицах приводятся в алфавитном порядке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследований в березовых лесах Пензенской обл. было выявлено 180 видов агарикомицетов. По количеству видов в рассматриваемых лесах преобладают симбиотрофы, представленные 89 видами (49.4% видового разнообразия). Березняки неморального типа и березняки чернично-моховой группы существенно отличаются друг от друга по видовому составу симбиотрофов. Первые характеризуются большим видовым разнообразием. В них выявлено 65 видов, относящихся к данной трофической группе. С лесами из березы пушистой чернично-моховой группы на почвах с оторфованной лесной подстилкой связано 42 вида (табл. 1). Общими для рассматриваемых типов березняков являются 20 видов. В первую очередь это такие эвритоппные виды, как *Amanita citrina*, *A. muscaria*, *A. pantherina*, *A. rubescens*, *A. vaginata*, *Boletus edulis* и *Paxillus involutus*. Они не только сопровождают березу во всех типах местообитаний, но и оказываются широко распространенными в других лесных формациях — сосняках, дубравах и т.п.

Следующую группу видов составляют грибы, образующие микоризы только с березой и сопровождающие ее во всех типах местообитаний: *Lactarius necator*, *L. torminosus*, *Leccinum scabrum*, *L. versipelle*, *Russula aeruginea*, *R. heterophylla*, *Tricholoma fulvum*.

Остальные виды симбиотрофов имеют узкую экологическую валентность и оказываются приуроченными лишь к определенным экотопам. Из видов, образующих микоризы только с березой в березняках неморального типа, наиболее распро-

страненными являются *Cortinarius balteatus*, *C. triumphans*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Hygrophorus eburneus*, *Lactarius citriolens*, *Russula foetens*, *R. exalbicans*, *R. queletii*, *Tricholoma stiparophyllum*.

В связи с тем, что березняки неморального типа являются производными от широколиственных и широколиственно-сосновых лесов, в них достаточно широко распространены виды, обычно образующие микоризы с дубом. Среди них с наибольшим обилием развиваются *Boletus reticulatus* и *Cantharellus pallens*, остальные — *Amanita phalloides*, *Cyanoboletus pulverulentus*, *Neoboletus erythropus*, *Russula delica*, *Suillellus luridus*, *Xerocomellus pruinatus* — встречаются значительно реже. Кроме того, в этих условиях обычны *Russula adusta* и *R. chloroides*, образующие микоризы в подобных экотопах с сосной.

Проблеме сукцессионных изменений в ассоциациях грибов, образующих эктомикоризы с березой в условиях зарастающих этой породой залежных земель, посвящено большое количество работ зарубежных авторов (Deacon et al., 1983; Last et al., 1983). В них показано, что симбиотрофы, образующие микоризы, можно разделить на две группы. Первая — грибы ранней стадии колонизации корневых систем (виды родов *Hebeloma*, *Inocybe*, *Laccaria*, *Paxillus*), вторая — грибы поздней стадии (представители родов *Boletus*, *Lactarius*, *Leccinum*, *Russula* и др.).

Было показано экспериментально, что грибы первой стадии колонизируют корневые окончания в первый год развития сеянцев и формируют эктомикоризы на любых участках корневой системы. Грибы поздней стадии начинают формировать их на второй год развития сеянцев и только на коротких корнях, отходящих от более старых частей корневой системы. Пионером среди них является *Lactarius pubescens* (Gibson, Deacon, 1988).

Отмеченные закономерности подтверждаются и нашими полевыми наблюдениями. Под сеянцами до 3 лет нами отмечались единичные плодовые тела *Hebeloma crustuliniforme*, *Laccaria proxima* и *Laccaria tortilis*. На третий год к ним присоединяются *Paxillus involutus* и *Lactarius pubescens*, а на пятый год их плодовые тела развиваются очень обильно. На 6–8-м году жизни насаждения начинается плодоношение *Leccinum scabrum*, однако *Lactarius pubescens* еще сохраняет позицию доминирующего вида, но утрачивает ее на 10–12-м году развития насаждения. В этот период преобладает плодоношение *Leccinum scabrum*, а также увеличивается обилие *Paxillus involutus*.

В рассматриваемый возрастной период видовой состав агарикомицетов становится разнообразней. Появляются такие грибы, как *Russula exalbicans* и *R. queletii*. Плодовые тела всех перечисленных видов обычно располагаются правильными кругами в соответствии с распределением корневых окончаний молодых деревьев. На 15–16-й год

Таблица 1. Видовой состав симбиотрофов лесов Приволжской лесостепи в пределах Пензенской обл. их распределение по лесным формациям

