

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ: ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ И ОЦЕНКИ

Биологические ресурсы ксилотрофных грибов, как один из элементов ресурсного потенциала микробиоты, могут быть оценены с помощью учета некоторых свойств сообществ грибов: характеристики ценорезерва, наличие видов – эдификаторов, постоянство функциональной структуры, сохранение соотношения видов с разной трофической специализацией, функциональная устойчивость, типичность сообществ для региона. Предлагаемая балльная система оценки применима при мониторинге микробиоты, а также при комплексном мониторинге природы региона.

На сегодняшний день одним из перспективных направлений биологических исследований является изучение ресурсного потенциала биоты. Методологические подходы к оценке ресурсного потенциала уже достаточно полно разработаны для флоры и фауны, но в отношении ресурсов грибов, несмотря на их востребованность населением и широкое распространение на планете, существует еще много спорных вопросов.

Основная цель нашей работы была произвести предварительную оценку биологических ресурсов ксилотрофных (дереворазрушающих) грибов (*Basidiomycota, Hymenomycetidae*) Южного Приуралья в пределах Оренбургской области.

Существуют четыре классических критерия для оценки биологического разнообразия [1]: собственная ценность, эстетическая ценность, косвенная ценность через выполнение экосистемных функций, прямая ценность природных ресурсов для людей (хозяйственная ценность).

Мы склонны выделять два взаимодополняющих подхода к оценке ресурсного потенциала любой группы биологических объектов:

- изучение и оценка биологических ресурсов (собственная и косвенная ценность);
- оценка хозяйственного потенциала и урожайности (эстетическая и прямая ценность).

Мы хотели бы остановиться на рассмотрении особенностей биологических ресурсов грибов, поскольку они являются базовыми при определении общего ресурсного потенциала микробиоты. Изучение биологических ресурсов подразумевает сбор и анализ информации о видовом составе грибов территории. При этом подразумевается, что эта работа заключается не только в инвентаризации видового состава и составлении систематического списка видов грибов, но и в распознавании некоторых общих закономерностей, определяющих расселение и численность обнаруженных видов.

По критерию собственной ценности все виды имеют подлинную собственную ценность, которая является независимой от любой прямой или косвенной полезности для людей [2, 3]. С биологичес-

кой точки зрения все эти виды являются вполне равноценными составляющими микробиоты, выполняющими конкретные экосистемные функции в биогеоценозах региона. Они отличаются по экологическим характеристикам, вследствие чего имеют разную распространенность в регионе.

Поскольку целенаправленные работы по инвентаризации видового состава грибов-макромицетов Южного Приуралья были начаты относительно недавно, точные данные о качественном и количественном составе грибов региона пока что отсутствуют. По нашим данным [4], в микробиоте Оренбургской области в настоящее время насчитывается более 230 видов базидиальных грибов. Каждый из этих видов, вне зависимости от распространения в регионе, является продуктом длительного эволюционного развития, что находит отражение в особенностях анатомо-морфологического строения и отношений со средой. Именно этот подход определяет ценность каждого из обнаруженных видов.

Косвенная ценность видов грибов включает в себя оценку функциональной роли отдельных видов и их сообществ, поскольку это является показателем вклада грибных организмов, как компонентов системы редуцентов, в существование экосистем региона. Любая группа организмов в пределах экосистемы связана сложными взаимоотношениями с другими группами. Так, продуценты связаны трофически с консументами – потребителями произведенной ими биомассы. Редуценты – сапротрофные грибы, производя деструкцию лигнин-целлюлозных соединений деревьев, обеспечивает возврат веществ и энергии в экосистемы, являясь при этом трофическим ресурсом для многочисленных видов насекомых и других представителей фауны. Эти взаимоотношения являются в той или иной степени обязательными, несколько варьируя в зависимости от видовых особенностей организмов. Разнообразие видов и их сообществ обеспечивает необходимые экологические функции многих типов [5], включая круговорот питательных веществ, биологическую продуктивность, трофическую функцию, очистку воды и воздуха, контроль эрозии,

контроль состава атмосферы (содержание кислорода и углекислого газа), контроль большинства сельскохозяйственных вредителей и болезнетворных организмов, опыление зерновых культур, и «обслуживание обширной «генетической библиотеки», которой человечество пользуется с самого основания цивилизации» [6].

