

Э. В. Марамохин

**КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ
МЕЛКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ
КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ**

E. V. Maramokhin

**XYLOTROPHIC BASIDIOMYCETES OF SMALL-LEAVED
FORESTS OF THE KOSTROMA REGION**

Аннотация. В данной работе приводится обзор особенностей биологии и видового разнообразия ксилотрофных базидиомицетов, а также биотопические связи микобиоты ксилотрофов с фитоценозами. Рассматриваются экологические группы данных организмов в связи с субстратной специализацией и их видовое сходство в березовых и осиновых мелколиственных лесах разной формации. Дается краткая оценка влияния антропогенного фактора на биологическое разнообразие представленной группы организмов. Впервые приводится разделение Костромской области на южную, центральную и северную части для оценки видового разнообразия в зависимости от погодно-климатических, фитоценологических факторов. Приводятся данные по изучению изменения степени интегрированности микоценозов березовых и осиновых лесов в пределах изучаемых районов области. Всего на территории области в мелколиственных лесах обнаружено более 60 видов ксилотрофных базидиомицетов, среди которых 38 видов поражают преимущественно березовые леса и 40 видов патогенных ксилотрофных базидиомицетов обладают тропностью к *P. tremula*. Установлено, что в видовом составе дереворазрушающей микобиоты преобладают виды, относящиеся к семейству *Coriolaceae*, они составляют около 27% всего видового состава в березовых лесах и около 24% видового состава в осиновых лесах.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты; мелколиственные леса; *Fomes fomentarius* (L.) Fr.; *Phellinus igniarius* (L.) Quel.; *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst.; *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pil.; биотопические связи; фитоценоз; эвритрофы; стентрофы; таксономическое разнообразие.

Сведения об авторе: Марамохин Эдуард Владимирович, ORCID: 0000-0002-1963-5845; SPIN-код: 5286-4079, Костромской государственный университет, г. Кострома, Россия, maramokhin91@mail.ru.

About the authors: Maramokhin Eduard Vladimirovich, ORCID: 0000-0002-1963-5845; SPIN-code: 5286-4079, Kostroma state University, Kostroma, Russia, e-mail: maramokhin91@mail.ru.

Введение

Ксилотрофные базидиомицеты имеют важное биологическое и экологическое значение. Обладая особым комплексом специфических ферментов, они способны разрушать древесную целлюлозу, высвобождать и делать доступным биологически связанный углерод [8]. Комплексного анализа биологии и экологии по этой группе организмов для Костромской области не проводилось, притом что распространение, функциональные и экологические характеристики дереворазрушающих базидиомицетов помогают выяснить особенности круговорота веществ и потока энергии в экосистемах, что дает возможность управлять этими процессами и осуществлять мониторинг многолетних изменений [6; 7]. Для Костромской области, основа экономики которой во многом связана с лесом, исследования на тему лесных патогенов грибной природы имеют очень важное значение при планировании лесохозяйственных мероприятий и разработки мер по повышению качества древесины [15; 19].

Материалы и методы

Объектом исследований являлись макромицетные, преимущественно ксилотрофные грибы, которые являются основными возбудителями корневых и стволовых гнилей древесных пород, а также производят деструкцию детрита в лесах области [5]. Изучение видового разнообразия ксилотрофных базидиомицетов и экологические исследования проводилось преимущественно в природных условиях мелколиственных лесов трех микоценозов, которые территориально соответствуют южным, центральным и северным районам Костромской области. Производился также сбор плодовых тел ксилотрофов для их видового определения и пополнения гербария университета. Сбор образцов осуществлялся методом маршрутного учета. На маршруте производилось описание субстрата и биотопов, давалась оценка численности ксилотрофных базидиомицетов по определению в 2-метровой полосе учета количества древесных остатков, на которых развивается тот или иной вид патогенной микобиоты. Степень зараженности мелколиственных пород ядровыми гнилями определялась по участию в древостое деревьев, на которых формировались плодовые тела грибов, при этом учет скрытых гнилей не производился [11]. Обработка материала и определение вида осуществлялись по общепринятым в микологии методикам, в основе которых лежит использование анатомо-морфологического и статистического метода [3].