Виды грибов	Леса из березы повислой	Леса из березы пушистой	Леса без участия березы
<i>Amanita citrina</i> Pers.	+	+	+
<i>A. crocea</i> (Quél.) Singer	+	+	—
<i>A. fulva</i> Fr.	+	+	—
<i>A. muscaria</i> (L.) Lam.	+	+	+
<i>A. pantherina</i> (DC.) Krombh	+	—	+
<i>A. phalloides</i> (Vaill. ex Fr.) Link	+	—	+
<i>A. porphyria</i> Alb. et Schwein.	—	+	—
<i>A. rubescens</i> Pers.	+	+	+
<i>A. vaginata</i> (Bull.) Lam.	+	+	+
<i>Boletus edulis</i> Bull.	+	+	+
<i>B. reticulatus</i> Schaeff.	+	—	+
<i>Cantharellus pallens</i> Pilát	+	—	+
<i>Cortinarius alboviolaceus</i> (Pers.) Fr.	—	+	—
<i>C. anomalus</i> (Fr.) Fr.	—	+	—
<i>C. arcifolius</i> Rob. Henry	+	—	—
<i>C. aremorius</i> Rob. Henry	+	—	—
<i>C. armillatus</i> (Fr.) Fr.	—	+	—
<i>C. balaustinus</i> Fr.	—	+	—
<i>C. balteatus</i> (Fr.) Fr.	+	—	—
<i>C. bivelus</i> (Fr.) Fr.	+	—	—
<i>C. bolaris</i> (Pers.) Fr.	+	—	—
<i>C. colus</i> Fr.	—	+	—
<i>C. pholideus</i> (Lilj.) Fr.	+	+	—
<i>C. saturatus</i> J.E. Lange	—	+	—
<i>C. tabularis</i> (Fr.) Fr.	+	—	—
<i>C. triumphans</i> Fr.	+	+	—
<i>C. vitellinopes</i> Secr. ex Gill.	—	+	—
<i>C. zinziberatus</i> (Scop.) Fr.	+	—	—
<i>Cyanoboletus pulverulentus</i> (Opat.) Gelardi	+	—	+
<i>Hebeloma aprile</i> Romagn.	+	+	+
<i>H. crustuliniforme</i> (Bull.) Quél.	+	—	—
<i>H. helodes</i> J. Favre	—	+	—
<i>H. hiemale</i> Bres.	+	—	—
<i>H. laterinum</i> (Batsch) Vesterh.	+	—	—
<i>H. sacchariolens</i> Quél.	+	—	—
<i>Heteropatella lacera</i> Fuckel	+	—	—
<i>Hygrophorus eburneus</i> (Bull.) Fr.	+	—	—
<i>Inocybe rimosa</i> (Bull.) P. Kumm.	+	—	—
<i>I. maculata</i> Boud.	+	—	—
<i>I. phaeodisca</i> Kühner	+	—	—
<i>I. praetervisa</i> Quél.	+	—	—
<i>I. glabripes</i> Ricken	+	—	—
<i>I. godeyi</i> Gill.	+	—	—
<i>I. geophylla</i> (Bull.) P. Kumm.	+	—	—

Таблица 1. Окончание

Виды грибов	Леса из березы повислой	Леса из березы пушистой	Леса без участия березы
<i>Laccaria proxima</i> (Boud.) Pat.	+	—	—
<i>L. tortilis</i> (Bolton) Cooke	+	—	—
<i>Lactarius aquizonatus</i> Kytöv.	—	+	—
<i>L. camphoratus</i> (Bull.) Fr.	—	+	—
<i>L. citriolens</i> Pouzar	+	—	—
<i>L. flexuosus</i> (Pers.) Gray	+	—	—
<i>L. glyciosmus</i> (Fr.) Fr.	—	+	—
<i>L. helvus</i> (Fr.) Fr.	—	+	—
<i>L. necator</i> (Bull.) Pers.	+	+	—
<i>L. pubescens</i> Fr.	+	—	—
<i>L. resimus</i> (Fr.) Fr.	+	—	—
<i>L. subdulcis</i> (Pers.) Gray	—	+	—
<i>L. torminosus</i> (Schaeff.) Gray	+	+	—
<i>L. trivialis</i> (Fr.) Fr.	—	+	—
<i>L. vietus</i> (Fr.) Fr.	—	+	—
<i>Leccinum cyaneobasileucum</i> Lannoy et Estadès	—	+	—
<i>L. holopus</i> (Rostk.) Watling	—	+	—
<i>L. melaneum</i> (Smotl.) Pilát et Dermek	+	—	—
<i>L. scabrum</i> (Bull.) Gray	+	+	—
<i>L. variicolor</i> Watling	—	+	—
<i>L. versipelle</i> (Fr. et Hök) Snell	+	+	—
<i>Neoboletus erythropus</i> (Pers.) C. Hahn	+	—	+
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr.	+	+	+
<i>Russula adusta</i> (Pers.) Fr.	+	—	+
<i>R. aeruginea</i> Lindblad ex Fr.	+	+	—
<i>R. betularum</i> Hora	—	+	—
<i>R. chloroides</i> (Krombh.) Bres.	+	—	+
<i>R. claroflava</i> Grove	—	+	—
<i>R. delica</i> Fr.	+	—	+
<i>R. foetens</i> Pers.	+	—	—
<i>R. heterophylla</i> (Fr.) Fr.	+	+	—
<i>R. exalbicans</i> (Pers.) Melzer et Zvára	+	—	—
<i>R. queletii</i> Fr.	+	+	—
<i>Scleroderma citrinum</i> Pers.	—	+	+
<i>Suillellus luridus</i> (Schaeff.) Murrill	+	—	+
<i>Thelephora terrestris</i> Ehrh.	—	+	+
<i>Tricholoma fulvum</i> (DC.) Bigeard et Guill.	+	+	—
<i>T. inocyboides</i> Corner	+	—	—
<i>T. stiparophyllum</i> (N. Lund) P. Karst.	+	—	—
<i>T. scalpturatum</i> (Fr.) Quél.	+	—	—
<i>T. terreum</i> (Schaeff.) P. Kumm.	+	—	—
<i>Xerocomellus chrysenteron</i> (Bull.) Šutara	+	—	+
<i>X. pruinatus</i> (Fr. et Hök) Šutara	+	—	+
<i>Xerocomus ferrugineus</i> (Schaeff.) Alessio	+	—	+
Всего	65	42	22

развития насаждения к указанным видам присоединяется *Leccinum versipelle*. Однако массово он развивается не во всех самосевах, а предпочитает наиболее плодородные суглинистые серые лесные почвы. Если почвенные условия благоприятны, этот вид развивается очень обильно.

На 22–25-м году развития насаждения видовой состав становится еще богаче. Появляются такие виды, как *Amanita citrina*, *A. muscaria*, *Boletus edulis*, *Cortinarius balteatus*, *Lactarius citriolens*, *L. flexuosus*, *L. torminosus*, *Russula foetens*.