Измерение косвенной ценности основывается на концепции функциональной системы П.К. Анохина [7]. Центральное значение в этой концепции имеет понятие полезного результата [8]. Координация взаимодействия элементов системы осуществляется на основе принципа обратной связи (афферентации), перебирающей все степени свободы и реализующие те из них, которые способствуют достижению полезного результата. В контексте такого подхода система выделяется качественно, на основе оценки связей типа координации и субординации [9]. Именно функциональный подход является основанием для определения системы К.А. Куркиным и А.Р. Матвеевым [9], согласно которому динамика всех элементов системы скординирована и направлена на поддержание существования системы, ее относительной замкнутости, целостности, и сфокусирована на осуществление интегральных системных функций.

Биоразнообразие также сильно связано и со способностью сообщества или экосистемы противостоять нарушениям, т. е. быть устойчивой. Устойчивость обеспечивается развитием адаптивных физиологических, биохимических, этологических и других реакций, определенным изменением структуры [10]. Основой устойчивости во всех случаях выступает адаптация структур. Т. е. существование той или иной системы в определенных условиях зависит, прежде всего, от степени адекватности ее структуры, ее пластичности по отношению к конкретным условиям среды. Высокое видовое разнообразие определяет устойчивость биосистемы, поскольку обеспечивает высокий потенциал изменчивости видовой структуры сообществ, давая возможность варьирования видового состава без существенного нарушения функциональных особенностей системы [11, 12, 13, 14]. Однако есть и другой взгляд на характер связи между устойчивостью и биоразнообразием. Ю. Одум [15] указывает, что стабильность системы определяется скорее ее функциональной сложностью, чем просто наличием большого числа видов. Сходной точки зрения придерживаются и многие другие авторы (см., например [16, 17, 18]).

В.А. Мухин [19] рассматривает устойчивость сообществ грибов, как результат реализации адап-

тивного потенциала микробиоты. По его мнению, адаптивный потенциал микробиоты включает три важнейших компонента:

1. экологическая пластиность доминантов;
2. биологическое разнообразие микробиоты;
3. скорость видеообразования.

Первый компонент ответственен за приспособление микоценозов к актуальным изменениям условий среды, т. е. определяет их оперативную устойчивость. Второй обеспечивает устойчивость микробиоты при векторизованных изменениях условий среды в масштабах исторического времени (тактическая устойчивость). Тактическая устойчивость во многом обеспечивается наличием ценорезерва биоты, состоящей из малочисленных, редких видов. Третий компонент определяет устойчивость микробиоты к изменениям среды в масштабах геологического времени (стратегическая устойчивость).

Разработанные теоретические подходы к оценке биологических ресурсов грибов оставляют открытыми некоторые важные вопросы, а именно – как оценивать собственную и косвенную ценность на практике. Несмотря на то, что многие, если не большинство видов, казалось бы, не имеют какой-либо (даже скрытой) ценности [20], необходимо помнить, что истинная экономическая ценность любого аспекта биоразнообразия не может быть определена без рассмотрения ценности биоразнообразия в целом [1]. Определение разнообразия посредством учета видов – только одна из возможностей, и другие меры разнообразия должны быть также приняты во внимание в ходе процесса оценки. Самый простой индикатор биологического разнообразия – видовая насыщенность сообщества, хотя эта мера разнообразия имеет ограниченное применение, так как не отражает некоторых необходимых особенностей сообщества [12, 14]. Индексы Симпсона, Шеннона-Уивера, и Маргалефа [21, 22] учитывают не только видовую насыщенность, но также и их относительное обилие; предоставляют информацию относительно роли вида в сообществе. Функциональное разнообразие менее связано с таксономическим положением видов; это показатель распределения организмов внутри функциональных групп. Наконец, разнообразие сообществ выявляется, исходя из количества, размеров и пространственного распределения сообществ.

Сам по себе высокий или низкий уровень того или иного типа разнообразия в сообществе или экосистеме позволяет оценить биологические ресурсы только в данной точке в данный конкретный момент времени. Мы подходим к оценке биологи-

ческих ресурсов грибов через рассмотрение некоторых аспектов устойчивости их сообществ – микоценозов, поскольку только такой подход делает возможным оценку ресурсного потенциала, как некоторой совокупности полезных характеристик, относительно устойчивых во времени. При этом определение устойчивости подразумевает изначальное определение специфических, характерных черт, отличающих данную биосистему от подобных. Итак, мы считаем, что значимыми с точки зрения оценки устойчивости и ресурсной ценности являются следующие признаки: наличие определенного ценорезерва сообщества; сохранение в сообществе видов – эдификаторов; постоянство функциональной структуры сообществ; сохранение в сообществе соотношений видов («стенотрофы / эвритрофы» и «биотрофы / сапротрофы»); типичность рассматриваемых сообществ для региона; оценка функциональной устойчивости.