Основная часть

Мелколиственные леса в Костромской области занимают достаточно обширные площади и распределены по территории крайне неравномерно, с приуроченностью к различным водотокам.

Всего на территории области в березовых и осиновых лесах обнаружено более 60 видов ксилотрофных базидиомицетов. Количество видов патогенных грибов, поражающих *B. pendula*, составляет 38 видов, относящихся к 25 родам и 15 семействам. *P. tremula* поражают 40 видов патогенных ксилотрофных грибов, которые включены в 26 родов и 17 семейств.

В видовом составе дереворазрушающих базидиомицетов преобладают виды, относящиеся к семейству *Coriolaceae*, они составляют около 27% всего видового состава в березовых лесах и около 24% видового состава в осиновых лесах. На втором месте находится семейство *Steccherinaceae* с 14% видового состава ксилотрофов в березняках и 10% в осиновых лесах. Кроме того, в осиновых лесах выделяется семейство *Phellinaceae*, куда входит 8% видов ксилотрофной микобиоты, поражающей только *P. tremula* и крайне редко встречающейся в березовых лесах. Встречаются также семейства, куда входит только один вид ксилотрофов (рис. 1). Если анализировать родовой состав ксилотрофной микобиоты, то самыми представительными родами являются *Trametes* – 8 видов, *Pleurotus* и *Polyporus* – по 3 вида [14].

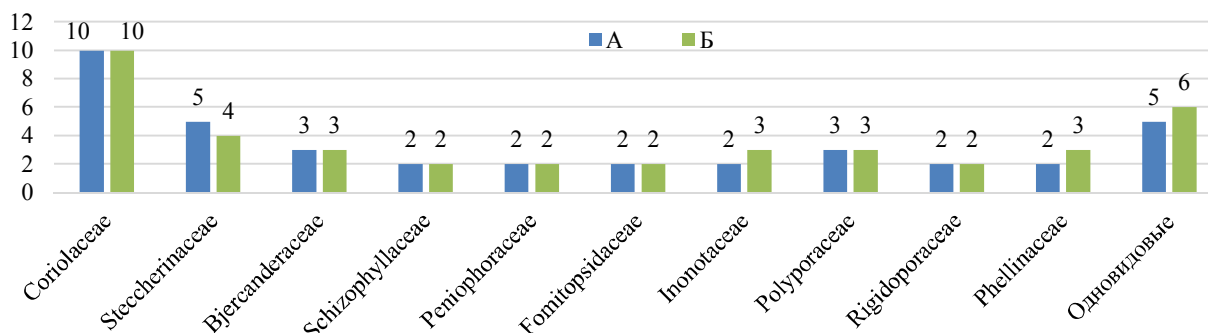


Рис. 1. Распределение видов по семействам ксилотрофной микобиоты в мелколиственных лесах Костромской области: А – ксилотрофная микобиота березовых лесов; Б – ксилотрофная микобиота осиновых лесов

Видовой состав ксилотрофных микобионтов в Костромской области в целом схож с видовым составом мелколиственных лесов сопредельных территорий (Нижегородская, Ярославская, Кировская, Вологодская, Ивановская области) и достигает 87–95% [5]. Это связано с тем, что данные территории находятся в лесной зоне умеренного климата, что и выравнивает, и делает схожим видовой состав ксилотрофов [9].

В мелколиственных лесах Костромской области хорошо прослеживаются биотопические связи микобиоты ксилотрофов и фитоценозов. Наибольшее видовое разнообразие ксилотрофных базидиомицетов (до 20 видов) обнаружено в березняках и осинниках разнотравных [16]. Во многом видовое разнообразие ксилотрофных базидиомицетов связано с антропогенным воздействием на фитоценоз [18]. В сильно нарушенных сообществах имеется большое количество пней, поваленных деревьев, имеется веточный опад, что создает предпосылки для развития сапротрофных ксилотрофов, так как это обеспечивает их значительным трофическим ресурсом [13]. Но с другой стороны, низкое проективное

покрытие (менее 30%) травянистой растительности и разреженность древостоя оказывает значительное влияние на водный режим ценоза, и в первую очередь на скорость испарения влаги, что препятствует развитию мезобионтных видов. В связи с этим такие микоценозы достаточно бедны по видовому составу и, как правило, не превышают 10 видов.