При заселении березовых самосевов на залежных сельскохозяйственных землях ярко проявляется внутривидовой полиморфизм. В наибольшей степени он выражен у таких видов, как *Boletus edulis*, *Leccinum scabrum* и *L. versipelle*.

Для *Boletus edulis* здесь были зафиксированы следующие варианты окраски кутикулы шляпки: светлая серо-коричневая, беловато-желтая, ярко-охристая, коричневая, темно-коричневая почти черная, темно-серая без коричневого оттенка; для *Leccinum scabrum* – белая, кремовая, коричневая, коричневая с охристым оттенком и темно-коричневая, почти черная; для *L. versipelle* – белая, кремовая с легким оранжевым оттенком, оранжево-красная и желто-бурая.

В насаждениях березы повислой неморального типа в возрасте 50–70 лет состав доминирующих видов меняется. С наибольшим обилием практически повсеместно здесь развиваются *Cortinarius triumphans*, *Russula adusta* и *R. foetens*. В отдельных лесных массивах, местами с высоким обилием, образуют плодовые тела *Boletus reticulatus*, *Russula chloroides* и *R. delica*.

В лесах из березы пушистой чернично-моховой группы на почвах с оторфованной подстилкой наряду с указанными выше видами, сопровождающими березу во всех местообитаниях, наиболее распространенными являются *Amanita porphyria*, *Cortinarius armillatus*, *Lactarius camphoratus*, *L. helvus*, *L. trivialis*, *Leccinum holopus*, *L. cyaneobasileucum*, *L. variicolor*, *Russula betularum*, *R. claroflava*, *Scleroderma citrinum*. По мере усиления заболоченности видовой состав становится беднее.

Обычно под березами, растущими на кочках среди болота и среди сфагновых мхов, встречаются *Hebeloma helodes*, *Leccinum cyaneobasileucum*, *L. holopus*, *L. variicolor*, *Paxillus involutus*, *Russula betularum* и *Thelephora terrestris*.

В условиях сплавинных болот монодоминантом становится *Leccinum holopus*, где он обычно характеризуется ярко выраженным полиморфизмом. Здесь он представлен как карликовыми формами (диаметр шляпки зрелых плодовых тел 2.5–3 см), так и формами с плодовыми телами нормальных размеров (диаметр шляпки 7–12 см). Наряду с плодовыми телами нормальной окраски встречаются белые непигментированные формы и

формы, имеющие более темную окраску. Таким образом, здесь проявляется та же закономерность в отношении внутривидового полиморфизма у грибов, что и в березняках, растущих на залежных землях, которую можно рассматривать как проявление закона гомологических рядов (Vavilov, 1920).

Широкое использование березы повислой в защитном лесоразведении привело к созданию особым насаждений – лесополос. Условия обитания микоризообразующих грибов в них имеют определенную специфику. Из-за небольшой ширины лесополосам не свойственен лесной микроклимат. Они легко продуваются ветром, поэтому воздух здесь имеет гораздо меньшую влажность, чем под пологом леса. Кроме того, лесополосы создавались в основном на плодородных богатых гумусом черноземных почвах, где деревья березы оказываются в избытке обеспечены элементами минерального питания, что снижает активность микоризообразования (Shubin, 1973; Selivanov, 1981; Smith, Read, 1997).

Монодоминантом на всех возрастных стадиях лесополос оказывается *Paxillus involutus*, который развивается здесь особенно обильно. При этом плодовым телам рассматриваемого вида в лесополосах свойственен гигантизм. Диаметр их шляпок обычно не превышает 25–30 см, тогда как средний их размер обычно не превышает 15 см. Довольно массово развивается также *Hebeloma crustuliniforme*, *Russula exalbicans* и *Tricholoma terreum*. Такие виды, как *Cortinarius triumphans* и *Leccinum scabrum* встречаются в основном единично. Лишь в отдельных лесополосах они дают обильное плодоношение. Кроме того, в рассматриваемых местообитаниях были отмечены: *Amanita citrina*, *A. muscaria*, *Cortinarius balteatus*, *Inocybe rimosa*, *Lactarius necator*, *L. pubescens*, *L. torminosus*, *Leccinum versipelle*. Их плодовые тела встречались единично, не образуя больших групп.

Березовые леса относятся к числу лесных формаций, характеризующихся высокой урожайностью плодовых тел микоризообразующих грибов. Средний показатель урожайности по трем пробным площадям за три года наблюдений составил 5561 г на 1000 м² в пересчете на сухой вес (табл. 2). Как показывает сравнение, урожайность плодовых тел микоризообразующих грибов по годам довольно сильно колеблется. Меняется и видовой состав плодоносящих грибов. Причиной этого являются погодные условия и циклы солнечной активности, а также сукцессионные изменения микобиоты, произошедшие за 18 лет (Ivanov, 2014, 2016).

Спелые березняки разнотравно-злаковые в условиях района исследований оказываются наиболее продуктивными в отношении плодовых тел микоризообразующих грибов, по сравнению с другими типами леса в возрасте 50–70 лет (рис. 2). Они существенно превосходят в этом плане как

широколиственные леса, так и различные типы сосняков (Ivanov, 1994; Ivanov et al., 2017b). На эту же закономерность в условиях южной тайги указывает Л.Г. Переведенцева (Perevedentseva, Perevedentsev, 2007).

Использование березы в защитном лесоразведении, и ее активное расселение на залежные сельскохозяйственные земли привело к существенным изменениям в численности отдельных видов агарикомицетов и в структуре ресурсов съедобных грибов. В первую очередь эти изменения коснулись *Leccinum versipelle*. До начала 1990-х гг. он встречался в районе исследований довольно редко, преимущественно в приболотных сообществах. В конце 1980-х – начале 1990-х гг. данный вид стал отмечаться единичными находками в лесополосах. Из них, вслед за березой, он начал активно распространяться в самосевы этой породы. К концу 1990-х гг. *L. versipelle* становится массовым видом и начинает заготавливаться населением.