1. Наличие определенного ценорезерва микоценоза. Говоря о ценности присутствия в микоценозе ряда неспециализированных видов, мы имеем в виду не космополитические виды, а виды малочисленные, присутствие которых преимущественно обуславливается генезисом биоты территории (реликты) или же другими факторами (редкие виды в широком смысле). Наличие этих видов в микоценозах является залогом вариативности структурных характеристик сообществ, обеспечивающим их тактическую устойчивость [19]. Присутствие подобных видов в сообществе уже само по себе является индикатором его устойчивости и стабильности условий существования. В лесах Южного Приуралья к реликтовым видам могут быть отнесены *Riptoporus pseudobetulinus* (Murash. ex Pilat) Pilat, *Spongipellis spumeus* (Sowerby: Fr.) Pat., *Steccherinum murashkinskyi* (Burt) Maas G., *Trametes ljubarskyi* Pilat [23, 24]. Следует также учитывать присутствие в микоценозах видов, находящихся в регионе на границе ареала (*Lenzites warnieri* Dur. & Mont., *Phellinus pseudopunctatus* A.David.Dequatre & Fiasson, *Phellinus rhamnii* (M.Bond.) Jahn., *Phellinus rimosus* (Berk.) Pilat, *Polyporus ciliatus* Fr.: Fr., *Polyporus tuberaster* (Pers.) Fr., *Tyromyces chioneus* (Fr.:Fr.) P.Karst.) [25].

Сравнительный анализ микоценозов с точки зрения представленности в них редких, малочисленных видов свидетельствует о том, что наиболее устойчивые сообщества ксилотрофных грибов свойственны лесам Бузулукского бора, поймы р. Урал, Тюльганского и Кувандыкского районов. Проведение более детальной оценки устойчивости микоценозов с помощью этого параметра тре-

бует существенного расширения списка видов, входящих в ценорезерв и осуществления мониторинга состояния их популяций.

2. Сохранение в сообществе на протяжении длительного времени типичных видов – эдификаторов сообществ. Эти виды (формационные эндемики по В.А. Мухину [23]), составляющие «ядро» формационных микробиот, далеко не всегда входят в комплекс доминирующих видов, однако их присутствие отражает специфику местообитания микоценоза – видовой состав древостоя. При нарушении среды обитания доля этих видов или резко возрастает (при условии поступления в систему большого количества специфического субстрата) или сокращается (в этом случае они замещаются широкораспространенными малоспециализированными видами). В любом случае, изменение участия формационных эндемиков в микоценозах индицирует нарушение его устойчивого состояния. Необходимо оговориться, что значительное участие в микоценозах формационных эндемиков вовсе не является свидетельством устойчивости или стабильности данного сообщества или биоценоза в целом. Как показывают наши исследования, некоторые микоценозы дубрав, находящихся в условиях повышенной антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота) характеризуются высокой долей участия видов – формационных эндемиков. В то же время участие таких видов в неэксплуатируемых лесах зачастую невысоко. Иногда наблюдается и обратное соотношение между уровнем нарушенности экосистемы и долей специфичных видов в микоценозе. Таким образом, следует учитывать, что при однократном изучении микоценоза участия в нем видов-эдификаторов не всегда коррелирует с уровнем устойчивости, зачастую отражая только специфику сообщества, обусловленную особенностями среды. Наиболее ценными следует считать сообщества, в которых представлено максимальное количество формационных эндемиков из числа стенотрофных видов, обнаруженных в регионе. Соответственно, в данном случае ценность будет выражаться не в абсолютных, а в относительных величинах.

3. Постоянство функциональной структуры сообществ (степень сохранения комплекса доминантных видов). Именно эти виды определяют функциональное «лицо» сообщества, являясь основными реализаторами процесса деструкции древесного субстрата в конкретном лесном биоценозе. Часто эти виды узкоспециализированы по отношению к родовой принадлежности субстрата и в этом случае их роль в разложении детрита стано-

вится исключительно важной, поскольку они обеспечивают деструкцию типа субстрата, который преобладает в данном типе леса. Вполне естественно, что изменения в доминантном комплексе свидетельствуют о снижении устойчивости и микоценоза и самого фитоценоза, так как в этом случае нарушается выполнение микоценозом его экосистемных функций. Сообщество следует считать устойчивым, если за период времени 3-5 лет не происходит существенного изменения комплекса доминирующих видов.