В разнотравных березовых и осиновых лесах Костромской области присутствуют достаточно редкие виды ксилотрофных базидиомицетов, такие как *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst, *Abortiporus distortus* (Schwein.) Murrill, *Trichaptum biforme* (Fr.) Ryvarden, *Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin, виды родов *Polyporus*, *Pleurotus* [1]. Самые частые виды, которые встречаются на территории Костромской области в лесах такой формации, относятся к модельным видам, которые мы взяли в качестве объектов исследования – это *F. fomentarius*, *P. betulinus*, *I. obliquus* и *P. igniarius*.

В снытевых березняках и осинниках, а также крупнотравных березняках как правило видовой состав невысок и составляет примерно 10-12 видов ксилотрофных базидиомицетов [12]. Здесь чаще всего встречаются такие виды как *F. fomentarius*, *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill, *Bjercandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., *Stereum subtomentosum* Pouzar, *Trameles ochracea* (Pers.) Gilb.

Большая часть видов ксилотрофных базидиомицетов по трофической специализации относится к эвритрофным видам, и лишь небольшая часть имеет стенотрофную специализацию [4]. Усредненные данные по субстратной специализации ксилотрофных микобионтов в мелколиственных лесах разной формации отражены в таблице 1.

В березовых лесах стенотрофы составляют до 40% и более от общего числа видов ксилотрофов, и 20% приходится на осиновые леса [10]. Эвритрофы, входящие в состав микобиоты березняков и осинников, имеют значительный уровень формационного эндемизма – 18% для березовых лесов и 23% для осиновых лесов. В березовых лесах к специфическим видам ксилотрофных микобионтов относятся *P. betulinus*, *I. obliquus*, *Lenzites betulinus* (L.) Fr., *Polyporus ciliates* Fr., *Panellus stipticus* (Bull.) P. Karst. *Trametes zonatella* Ryv., *Steccherinum murashkinskyi* (Burt) Maas Geest. Для осиновых лесов специфическими видами будут являться *P. igniarius*, *S. spumea*, *Antrodia macra* (Sommerf.) Nietnela, *Lentinus cyathiformis* (Schaeff.) Bres., *Inonotus rheades* (Pers.) P. Karst., *Postia tephroleuca* (Fr.) Julich., *Pleurotus calyptratus* (Lindblad ex Fr.) Saccardo, *Punctularia strigosozonata* (Schwein.) P. H. B. Talbot, *Piptoporus pseudobetulinus* (Murash. ex Pilat) Pilat, *Trametes ljubarskyi* Pilat [3]. В березовых и осиновых формациях также отмечается наличие и специфических родов – *Punctularia*, *Piptoporus*, *Spongipellis*. Часть видов относится к эустенотрофам, а именно *P. betulinus*, *P. igniarius*, *S. murashkinskyi*, *P. pseudobetulinus*.

Таблица 1

**Субстратная специализация видов ксилотрофных микобионтов
в мелколиственных лесах Костромской области**

Субстратная специализация	Березовые леса				Осиновые леса			
	Видов		Экземпляров		Видов		Экземпляров	
	А	О	А	О	А	О	А	О
Эвритрофы I порядка	15	39,6	103	30,2	21	50,1	148	34,3
Эвритрофы II порядка	20	50,3	207	58,3	18	41,2	202	47,9
Стенотрофы	4	8,2	24	6,8	3	7,2	52	12,6

Часть видов ксилотрофных базидиомицетов относится к так называемым региональным стенотрофам, эти виды в Костромской и сопредельных областях предпочитают селиться на *B. pendula* и *P. tremula*, а в других частях своего ареала могут встречаться и на других породах. *A. macra* в Западной Европе обнаружена на древесине как осины, так и ивы [2; 11]. *I. rheades* кроме осины найден и на других видах рода *Populus*, а также на иве, реже – дубе и других лиственных породах. *L. betulina* чаще встречается на березе, но за пределами области отмечен на многих мелколиственных и широколиственных породах. Большое количество видов, которые приурочены к мелколиственным лесам, являются эвритрофами [23].

Видовой состав ксилотрофной микобиоты *B. pendula* в Костромской области можно разделить на 3 микоценоза в соответствии с разделением районов области на южные, центральные и северные.