Распространение березовых самосево привело к возрастанию в структуре заготовок съедобных грибов таких видов, как *Lactarius pubescens* и *Leccinum scabrum*. В самосевах березы, достигших возраста 20–25 лет, появляются и обильно плодоносят *Boletus edulis* и *Lactarius citriolens*. Это дает основание прогнозировать увеличение ресурсов этих ценных съедобных грибов через 5–7 лет, когда большая часть самосево достигнет благоприятного для их развития возраста.

Ксилотрофы в березовых лесах представлены 59 видами. Из них 25 видов относятся к агарикоидным макромицетам, 33 вида – к афиллофороидным. Последние нами изучены неполно. В ходе проведенных исследований рассматривались главным образом широко распространенные виды, традиционно относимые к группе трутовых грибов, а также представители родов, ранее включавшиеся в сводки по агарикоидным грибам (*Polyporus* s. l.). Часть из них в настоящее время относят к родам *Cerioporus*, *Lentinus* и *Picipes* (Zmitrovich, Kovalenko, 2016) (табл. 3). Большинство видов афиллофороидных грибов с ресупинатными плодовыми телами не рассматриваются в этой работе. Как показывает анализ литературных источников, в лесостепных регионах РФ, в частности в Орловской обл. и Республике Мордовия, с древесиной березы связано достаточно большое количество видов афиллофороидных грибов (Volobuev et al., 2010; Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015; Volobuev, 2015b). Однако полное выявление их видового состава в Пензенской обл. требует специальных исследований.

Дереворазрушающие грибы играют огромную роль в лесных экосистемах. Одной из важнейших функций ксилотрофов является физическое очищение лесного биогеоценоза от накопившейся биомассы и освобождение площади для есте-

Таблица 2. Урожайность плодовых тел микоризообразующих грибов в березняке разнотравно-злаковом, г/1000 м² в пересчете на сухой вес

Виды грибов	Годы наблюдений		
	1987	1988	2016
<i>Amanita muscaria</i>	240	120	130
<i>A. pantherina</i>	180	–	110
<i>A. rubescens</i>	480	60	205
<i>Boletus edulis</i>	–	–	311
<i>B. reticulatus</i>	2000	–	506
<i>Cantharellus pallens</i>	–	–	880
<i>Cortinarius balteatus</i>	800	–	106
<i>C. triumphans</i>	1560	–	98
<i>Lactarius citriolens</i>	335	–	528
<i>L. flexuosus</i>	460	–	–
<i>L. necator</i>	835	380	–
<i>L. torminosus</i>	180	–	120
<i>Leccinum scabrum</i>	360	60	260
<i>L. versipelle</i>	–	–	150
<i>Russula aeruginea</i>	180	–	50
<i>R. chloroides</i>	300	450	–
<i>R. foetens</i>	1020	330	890
<i>R. exalbicans</i>	240	–	130
<i>Tricholoma stiparophyllum</i>	1300	–	340
Всего	10470	1400	4814

ственного возобновления главной лесообразующей породы. В связи с тем, что береза – это пионер леса, имеющий короткий жизненный цикл, состоящие из нее леса не являются климаксными сообществами. Они обычно оказываются первым звеном в сукцессионном ряду после залесения гаерей, вырубок и залежных земель. Это определяет

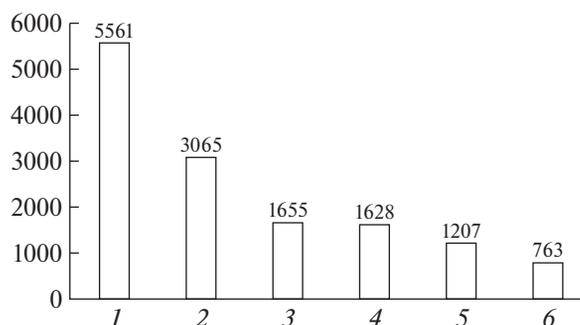


Рис. 2. Сравнительная характеристика урожайности микоризообразующих грибов в различных типах леса (г/1000 м² в пересчете на сухой вес): 1 – березняк разнотравно-злаковый, 2 – липо-дубняк снытево-осоковый, 3 – сосняк зеленомошный, 4 – сосняк сложный с липой, 5 – сосняк лишайниковый, 6 – липо-дубняк снытевый.

Таблица 3. Видовой состав грибов ксилотрофов березовых лесов и их трофическая специализация