4. Сохранение в микоценозе в течение определенного времени соотношения видов: «стенотрофы/эвритрофы» и «биотрофы/сапротрофы». Формирование этого соотношения обусловлено особенностями трофических ресурсов, существующих в экосистеме, и направлено на оптимизацию процессов деструкции. Сама по себе большая доля эвритрофных видов в микоценозе не является свидетельством его неустойчивого состояния, также как их отсутствие не гарантирует устойчивости. Баланс числа видов с разной субстратной специализацией в сообществе является отражением условий среды, особенностей процесса поступления субстрата, изменения его количественных и качественных характеристик. При резких изменениях лесных фитоценозов изменяются и характеристики детрита, что приводит к изменению характеристик микоценозов дереворазрушающих грибов. Еще один возможный показатель устойчивости – сохранение соотношения био- и сапротрофных видов. Резкое увеличение количества грибов-биотрофов в микоценозе является, пожалуй, одним из наиболее ярких свидетельств нарушений лесного фитоценоза, поскольку причина их активного расселения – наличие множественных повреждений деревьев, которые становятся «воротами инфекции». Таким образом, выявление при многолетнем мониторинге изменения соотношения стено- и эвритрофных, био- и сапротрофных видов в микоценозе можно интерпретировать, как свидетельство некоторой потери устойчивости. Само соотношение количества видов стенотрофов и эвритрофов в сообществе не подлежит оценке, но нарушение существующего баланса за 3-5 лет более чем на 10% в ту или иную сторону заметно снижает ресурсный потенциал рассматриваемых микоценозов.

Впрочем, сам факт большого участия биотрофных видов в ксилиобионтных микоценозах является достаточно верным индикатором их неустойчивого состояния. Эти виды, производя относительно быстрое разрушение пораженных деревьев, сни-

жают собственный потенциальный трофический ресурс, что неизбежно приводит к исчезновению (или резкому сокращению) числа этих видов в микоценозе.

5. Оценка функциональной устойчивости. Мы настаиваем на особой значимости именно функциональной устойчивости для общей устойчивости сообщества и экосистемы в целом. Как писал В.Н. Новосельцев [26, с. 60]: «...сохранение видового состава и численности отдельных популяций целесообразно лишь постольку, поскольку оно способствует выполнению высших целей – поддержанию максимального потока энергии через систему». Функциональную устойчивость можно оценить, лишь владея данные многолетнего мониторинга (оптимальный срок – не менее 10 лет). Само измерение устойчивости может производится через оценку выполнения сообществом ксилиотрофных грибов своей экосистемной функции – деструкции древесины. На практике эта оценка может осуществляться за счет контроля состояния детрита. При условии, что существование самого лесного фитоценоза относительно устойчиво, количество субстрата, поступающего в среду за определенные периоды времени остается почти неизменным. Если система редуцентов и ее важнейшая составная часть – микоценоз, функционируют нормально (т. е. устойчивы функционально), то баланс поступления/разложения детрита должен быть относительно постоянным. Практическую оценку функциональной устойчивости микоценоза можно произвести, ежегодно взвешивая субстрат в пределах пробной площади (10x10 м). Мы полагаем, что 10 лет – достаточный период времени, необходимый для объективной оценки функциональной устойчивости микоценозов, так как подобная длительность наблюдений позволяет нивелировать возможные колебания хода деструкционных процессов, обусловленные межгодовыми колебаниями климатических условий. В настоящее время нами начаты работы по оценке функциональной устойчивости ряда ключевых микоценозов региона, но полученные результаты мы пока не можем обсуждать изза незначительной длительности наблюдений.

6. Типичность рассматриваемых сообществ для региона. Основой для такой оценки является сентенция, что наиболее часто наблюдаемые во времени и пространстве явления могут считаться наиболее устойчивыми [27]. Следовательно, наиболее часто встречающиеся, типичные для лесов Южного Приуралья микоценозы могут считаться наиболее устойчивыми. Это позволяет любой ми-

коценоз, характеристики которого отличаются от таковых у миоценозов, типичных для определенной информационной микробиоты региона, оценивать как неустойчивый, находящийся в состоянии перехода на другой уровень динамической устойчивости. К сожалению, отсутствие разработанных концепций типологии миоценозов пока не позволяет широко применять этот подход к оценке ресурсного потенциала.