Северная группа микоценозов в Кологривском, Межевском, Солигаличском районах характеризуется высоким видовым разнообразием ксилотрофов и варьирует в пределах 20–24 видов. Здесь присутствует достаточно большое количество стенотрофных видов *P. betulinus*, *L. betulinus*, *P. ciliates*, *T. zonatella*, *S. murashkinskyi*. В этой группе отмечены также виды, которые редко или единично встречаются в других районах. Например, *P. varius*, *A. biennis*, *S. murashkinskyi*, *S. spumea* [22].

По видовому разнообразию группа микоценозов в центральных районах области (Мантуровский, Макарьевский) уступает северной и составляет 10–14 видов ксилотрофных базидиомицетов. Здесь преобладают широко распространенные для области виды ксилотрофов *P. betulinus*, *L. betulinus*.

Южная группа микоценозов Костромского, Красносельского и Нерехтского районов отличается достаточно бедным видовым разнообразием (5–7 видов), и здесь также обитают широко распространенные виды, в том числе и наши модельные объекты *F. fomentarius*, *P. betulinus* и *I. obliquus* [7].

Для ксилотрофной микобиоты осиновых лесов также характерно разделение на три группы, хотя по сравнению с березовыми лесами здесь эти различия более сглажены и выявляются лишь при сравнительном анализе прочих микоценозов.

Для северной группы микобиоты также характерно самое большое видовое разнообразие ксилотрофных базидиомицетов, которое составляет до 25 видов. Здесь присутствуют практически все специфические виды, которые поражают *P. tremula* в Костромской области, такие как *P. igniarius*, *A. macra*, *L. cyathiformis*, *I. rheades*, *P. pseudobetulinus*, *P. tephroleuca*, *T. trogii*, *P. calyptartus*, *S. spumeus*. Также здесь были отмечены и эвритрофные виды *A. biennis*, *Antrodia sinuosa* (Fr.) P. Karst.

Центральная группа микоценозов осиновых лесов представлена 10–12 видами ксилотрофных базидиомицетов, специфических видов также меньше по сравнению с северной группой – *P. igniarius*, *I. rheades*, *T. trogii*. Разрежено появляется *Polyporus arcularius* (Batsch) Fries. В то же время ряд видов исчезают или значительно редуют (*P. pseudobetulinus*, *S. spumeus*, *L. cyathiformis*, *P. tephroleuca*).

Южная группа микоценозов осинников, как и березовых лесов, также не отличается большим видовым разнообразием и не превышает 10 видов. Из специфических видов здесь встречаются только два – *P. igniarius* и *T. trogii*. При этом отсутствуют многие виды, которые встречаются в северных и центральных районах: *B. adusta*, *T. gibbosa*, *T. ochracea*, *T. pargamenum*, *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar., *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden, *Steccherinum nitidum* (Fr.).

В целом отмечается высокий показатель сходства видового состава микобиоты березовых и осиновых лесов, что, по мнению ряда ученых, обусловлено длительным совместным сосуществованием данных мелколиственных формаций [20]. Схожесть видового состава ксилотрофных базидиомицетов обусловлена широким распространением мало специализированных видов и видов, которые в Костромской области встречаются только на древесине *B. pendula* или *P. tremula* и больше не отмечены на других мелколиственных и широколиственных породах. Изменение степени интегрированности микоценозов березовых и осиновых лесов в пределах Костромской области наглядно отражено на рисунке 2.

Как отмечают ряд ученых, вхождение *B. pendula* и *P. tremula* в состав разнообразных лесных формаций в Костромской области не приводит к деградации их биоты ксилотрофных базидиомицетов, а наоборот – сопровождается ростом таксономического разнообразия [17; 21; 24].