Название вида	Древесина березы	Древесина лиственных пород	Древесина хвойных пород
<i>Armillaria ostoyae</i> (Romagn.) Herink	+	+	—
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	+	+	—
<i>Cerioporus varius</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko	+	+	—
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.) Pouzar	+	+	—
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.	+	+	—
<i>D. septentrionalis</i> (P. Karst.) Niemelä	+	+	—
<i>Fuscoporia ferruginosa</i> (Schrad.) Murrill	+	+	—
<i>Flammulina velutipes</i> (Curtis) Singer	+	+	—
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	+	+	—
<i>Fomitopsis betulina</i> (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han et Y.C. Dai	+	—	—
<i>F. pinicola</i> (Sw.) P. Karst.	+	+	+
<i>Galerina marginata</i> (Batsch) Kühner	+	+	—
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	+	+	—
<i>Hapalopilus rutilans</i> (Pers.) Murrill	+	+	—
<i>Hemipholiota populnea</i> (Pers.) Bon	+	+	—
<i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.	+	+	—
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) P. Kumm.	+	+	+
<i>H. lateritium</i> (Schaeff.) P. Kumm.	+	+	—
<i>Inonotus obliquus</i> f. <i>sterilis</i> (Vanin) Baland. et Zmitr.	+	+	—
<i>Irpex lacteus</i> (Fr.) Fr.	+	+	—
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer et A. H. Sm.	+	+	—
<i>Lentinus arcularius</i> (Batsch) Zmitr.	+	+	—
<i>L. brumalis</i> (Pers.) Zmitr.	+	+	—
<i>L. substrictus</i> (Bolton) Zmitr. et Kovalenko	+	+	—
<i>L. tigrinus</i> (Bull.) Fr.	+	+	—
<i>Lenzites betulina</i> (L.) Fr.	+	—	—
<i>Lycoperdon pyriforme</i> Schaeff.	+	+	—
<i>Mycena galericulata</i> (Scop.) Gray	+	+	—
<i>M. inclinata</i> (Fr.) Quéf.	+	+	—
<i>M. luteoalcalina</i> Singer	+	+	—
<i>M. niveipes</i> (Murrill) Murrill	+	+	—
<i>Ossicaulis lignatilis</i> (Pers.) Redhead et Ginns	+	+	—
<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst.	+	+	—
<i>Panus lecomtei</i> (Fr.) Corner	+	+	—
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.) P. Karst.	+	+	—
<i>Phlebia tremellosa</i> (Schrad.) Nakasone et Burds.	+	—	—
<i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quéf.	+	+	—
<i>Pholiota alnicola</i> (Fr.) Singer	+	+	—
<i>Ph. aurivella</i> (Batsch) P. Kumm.	+	+	—
<i>Ph. squarrosa</i> (Vahl) P. Kumm.	+	+	—
<i>Picipes melanopus</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko	+	+	—
<i>Pleurotus cornucopiae</i> (Paulet) Rolland	+	+	—
<i>P. ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	+	+	+
<i>P. pulmonarius</i> (Fr.) Quéf.	+	+	—

Таблица 3. Окончание

Название вида	Древесина березы	Древесина лиственных пород	Древесина хвойных пород
<i>Pluteus atromarginatus</i> (Konrad) Kühner	+	+	—
<i>P. cervinus</i> (Schaeff.) P. Kumm.	+	+	—
<i>P. leoninus</i> (Schaeff.) P. Kumm.	+	+	—
<i>Polyporus umbellatus</i> (Pers.) Fr.	+	+	—
<i>Psathyrella frustulenta</i> (Fr.) A.H. Sm.	+	+	—
<i>Rhodotus palmatus</i> (Bull.) Maire	+	+	—
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	+	+	—
<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers.	+	+	—
<i>S. subtomentosum</i> Pouzar	+	+	—
<i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr.	+	+	—
<i>T. hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd	+	+	—
<i>T. pubescens</i> (Schumach.) Pilát	+	+	—
<i>T. versicolor</i> (L.) Lloyd	+	+	—
<i>Trichaptum biforme</i> (Fr.) Ryvardeen	+	+	+
<i>Volvariella bombycina</i> (Schaeff.) Singer	+	+	—

ся тем, что березняки в итоге вытесняются климаксными сообществами еловых лесов в условиях таежной зоны и сосново-широколиственными и широколиственными лесами в условиях лесостепи. В связи с этим, в процессе эволюции, выработался механизм быстрого удаления отпада этой породы из лесного сообщества за счет активной деятельности дереворазрушающих грибов (Storozhenko, 2012).

Древесина березы менее устойчива к гниению по сравнению с древесиной дуба, осины и ольхи. Развитию гнилей на сухостое и валеже березы способствует устойчивость к биодеструкции ее коры — бересты за счет содержания в ней дегтя и других препятствующих гниению веществ. Береста препятствует высыханию фаутовой древесины, что создает благоприятные условия для мицелия дереворазрушающих грибов. Она сохраняется даже на последних стадиях разрушения валежника, когда древесина уже полностью теряет свою структуру.

Из видов дереворазрушающих грибов — облигатных паразитов, развивающихся только на живых деревьях березы, было выявлено только 2 — *Inonotus obliquus* f. *sterilis* и *Polyporus umbellatus*.

Видовой состав факультативных сапротрофов, начинающих свое развитие на живых деревьях и сохраняющих жизнеспособность на сухостое и валежнике, представлен 8 видами. Среди них наиболее активным является *Fomes fomentarius*. Этот вид встречается во всех местообитаниях, где произрастают березовые леса. Особенно сильно его обилие возросло после аномально жаркого и засушливого 2010 г., когда спелые и приспевающие древостои березы в регионе погибли от засухи и

пожаров на очень больших площадях. Практически монодоминантом этот вид оказался в условиях гарей, где другие виды дереворазрушающих грибов на обгоревших стволах почти не встречаются.

Достаточно распространенным представителем этой группы дереворазрушающих грибов является *Armillaria ostoyae*. Для него характерно очаговое распространение. Остальные виды факультативных сапротрофов, такие как *Flammulina velutipes*, *Fomitopsis betulina*, *Pholiota alnicola*, *Ph. aurivella*, *Ph. squarrosa* встречаются довольно редко.

Факультативные паразиты в березовых лесах района исследований представлены 10 видами — *Bjerkandera adusta*, *Chondrostereum purpureum*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma applanatum*, *Hemipholiota populnea*, *Pleurotus ostreatus*, *Stereum hirsutum*, *S. subtomentosum*, *Trametes hirsuta*. Остальные виды являются сапротрофами и на живых деревьях не развиваются. Среди них чаще и обильней других встречается *Trichaptum biforme*. Довольно широко распространены также *Daedaleopsis confragosa*, *Haplospilus rutilans*, *Hypholoma lateritium*, *Panellus stipticus*, *Phlebia tremellosa*, *Pluteus cervinus*, *Trametes pubescens*, *T. versicolor*. Остальные виды отмечены значительно меньшим количеством находок.