Подводя итог всему вышесказанному, мы констатируем, что наибольшим биологическим ресурсным потенциалом обладают миоценозы, в которые входит большое количество видов (в том числе и виды, редкие для региона); имеющие хорошо выраженную относительно стабильную экологическую и функциональную структуру; способные устойчиво реализовывать свои экосистемные функции и мало изменяющиеся во времени. Нами предлагается следующая система балльной оценки биологических ресурсов миоценозов (табл.1), по которой учитываются не только положительные, но и отрицательные характеристики миоценозов, оказывающие влияние на их ресурсный потенциал.

Этот момент кажется нам очень важным, поскольку повышает объективизацию данных о ресурсном потенциале. Например, с точки зрения оценки биологических ресурсов, наличие в миоценозе редких видов является положительным фактором. Однако, если прочие характеристики ми-

оценоза нестабильны, то суммарный ресурсный потенциал сообщества должен быть оценен значительно ниже, так как сообщество, видимо, не устойчиво и отмеченные нами редкие виды могут исчезнуть из него за несколько следующих лет.

Предельно высокая оценка биологического ресурсного потенциала миоценозов составляет 100 баллов, но, согласно нашим предварительным расчетам, эта величина вряд ли реально достижима. Причина этого, в частности, заключается в том, что не может существовать миоценоз, в который входили бы все виды грибов, редкие для региона. По-видимому, наибольшие показатели, которых могут достигать миоценозы – 70-80 баллов.

Предлагаемая нами система оценки биологических ресурсов может быть использована при мониторинге микробиоты, а также при комплексных мониторинговых исследованиях природы региона. Кроме того, именно биотопы, наиболее ценные с точки зрения биологического ресурсного потенциала, должны являться объектами природоохранных мероприятий.

Исследования, направленные на оценку ресурсного потенциала микробиоты, должны реализовываться по следующему алгоритму: максимальное выявление видового состава микробиоты и отдельных ее частей (миоценозов) > оценка биологических и хозяйственных ресурсов грибов > выявление условий устойчивого существования (в т. ч. плодоношения) отдельных видов, грибных сообществ и микробиоты в целом > разработка рекомендаций по рациональному использованию грибных ресурсов региона.

Основная значимость выявления ресурсного потенциала заключается в необходимости рассчитывать объемы возможного разумного изъятия ресурсов. В обратном случае мы каждый раз будем сталкиваться не с планируемыми объемами ресурсов, а с совсем новой картиной их распределения [28], причем общая тенденция изменения ресурсного потенциала будет отрицательной.

Таким образом, главнейшей задачей становится изучение условий устойчивого существования фитоценозов и связанных с ними миоценозов, а также исследование возможных объемов изъятия природных объектов этой группы из среды без нанесения ей невосполнимых потерь. Достижение этой цели становится возможным при сопоставлении данных о биологических и хозяйственных ресурсах региона или отдельных его районов и разработка объективных мер оценки ресурсного потенциала грибов, адаптированных именно к этим организмам.

Таблица 1. Шкала балльной оценки биологических ресурсов миоценозов

| Критерии оценки | Принцип оценки | Баллы |
|---|---|------------------------------------|
| Характеристики ценорезерва сообщества | Наличие редких видов в сообществе (баллы за каждый вид) | 2 |
| Наличие в сообществе видов – эдификаторов | Наличие в сообществе видов – формационных эндемиков (баллы за каждые 10% от общего числа формационных эндемиков, отмеченных в регионе) | 2 |
| Постоянство функциональной структуры сообществ | Изменение вида-доминанта за 5 лет Изменение кодоминанта за 5 лет более чем на 50% Изменения кодоминантов за 5 лет менее чем на 50% Полная сохранность доминантного комплекса видов за 5 лет | -10 -5 0 10 |
| Сохранение в сообществе соотношений видов (стенотрофы / эвритрофы; биотрофы / сапротрофы) | Нарушение соотношения между сапротрофами / биотрофами за 5 лет более чем на 30% Нарушение соотношения между стенотрофами / эвритрофами за 5 лет более чем на 30% Нарушение соотношения между сапротрофами / биотрофами за 5 лет более чем на 10% Нарушение соотношения между стенотрофами / эвритрофами за 5 лет более чем на 10% Баланс сапротрофы / биотрофы сохранился (изменения менее чем на 10%) Баланс стенотрофы / эвритрофы сохранился (изменения менее чем на 10%) | -10 -10 -5 -5 10 10 |
| Оценка функциональной устойчивости | Интенсивность деструкции не изменилась Интенсивность деструкции изменилась на 10% Интенсивность деструкции изменилась на 20% Интенсивность деструкции изменилась более чем на 20% | 10 5 -5 -10 |
| Типичность сообществ для региона | Типичные для региона сообщества | 10 |