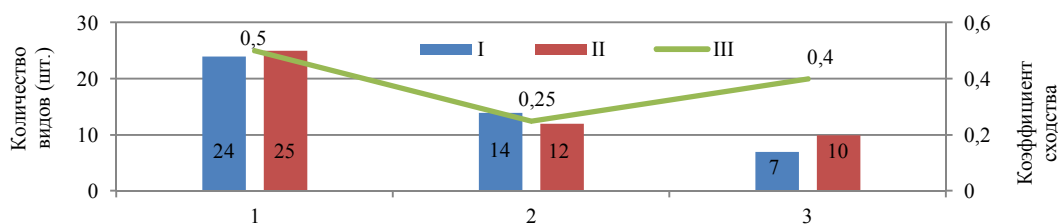


Рис. 2. Видовое богатство и коэффициент сходства микоценозов березовых и осиновых лесов Костромской области. I – число видов в микоценозах березовых лесов, II – число видов в микоценозах осиновых лесов, III – коэффициент сходства видового состава

Заключение

Подводя итог, можно отметить, что биота ксилотрофных базидиомицетов мелколиственных лесов Костромской области отличается от других формационных микобиот большим видовым разнообразием. Это, прежде всего, связано со значительной протяженностью области и выделением трех групп микобиоты – северной, центральной и южной. Также отмечается высокое сходство формационных микобиот березовых и осиновых лесов. При этом общие тенденции изменения видовой структуры в данных микобиотах такие же, как и у большинства других формационных микобиот. Установлено, что видовой состав ксилотрофных базидиомицетов в Костромской области в целом схож с видовым составом микобиоты мелколиственных лесов сопредельных территорий и может достигать 95%. Большая часть видов ксилотрофных базидиомицетов Костромской области по трофической специализации относится к эвритрофным видам, и лишь небольшая часть имеет стенотрофную специализацию. Отмеча-

ется высокий показатель сходства видового состава микобиоты березовых и осиновых лесов, что связано с низкой специализацией обнаруженных ксилотрофных базидиомицетов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баландайкин М. Э. Начала системного подхода в изучении экологии и биологии ксилотрофного базидиомицета *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. // Вопросы современной науки и практики. Университет им. В.И. Вернадского. 2012. № 4(42). С. 18–27.
2. Барсукова Т. Н. Редкие виды трутовых грибов Московской области // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 4. С. 233–236.
3. Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. 1998.
4. Дёмкина А. В. Видовой состав трутовых грибов Плавского района Тульской области // Актуальные проблемы естественно-научного образования, защиты окружающей среды и здоровья человека. 2016. Т. 2. № 2. С. 122–124.
5. Левченко А. В. Эколого-биологические особенности динамики развития ксилотрофных базидиомицетов долины Нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2012.
6. Марамохин Э. В., Малахова К. В. Изучение лесных фитопатогенов группы ксилотрофных базидиомицетов на примере *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst. и *Phellinus igniarius* (L.) Quel. в культуре *in vitro* // Инженерные кадры – будущее инновационной экономики России. Йошкар-Ола, 2018. № 2. С. 74–77.
7. Марамохин Э. В. Некоторые особенности экологии ксилотрофных базидиомицетов мелколиственных лесов Красносельского района Костромской области // Ступени роста — 2019: тезисы 71-й межрегиональной науч.-практ. конф. молодых ученых (25 марта – 15 апреля 2019 г.). Кострома, 2019. С. 98–99.
8. Наумов В. Д., Бардачева О. Г. Экологическая оценка состояния древостоя на территории Лесной опытной дачи РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2008. № 2. С. 42–53.