Видовой состав грибов-ксилотрофов на древесине березы достаточно богат. Как показывает сравнение, большее количество видов характерно лишь для древесины дуба (Ivanov, 1981; Storozhenko, 2012). Однако количество специфичных для этой породы видов невелико. В этом плане она существенно уступает как другим лиственным, так и

хвойным породам, что согласуется с данными других исследователей (Volobuev, 2015a).

Из 59 видов дереворазрушающих грибов исключительно с древесиной березы в районе исследований связано только 3 — *Lenzites betulina*, *Fomitopsis betulina* и *Phlebia tremellosa*. Для 6 видов, таких как *Armillaria ostoyae*, *Fomes fomentarius*, *Hericium coralloides*, *Inonotus obliquus* f. *sterilis*, *Stereum subtomentosum*, *Trichaptum bifforme* большинство находок связано с древесиной березы. На других породах они встречаются значительно реже, что дает основание считать, что древесина рассматриваемой породы наиболее благоприятна для их развития.

Остальные виды ксилотрофов встречаются и на древесине других лиственных, не оказывая предпочтения рассматриваемой породе. Кроме того, в березняках отмечено 4 вида с очень широкой экологической валентностью в отношении питающего субстрата (*Fomitopsis pinicola*, *Hypholoma fasciculare*, *Pleurotus ostreatus*, *Trichaptum bifforme*), которые отмечались нами в районе исследований не только на лиственных, но и на хвойных породах (табл. 3).

Для лесополос, в силу указанных выше особенностей микроклимата, характерен обедненный видовой состав дереворазрушающих грибов. Хотя после аномально жаркого и сухого лета 2010 г. в этих условиях скопилось очень большое количество сухостоя, его колонизация осуществлялась в основном одним видом (*Fomes fomentarius*). Кроме него на сухостое отмечались *Bjerkandera adusta* и *Chondrostereum purpureum*, а на валеже — *Daedaleopsis confragosa*, *Pluteus cervinus*, *Stereum hirsutum*, *S. subtomentosum*, *Trametes hirsuta*, *T. versicolor*, *Trichaptum bifforme*.

Подстилочные и гумусовые сапротрофы представлены в березняках 23 видами. Первый этап деградации опавших березовых листьев осуществляет *Marasmius epiphyllus*. Его плодовые тела развиваются очень обильно (до 100–180 экземпляров на 1 м²) в благоприятную для него влажную осеннюю погоду. На данном субстрате развивается также *Muscena mucor*, но встречается значительно реже.

Наряду с опадом древесных растений, в березняках разнотравно-злаковых образуется большое количество опада травянистых растений, с которыми связаны герботрофы *Crinipellis scabella*, *Marasmius graminum*, *M. limosus*, *Pleurotellus herbarum*, *Deconica crobula*.

В процессе разложения свежего опада образуется ферментативный слой подстилки F, состоящий из полуразложившегося, частично потерявшего структуру органического материала (Burova, Trapido, 1975). В березняках его деградацию осуществляют *Gymnopus dryophilus*, *G. peronatus*, *Clitocybe gibba*, *C. odora*, *Muscena pura* и *Rhodocollybia butyracea*. С данным субстратом связаны также *Clitocybe nebularis*, *Lepista nuda*, *Muscena pearsoniana*,

Roridomyces roridus, которые встречаются несколько реже.

Для видов, мицелий которых развивается в гумусовом горизонте почвы, в березовых лесах обильное плодоношение не характерно. Обычно их плодовые тела не образуют больших групп и встречаются локально. Это *Agaricus semotus*, *A. sylvicola*, *Agrocybe praecox*, *Calocybe gambosa*, *Cystolepota seminuda*, *Leucoagaricus leucothites*, *Lycoperdon perlatum*, *Marasmius oreades*.

В лесополосах, где лиственной опад в основном выдувается ветром, видовой состав агарикомицетов обеднен. Здесь распространены преимущественно гумусовые сапротрофы, такие как *Agaricus semotus*, *Leucoagaricus leucothites*, *Lycoperdon perlatum*, *Marasmius oreades*. Кроме того здесь встречаются лугово-степные виды *Agaricus arvensis*, *A. campestris* и *Agrocybe dura*, не отмеченные в лесах.