Список использованной литературы:

1. De Leo G. A., Levin S. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. – Conservation Ecology, 1997. 1(1): 3.
2. Callicot J. B. On the intrinsic value of nonhuman species // The preservation of species. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA. 1986. Pp.138-172
3. Naess A., Rothenberg D. Ecological community and lifestyle. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1989.
4. Сафонов М.А. Конспект биоты грибов-макромицетов Оренбургской области. Оренбург: «Принт-сервис», 2002. 36 с.
5. Freedman B. Environmental ecology. Second edition. Academic Press, New York, New York, USA. 1995.
6. Ehrlich, P.R., Ehrlich A.H. Healing the planet. – Addison Wesley, Massachusetts, USA. 1991.
7. Анохин П.К. Избранные труды. Философские аспекты теории функциональной системы. – М.: Наука, 1978. – 400 с.
8. Сержантов В.Ф. Введение в методологию современной биологии. – Л.: Наука, 1972. – 268 с.
9. Куркин К.А., Матвеев Р.А. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов /системно-иерархический подход. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., Т.86. – 1981, вып.4. – С.54-74.
10. Мовчан Я.И. Анализ устойчивости степных фитоценозов в связи с их структурой. Автореф.дисс. канд. биол. наук. – Киев, 1982. – 18 с.
11. Levin S. A. Scale and sustainability: a population and community perspective //Defining and measuring sustainability: the biogeophysical foundations. The United Nations University, New York, New York, and The World Bank, Washington, D.C., USA. 1995. Pp. 103-114
12. Levin S. A. Biodiversity: interfacing populations and ecosystems. – Springer–Verlag, New York, NY, USA. 1997.
13. Tilman D., Downing J.A. Biodiversity and stability in grassland. – Nature, 367: 363-365. 1994
14. Walker H.B. Biodiversity and ecological redundancy. Conservation Biology 6: 18-23. 1992.
15. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. Т.1, 2.
16. Вахрушев А.А., Раутян А.С. Исторический подход в экологии: сущность и перспективы.// Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – Мат-лы конф. БИН РАН и ЗИН РАН, СПб, 14-15 фев., 14-15 мая 1990 г. – СПб, 1992. – С.81-91.
17. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М., Наука, 1985. – 126 с.
18. Goodman D. The theory of diversity-stability relationships in ecology. // Quart. Rev. Biol., 1975. Vol.50, No3. – P.237-266.
19. Мухин В.А. Экология процессов биологического разложения //Эколого-водохозяйственный вестник. – Екатеринбург: УГТУ, 1998. – С.128-135.
20. Ehrenfeld D. Why put a value on biodiversity? //Biodiversity. – National Academy Press, Washington, D.C., USA. 1988. Pp. 212– 216
21. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
22. Pielou E. C. Mathematical ecology. John Wiley, New York, New York, USA. 1977.
23. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. – Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. – 231 с.
24. Сафонов М.А. Трутовые грибы Оренбургской области. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2000. – 152 с.
25. Сафонов М.А. Редкие виды ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области и проблемы их охраны. //Труды Ин-та биоресурсов и прикладной экологии. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, вып.1, 2000а. – С.15-32.
26. Новосельцев В.Н. Теория управления и биосистемы. Анализ сохранительных свойств. – М.: Наука, 1978. – 320 с.
27. Пузаченко Ю.Г. Проблемы устойчивости и нормирования //Структурно-функциональная организация и устойчивость биологических систем. – Днепропетровск, 1990. – С.122-147.
28. Gunderson, L. 1999. Resilience, flexibility and adaptive management – – antidotes for spurious certitude? Conservation Ecology 3(1): 7.