9. Портнягина Т., Гуков Г. В. Видовой состав, лекарственные, пищевые и технические свойства трутовых грибов лесного участка Приморской ГСХА // Аграрный вестник Приморья. 2018. № 2(10). С. 37–41.
10. Сафонов М. А. Трутовые грибы (Polyporaceae s. lato) лесов Оренбургской области // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. Вып. 2. С. 75–80.
11. Сафонов М. А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург: УрО РАН, 2003.
12. Сафонов М. А. Вклад пойменных лесов в биоразнообразие дереворазрушающих грибов Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 10(185). С. 73–76.
13. Степанова Н. Т., Мухин В. А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979.
14. Стороженко В. Г. Пораженность осинников Костромской области ложным осиновым трутовиком // Лесное хозяйство. 1979. № 10. С. 54–55.
15. Тюкавина О. Н., Покрышкин С. А. Биологические основы устойчивости тополя бальзамического к ксилотрофным базидиомицетам // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 6(129). С. 116–121.
16. Чураков Б. П., Корнилина В. В., Митрофанова Н. А., Загидуллина Л. И., Зырянова У. П., Замалдинов И. Т. Анализ встречаемости ложного осинового трутовика на внутривидовых формах осины на территории Ульяновской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1-8. С. 2018–2020.
17. Arantes V., Goodell B. Current understanding of brown-rot fungal biodegradation mechanisms: a review // Deterioration and protection of sustainable biomaterials. American chemical society, 2014. P. 3–21. <https://dx.doi.org/10.1021/bk-2014-1158.ch001>
18. Burdon J. J., Thrall P. H. Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations // The American Naturalist. 1999. Vol. 153. № S5. P. S15–S33. <https://doi.org/10.1086/303209>
19. Baldrian P., Valášková V. Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi // FEMS microbiology reviews. 2008. Vol. 32. № 3. P. 501–521. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00106.x>
20. Han M. L., Chen Y. Y., Shen L. L., Song J., Vlasák J., Dai Y. C., Cui B. K. Taxonomy and phylogeny of the brown-rot fungi: Fomitopsis and its related genera // Fungal Diversity. 2016. Vol. 80. № 1. P. 343–373. <https://doi.org/10.1007/s13225-016-0364-y>
21. Hibbett D. S., Donoghue M. J. Analysis of character correlations among wood decay mechanisms, mating systems, and substrate ranges in homobasidiomycetes // Systematic biology. 2001. Vol. 50. № 2. P. 215–242. <https://doi.org/10.1080/10635150121079>
22. Knogge W. Fungal infection of plants // The Plant Cell. 1996. Vol. 8. № 10. P. 1711. <https://dx.doi.org/10.1105/2Ftpc.8.10.1711>
23. Shang J., Yan S., Wang Q. Degradation mechanism and chemical component changes in *Betula platyphylla* wood by wood-rot fungi // BioResources. 2013. Vol. 8. № 4. P. 6066–6077.
24. Schwarze F.W.M.R. *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) Karsten // Mycologist. 1993. № 7. P. 122–123.