В заболоченных березняках напочвенный покров образуют сфагновые мхи. Среди них развиваются грибы, относящиеся к трофической группе бриотрофов, представленные в этих условиях 9 видами. У них наблюдается определенная трофическая специализация. На куртинах *Sphagnum angustifolium* и *S. flexuosum* обитают *Bogbodia uda*, *Galerina calyptata*, *G. jaapii*, *G. paludosa*, *Psathyrella elongatipes*, *Hypholoma myositis*. Со *Sphagnum magellanicum*, образующим сплавины на ненарушенных торфопроизводителями болотах, связан такой вид, как *Galerina sphagnumorum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований в березовых лесах Пензенской обл. выявлено 180 видов агарикомицетов. Трофическая структура изученной микобиоты включает группы симбиотрофов (89 видов), ксилотрофов (59 видов), подстилочных и гумусовых сапротрофов (23 вида), бриотрофов (9 видов), видовой состав и соотношение которых отличаются в березняках неморального типа и в березняках чернично-моховой группы. По сравнению с другими лесными формациями района исследований березняки неморального типа характеризуются наиболее высокой урожайностью микоризообразующих грибов, в том числе и видов, имеющих съедобные плодовые тела. Экспансия березовых лесов на залежные сельскохозяйственные земли характеризуется сукцессионными процессами в видовом составе симбиотрофов, а также привела к возрастанию в структуре заготовок таких съедобных грибов, как *Lactarius pubescens*, *Leccinum scabrum* и *L. versipelle*. Имеются основания для прогноза увеличения ресурсов *Boletus edulis* и *Lactarius citriolens* через 5–7 лет, когда большая часть березовых самосево достигнет возраста 20–25 лет, благоприятного для развития данных видов грибов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abaturon Yu.D., Zvorykina K.V., Ilyushenko A.F.* Types of birch forests in the Central part of the southern taiga. Nauka, Moscow, 1982 (in Russ.).
- Bolshakov S.Yu., Zmitrovich I.V.* Aphyllorphoroid fungi of Mordovia Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48 (5). P. 283–298 (in Russ.).
- Bolshakov S.Yu.* Flora and fauna of reserves. No 123. Aphyllorphoroid fungi of Mordovia Reserve (annotated list of species). Russian Academy of Sciences, Moscow, 2015 (in Russ.).
- Bondartsev A.S., Singer R.A.* Guide to the collection of higher basidial fungi for scientific study *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR*. 1950. V. 2 (6). P. 499–543 (in Russ.).
- Burova L.G., Trapido I.L.* Mycological features of the hairy birch-sedge long-standing recreational effects. *Lesovedenie*. 1975. V. 1. P. 49–55 (in Russ.).
- Deacon J.M., Donaldson S.J., Last F.T.* Sequences and interactions of mycorrhizal fungi for birch. *Plant and Soil*. 1983. V. 71. P. 257–262.
- Funga Nordica*. Agaricoid, boletoid, cypheloid and gasteroid genera. Nordsvamp, Copenhagen, 2012.
- Gibson F., Deacon J.M.* Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root system. *Trans. British Mycol. Soc.* 1988. V. 91. P. 239–251.
- Index Fungorum*. IndexFungorum.org/names/names.asp. Accessed 01.06.2019.
- Ivanov A.I.* Xylotrophic agarics occurring in Penza Region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1981. V. 15 (3). P. 192–197 (in Russ.).
- Ivanov A.I.* Macromycetes of pine forests of forest-steppe of the Volga right riverside. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1994. V. 28 (2). P. 7–15 (in Russ.).
- Ivanov A.I.* *Agaricomycetes* of the Volga Upland. Order *Boletales*. Penza, 2014 (in Russ.).
- Ivanov A.I.* The impact of solar magnetic activity cycles and weather condition on the abundance and diversity of *Agaricomycetes* in natural communities in Penza Region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50 (4). P. 219–229 (in Russ.).
- Ivanov A.I., Chernyshov N.V., Kuzin E.N.* Natural conditions of the Penza Region. The current state. V. 1. Geological environment, relief, climate, surface water, soil, vegetation. Penza, 2017a (in Russ.).
- Ivanov A.I., Ermolaeva A.A., Yudicheva J.A.* Patterns of settlement of mycorrhiza-forming the broad leaved forests of Volga forest-steppe. *Agriculture and Forestry*. 2017b. V. 63 (1). P. 169–178.
- Last F.T., Mason P.A., Wilson J., Deacon J.M.* Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation function and dynamics. *Plant and Soil*. 1983. V. 71. P. 9–21.
- Malysheva E.F., Malysheva V.F.* The influence of edaphic characteristics on the trophic composition of agaricoid basidiomycetes in Zhiguli mycocoenoses. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*. 2007. V. 1. P. 132–136 (in Russ.).
- Moser M.* Die Rohrlinge und Blatterpilze. *Kleine Kryptogamenflora*, 2. Gustav Fischer Verlag, N.Y. etc., 1978.
- Perevedentseva L.G., Perevedentsev V.M.* The calculation of edible mushrooms in the Perm Region. *Vestnik Permskogo universiteta*. 2007. V. 5 (10). P. 20–24 (in Russ.).
- Safonov M.A., Safonova T.I.* Xylomycocomplex of small-leaved forests of the southern Urals in complex environmental gradient. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyy nauchnyy zhurnal*. 2016. V. 4. P. 22–31 (in Russ.).
- Safonova T.I.* Xylotrophic fungi of birch forests of the southern Urals. PhD Thesis. Orenburgskiy gosudarstvennyy pedagogicheskiy universitet. Orenburg, 2009 (in Russ.).
- Sarycheva L.A.* Mycobiota of the reserve “Galichya Gora”. Voronezh, 2016 (in Russ.).
- Selivanov I.A.* Mycosymbiotrophy as a form of consortive relationships in vegetation of the Soviet Union. Nauka, Moscow, 1981 (in Russ.).
- Shubin V.I.* Mycotrophy of tree species. Nauka, Leningrad, 1973 (in Russ.).
- Smith S., Read D.J.* Mycorrhizal symbiosis. London, Academic Press, 1997.
- Storozhenko V.G.* Mycocoenosis and mycocoenology. Theory and experiment. Tula, 2012 (in Russ.).
- Vavilov N.I.* The law of homology series in hereditary variability. Saratov, 1920 (in Russ.).
- Volobuev S.V.* Aphyllorphoroid fungi of the Orel Region: taxonomical composition, distribution, ecology. Saint Petersburg: Lan, 2015a (in Russ.).
- Volobuev S.V.* The habitat preference of aphyllorphoroid fungi (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) in the Middle European Russia (Orel Region). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2015b. V. 49 (3) P. 139–145 (in Russ.).
- Volobuev S.V., Kotkova V.M., Bondartseva M.A.* Substrate confinement of aphyllorphoraceous fungi in the Orel Region. *Sovremennye aspekty strukturno-funktsionalnoy biologii rasteniy i gribov*. Orel, 2010. P. 200–205 (in Russ.).
- Zhakov S.I.* Climate. Nature of the Penza oblast. Saratov, 1970. P. 47–82 (in Russ.).
- Zmitrovich I.V., Kovalenko A.E.* Lentinoid and polyporoid fungi, two generic conglomerates containing important medicinal mushrooms in molecular perspective. *Int. J. Medicinal Mushrooms*. 2016. V. 18 (1). P. 23–38.
- Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Ильюшенко А.Ф.* (Abaturon et al.) Типы березовых лесов центральной части южной тайги. Л.: Наука, 1982. 155 с.
- Бурова Л.Г., Транидо И.Л.* (Burova, Trapido) Микологические особенности березняка волосистоосокового в связи с длительным рекреационным воздействием // Лесоведение. 1975. № 1. С. 49–55.
- Вавилов Н.И.* (Vavilov) Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с.
- Волобуев С.В.* (Volobuev) Афилофороидные грибы Орловской области: таксономический состав, распространение, экология. СПб.: Издательство “Лань”, 2015a. 304 с.
- Волобуев С.В.* (Volobuev) Ценотическая приуроченность афилофороидных грибов (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) в средней полосе Европейской России (Орловская область) // Микология и фитопатология. 2015b. Т. 49, № 3. С. 139–145.

- Волобуев С.В., Коткова В.М., Бондарцева М.А. (Volobuev et al.) Субстратная приуроченность афиллофоровых грибов в условиях Орловской области // Современные аспекты структурно-функциональной биологии растений и грибов. Сборник статей. Орел, 2010. С. 200–205.
- Иванов А.И. (Ivanov) Агариковые грибы ксилотрофы Пензенской области // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, № 3. С. 192–197.
- Иванов А.И. (Ivanov) Макромицеты сосновых лесов лесостепи правобережного Поволжья // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28, № 2. С. 7–15.
- Иванов А.И. (Ivanov) Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок Boletales. Пенза: РИО ПГСХА, 2014. 178 с.
- Иванов А.И. (Ivanov) Плодоношение агарикомицетов (*Agaricomycetes*) в природных сообществах Пензенской области в связи с циклами солнечной активности и погодными условиями // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, № 4. С. 219–229.
- Иванов А.И., Чернышов Н.В., Кузин Е.Н. (Ivanov et al.) Природные условия Пензенской области. Современное состояние. Т. 1. Геологическая среда, рельеф, климат, поверхностные воды, почвы, растительный покров. Пенза: РИО ПГСХА, 2017а. 235 с.
- Иванов А.И., Ермолаева А.А., Юдичева Ю.А. (Ivanov et al.) Характер расселения микоризообразующих широколиственных лесов Поволжской лесостепи // Сельское и лесное хозяйство. 2017б. Т. 63 (1). Р. 169–178.
- Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф. (Malysheva, Malysheva) Влияние эдафических характеристик на трофический состав агарикоидных базидиомицетов в микоценозах Жигулей // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2007. № 1. С. 132–136.
- Переведенцева Л.Г., Переведенцев В.М. (Perevedentseva, Perevedentsev) Учет съедобных грибов в южнотаежных лесах Пермского края // Вестник Пермского университета. 2007. Т. 5 С. 20–24.
- Сарычева Л.А. (Sarycheva) Микобиота заповедника “Галичья гора”. Воронеж: Изд. дом ВГУ, 2016. 236 с.
- Сафонов М.А., Сафонова Т.И. (Safonov, Safonova) Ксилотрофные комплексы мелколиственных лесов Южного Урала в комплексном экологическом градиенте // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2016. № 4. С. 22–31.
- Сафонова Т.И. (Safonova) Ксилотрофные грибы березняков Южного Приуралья: дисс. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2009. 161 с.
- Селиванов И.А. (Selivanov) Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Стороженко В.Г. (Storozhenko) Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2012. 192 с.
- Шубин В.И. (Shubin) Микотрофность древесных пород. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Agaricomycetes of Birch Forests of the Volga Upland Forest-Steppe Within the Penza Region

A. I. Ivanov[#]

Penza State Agricultural University, Penza, Russia

[#]*E-mail: rcgekim@mail.ru*

Abstract—*Agaricomycetes* are represented by 180 species in the birch forests of the study area. 89 species or 49.4% are symbiotrophs, 65 species of which being associated with nemoral type weeping birch forests growing on grey forest soils of watersheds. 42 species live in pubescent white birch forests of bilberry-moss group in the “near a swamp” communities. The communities under consideration differ significantly from each other in the species composition of symbiotrophs. 20 species are in common with them. Ectomycorrhiza-formers are subdivided into two groups. The first one contains the fungi of early stage of root system colonization. These are the species of *Hebeloma*, *Inocybe*, *Laccaria*, and *Paxillus* genera. The second group includes the mushrooms of the late stage. The representatives of *Boletus*, *Lactarius*, *Leccinum*, and *Russula* genera and others belong to them. In the birch forests 59 species of xylophages have been identified. The obligate parasites developing only on the living trees are represented by *Inonotus obliquus* f. *sterilis* and *Polyporus umbellatus*, facultative saprotrophs – by eight species, facultative parasites – by ten, saprotrophs – by 39 ones. In the study area only 3 from 59 species of wood-destroying fungi are solely associated with birch wood. 6 species prefer birch wood but they also may be found on other trees. The remaining species of xylophages also occur in other deciduous species and do not favor the species in question. In addition, 4 species with a very broad ecological valence concerning the feeding substrate are registered in the birch forests, these species occurring not only in deciduous, but also in coniferous species. Litter and humus saprotrophs are represented in birch forests by 23 species. All of them are widely distributed in other types of forests, and among them species specific for birch forests are absent. In the bogged birch forests the ground cover is formed by sphagnum mosses. Fungi belonging to the trophic group of bryotrophs which are represented in these conditions by nine species develop among them. The use of birch in protective forest planting and its active expansion on derelict agricultural land resulted in significant changes of the number of agaricomycetes individual species and the structure of edible mushrooms resources.

Keywords: birch forests, bryotrophs, litter saprotrophs, mycorrhiza, successions, symbiotrophs, xylophages