REFERENCES

1. Balandaykin, M. E. (2012). System Approach to the Study of Ecology and Biology of Xylotrophic Basidium Fungus *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. *Problems of Contemporary Science and Practice. Vernadsky University*, 4(42). 18-27. (In Russian)
3. Bondartseva, M. A., & Parmasto, E. Kh. (1998). *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok afilloforovye. 2.* (In Russian)
4. Demkina, A. V. (2016). *Vidovoi sostav trutovykh gribov Plavskogo raiona Tul'skoi oblasti. In Aktual'nye problemy estestvenno-nauchnogo obrazovaniya, zashchity okruzhayushchei sredy i zdorov'ya cheloveka, 2(2).* 122-124. (In Russian)
5. Levchenko, A. V. (2012). *Ekologo-biologicheskie osobennosti dinamiki razvitiya ksilotrofnykh bazidiomisetov doliny Nizhnei Volgi: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Astrakhan.* (In Russian)

6. Maramokhin, E. V., & Malakhova, K. V. (2018). Izuchenie lesnykh fitopatogenov gruppy ksilotrofnyykh bazidiomitsetov na primere *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst. i *Phellinus igniarius* (L.) Quel. v kul'ture in vitro [Study of forest phytopathogens of the xylophilic group of basidiomycetes by the example of *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst. and *Phellinus igniarius* (L.) Quel. in vitro culture]. In *Inzhenernyye kadry – budushchee innovatsionnoi ekonomiki Rossii [Engineering personnel - the future of the innovative economy of Russia]*, Yoshkar-Ola, (2). 74-77. (In Russian)
7. Maramokhin, E. V. (2019). Nekotorye osobennosti ekologii ksilotrofnyykh bazidiomitsetov melkolistvennykh lesov Krasnoselskogo raiona Kostromskoi oblasti [Some ecology features of xylophilic basidiomycetes of small-leaved forests of the Krasnoselsky district of the Kostroma region]. In *Stupeni rosta — 2019: tezisy 71 mezhhregional'noi nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh, Kostroma, 25 marta–15 aprelya 2019 g. [Stages of growth — 2019: theses of the 71 interregional scientific-practical conf. young scientists, Kostroma, 25 March – 15 April]*, 98-99. (In Russian)
8. Naumov, V. D., & Bardacheva, O. G. (2008). Ekologicheskaya otsenka sostoyaniya drevostoya na territorii Lesnoi opytnoi dachi RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*, (2). 42-53. (In Russian)
9. Portnyagina, T., & Gukov, G. V. (2018). Vidovoi, sostav, lekarstvennyye, pishchevye i tekhnicheskie svoystva trutovyykh gribov lesnogo uchastka Primorskoi GSKhA. *Agrarnyy vestnik Primor'ya*, 2(10). 37-41. (In Russian)
10. Safonov, M. A. (1999). Trutovyye griby (*Polyporaceae s. lato*) lesov Orenburgskoi oblasti. *Mikologiya i fitopatologiya*, 33(2). 75-80. (In Russian)
11. Safonov, M. A. (2003). Struktura soobshchestv ksilotrofnyykh gribov. Ekaterinburg. (In Russian)
12. Safonov, M. A. (2015). Vklad poimennykh lesov v bioraznoobrazie derevorazrushayushchikh gribov Orenburgskoi oblasti. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*, 10(185). 73-76. (In Russian)
13. Stepanova, N. T., & Mukhin, V. A. (1979). Osnovy ekologii derevorazrushayushchikh gribov. Moscow. (In Russian)
14. Storozhenko, V. G. (1979). Porazhennost' osinnikov Kostromskoi oblasti lozhnym osinovým trutovikom. *Lesnoe khozyaistvo*, (10). 54-55. (In Russian)
15. Tyukavina, O. N., & Pokryshkin, S. A. (2017). Biological basis of a balsam poplar resistance to xylophilic basidiomycetes. *Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*, 6(129). 116-121. (In Russian)
16. Churakov, B., Kornilina, V., Mitrofanova, N., Zagidullina, L., Zyryanova, U., & Zamaldinov, I. (2012). Analysis of False aspen tinder fungus occurrence on Aspen intraspecific forms at the Territory of Ulyanovsk Oblast. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 14(1-8). 2018-2020. (In Russian)
17. Arantes, V., & Goodell, B. (2014). Current understanding of brown-rot fungal biodegradation mechanisms: a review. In *Deterioration and protection of sustainable biomaterials. American chemical society*, 3-21. <https://dx.doi.org/10.1021/bk-2014-1158.ch001>
18. Burdon, J. J., & Thrall, P. H. (1999). Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations. *The American Naturalist*, 153(S5), S15-S33. <https://doi.org/10.1086/303209>
19. Baldrian, P., & Valášková, V. (2008). Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS microbiology reviews*, 32(3). 501-521. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00106.x>
20. Han, M. L., Chen, Y. Y., Shen, L. L., Song, J., Vlasák, J., Dai, Y. C., & Cui, B. K. (2016). Taxonomy and phylogeny of the brown-rot fungi: Fomitopsis and its related genera. *Fungal Diversity*, 80(1), 343-373. <https://doi.org/10.1007/s13225-016-0364-y>
21. Hibbett, D. S., & Donoghue, M. J. (2001). Analysis of character correlations among wood decay mechanisms, mating systems, and substrate ranges in homobasidiomycetes. *Systematic biology*, 50(2), 215-242. <https://doi.org/10.1080/10635150121079>
22. Knogge, W. (1996). Fungal infection of plants. *The Plant Cell*, 8(10), 1711. <https://dx.doi.org/10.1105/2Ftpc.8.10.1711>
23. Shang, J., Yan, S., & Wang, Q. (2013). Degradation mechanism and chemical component changes in *Betula platyphylla* wood by wood-rot fungi. *BioResources*, 8(4), 6066-6077.
24. Schwarze, F. W. M. R. (1993). *Piptoporus betulinus* (Bull.: Er.) Karsten. *Mycologist (United Kingdom)*, (7). 122-123.

Марамохин Э. В. Ксилотрофные базидиомицеты мелколиственных лесов Костромской области // Вестник Нижегородского государственного университета. 2020. № 1. С. 4–9. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/20-1/01>

Maramokhin, E. V. (2020). Xylophilic basidiomycetes of small-leaved forests of the Kostroma region. *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, (1). 4–9. (In Russian) <https://doi.org/10.36906/2311-4444/20-1/01>